

# Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens

57. Jahrgang - Heft 1/2004

Beitr.Naturk.Niedersachsens 57 (2004): 1 - 25

## Vogelzug als Modell der Evolutions- und Biodiversitätsforschung

VON

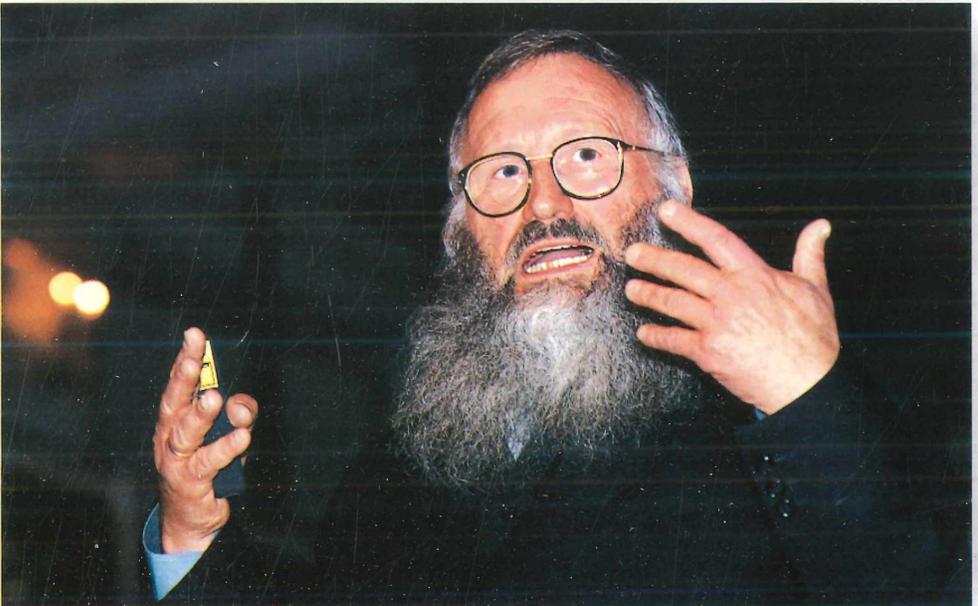
Professor Dr. Peter Berthold,

Direktor der Vogelwarte Radolfzell, Max-Planck-Forschungsstelle für Ornithologie

„Wenn der ausgeprägte Vogelzug, der uns heute in der nördlichen Hemisphäre so vertraut ist, weder durch die persönliche Erfahrung eines Vogels noch durch ein bewußtes Erfahrungswissen seiner Vorfahren oder Umweltfaktoren bedingt ist, so kann andererseits kein Zweifel daran sein, daß seine Jahreszeitlichkeit, seine Zielsicherheit und Genauigkeit auf irgendeine andere Art und Weise mit der Erfahrung früherer Generationen zusammenhängen müssen. Eine solche Erfahrung hat nicht auf mündlichem oder schriftlichem Wege überdauert.

Wir müssen deshalb annehmen, daß sie durch ein anderes Verfahren weitergegeben worden ist: genetisch, durch Vererbung. Wir müssen annehmen, daß die Verhaltensweise von früheren Individuen angenommen worden ist, daß sie irgendwie verinnerlicht worden ist und daß sie überlebt hat, weil sie heute noch wertvoll oder sogar lebenswichtig ist. Kurz, sie ist jetzt instinktiv.“

Übersetzung aus William Rowan (1931): The Riddle of Migration.



Mit dem fulminanten Festvortrag „Geheimnisse des Vogelzuges“ zum 50jährigen Bestehen der Peiner Biologischen Arbeitsgemeinschaft von 1953 e.V. fesselt Peter Berthold am 27.09.2003 seine Zuhörer im Forum Peine.

Vogelzug ist, wie ich zeigen werde, im Hinblick auf die riesigen, wandernden Vogelscharen, die enorm weiten Zugstrecken, verblüffenden Orientierungsleistungen, erstaunlichen physiologischen Anpassungen und vieles mehr ein Phänomen der Superlative. Es zieht Menschen schon seit Jahrtausenden geradezu magisch an. Das liegt vor allem daran, daß Vögel die attraktivste Gruppe von Lebewesen sind, die wir kennen: Keine andere hat so viele Liebhaber und Amateurforscher in ihren Bann gezogen; ihre Zahl geht derzeit allein in Europa und in den USA in die Millionen.

Die Ursachen dafür liegen auf der Hand: Dies sind neben der Farbenpracht der Vögel ihr einzigartiger Gesang, die Anmut ihrer Bewegungen, besonders im Flug, ihr faszinierendes Verhalten, das unserem vielfach ähnelt, ich erinnere nur an das Turteln von Tauben und vor allem ihre Allgegenwart. So kann man zum Beispiel in Berlin etwa 300 Vogelarten beobachten, wovon über 90 Prozent Wanderungen unternehmen. Im Vergleich dazu gibt es in der deutschen Hauptstadt gerade mal 50 Arten von Säugetieren oder 25 von Fischen, falls man sie überhaupt sieht.

Anders Vögel: Als zumeist tagaktive Kumpane teilen sie den Lebensraum ständig mit uns, vom Konzerthaus über die Stadtparks, Hausgärten, Felder, Wiesen und Wälder überall hin, bis zur Arktis, ins Zentrum der Sahara oder die Gipfelregionen des Himalaja. Und da die genannten Millionen Amateurforscher in ihrer *scientia amabilis* den Vogelzug am attraktivsten finden, wird er zumindest im Freiland ständig so intensiv beobachtet wie kaum ein anderes Naturereignis.

Dadurch entsteht schon seit Jahrhunderten eine einzigartige Sammlung von Daten, die heutzutage selbst geringfügige Veränderungen sofort erkennen lassen. Als in den letzten 15 Jahren Untersuchungen unseres Max-Planck-Instituts dann gezeigt haben, daß die Steuerung der Wanderbewegungen trotz ihrer Vielfalt auf relativ einfachen genetischen Grundmustern aufbaut und Vogelzug durch die schnellsten Selektionsvorgänge, die wir bei Wirbeltieren kennen, sich an neue Umweltbedingungen anzupassen vermag, wurde er rasch zu einem Modell moderner Evolutionsforschung. Da die derzeitige globale Klimaerwärmung wahrscheinlich die Zusammensetzung von Zug- und Standvögeln - also die Avifaunen - ganzer Kontinente umstrukturieren wird, gewinnen Studien über den Vogelzug auch wachsende Bedeutung bei der Erforschung der Biodiversität genannten Artenvielfalt. Diese Sachverhalte möchte ich im Folgenden schrittweise näher erläutern.

### **Das Phänomen Vogelzug...**

Jedes Jahr begeben sich mehr als die Hälfte der rund 10 000 heute lebenden Vogelarten auf Wanderungen, das sind schätzungsweise insgesamt 50 Milliarden einzelne Vögel. Vielfach geschieht das in gewaltigen Scharen, die bisweilen an Wanderheuschrecken erinnern und die Sonne verfinstern können (wie das Beispiel der Blutschnabelweber in Afrika zeigt). Zugvögel haben im Laufe der Evolution nahezu alle Gebiete unserer Erde erobert und ihre Wanderzüge umspannen praktisch die gesamte Oberfläche unseres Planeten wie ein Netz (Abb. 1). Würde man alle inzwischen bekannt gewordenen Zugrouten in eine Weltkarte einzeichnen, ergäben die Linien eine geschlossene Fläche, zumal Zugvögel auch alle potenziellen Barrieren wie Ozeane, Wüsten oder Hochgebirge überqueren. Dabei sind die im Lauf eines Jahres zurückgelegten Wanderstrecken - zumeist Wegzug in ein Winterquartier und Heimzug zurück ins Brutgebiet - über riesige Entfernungen von 20 000 bis 30 000 Kilometern keine Seltenheit, etwa bei unseren Rauchschwalben oder Steinschmätzern. Die Rekordhalter - Küstenseeschwalben (Abb. 1) - schaffen von ihren Brutgebieten in der Arktis bis zu den Winterquartieren in der Antarktis - die sie zum Teil umwandern - während eines einzigen Jahres Strecken von 30 000 bis 50 000 Kilometern. Das entspricht nahezu dem Umfang der Erde. Da Küstenseeschwalben mindestens 25 Jahre alt werden können, bewältigen diese Vögel während ihres Lebens Strecken von mehr als einer Million Kilometern. Zum Vergleich: Der Mond ist „nur“ ungefähr 385 000 Kilometer weit entfernt.

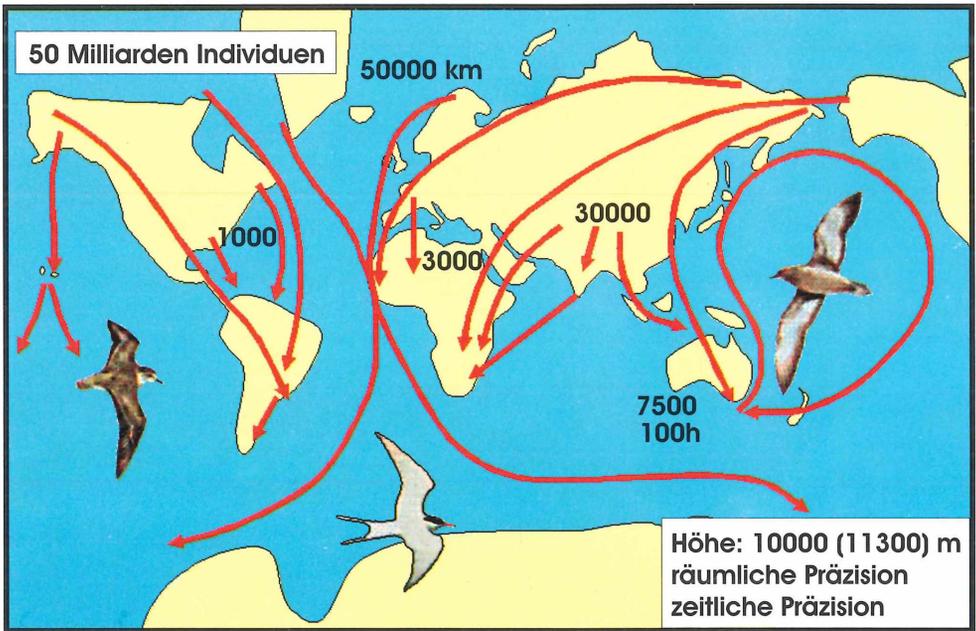


Abb.1: Beispiele für Wanderrouten von Zugvögeln - links Wanderregenpfeifer, Mitte Küstenseeschwalbe, rechts Kurzschwanz-Sturmtaucher.

Ganz erstaunlich sind auch die Nonstopflug-Fähigkeiten. Sie liegen bei unseren Kleinvögeln, welche die Sahara überqueren, bei 2 000 bis 3 000 Kilometern, bei Schnepfenvögeln, die zum Beispiel in etwa 100 Stunden ohne Pause von Nordsibirien bis nach Tasmanien in Australien fliegen, bei 7000 bis 10000 Kilometern und damit im Langstreckenbereich von Großraumflugzeugen. Selbst der nur ungefähr wie eine Hummel kleine, weniger als fünf Gramm leichte Rubinkehlkolibri legt beim Dauerflug über den Golf von Mexiko ungefähr 1000 Kilometer zurück.

Meistens fliegen die Vögel dabei etwa 100 bis 2 000 Meter über dem Boden. Häufig steigen Zugvögel jedoch bis zu 8 000 bis 10 000 Meter Höhe empor, so zum Beispiel beim Überqueren der Himalaja-Hochgebirge oder beim Ausnützen starker Windströmungen in Tiefdruckgebieten; der gemessene, absolute Höhenrekord liegt bei 11 300 Metern. Eine ganze Reihe von Anpassungen, wie Hämoglobin-Polymorphismus, bewahrt Zugvögel dabei vor der Höhenkrankheit in der sauerstoffarmen, „dünnen“ Luft.

Verblüffend - verglichen mit den Fähigkeiten des Menschen - sind die räumlichen und zeitlichen Orientierungsleistungen. Zugvögel finden nicht nur über Zehntausende von Kilometern punktgenau ihren Nistplatz wieder, etwa Rauchschwalben einen bestimmten Kuhstall in einem Vorort von Peine. Ebenso zielsicher kehren sie in ihr einmal ausgesuchtes Winterquartier und dort zum Beispiel auf einen bestimmten Ast in einem Schlafbaum zurück. Und schließlich können viele Zugvögel jedes Jahr fast auf den Tag genau zur gleichen Zeit so regelmäßig irgendwo weg- und durchziehen oder zurückkehren, daß man den Kalender danach stellen könnte, was ihnen die Bezeichnung „Kalendervögel“ eingebracht hat. Auf die außergewöhnlichen Navigations- und Orientierungsleistungen von Zugvögeln macht Peter Berthold mit dem Hinweis aufmerksam, daß „wir gelegentlich schon Schwierigkeiten haben, den Parkplatz unseres Autos in einer Großstadt wiederzufinden“.

### ...und seine Erforschung

Woher wissen wir das bisher Geschilderte, wie konnte es nachgewiesen werden? Eine Reihe von Methoden hat dazu Entscheidendes beigetragen - neben der einfachen Sichtbeobachtung vor allem die Vogelberingung: Um den mit natürlichen Hornschuppen bedeckten Lauf einem ihrer Beine erhalten die einzelnen Vögel einen besonders geprägten Ring aus dauerhaftem Metall, meistens aus Aluminium (Abb. 2). Er ist weniger als ein Prozent des Körpergewichts leicht. Beim Wiederauffinden lassen sich damit die weiten Wanderwege der so „markierten“ Gefiederten zurückverfolgen. Diese individuelle Kennzeichnung von Vögeln hat sich zu einem der Hauptinstrumente der vor rund 100 Jahren gegründeten Vogelwarte Rossitten (auf der Kurischen Nehrung im damaligen Ostpreußen) entwickelt - dem Mutterinstitut unserer heutigen Vogelwarte Radolfzell. Es war das erste „biologisch-ornithologische Institut“, das vor allem zur systematischen Erforschung des Vogelzuges eingerichtet worden ist.



Abb.2: Beringung eines Gartenrotschwanzes (Männchen) mit einem Ring der Vogelwarte Radolfzell.

Die Beringung wurde ein Welterfolg - mit bisher über 200 Millionen gekennzeichneten Individuen und Millionen von Wiederfinden. Allein die 37 nationalen Beringungszentralen in Europa markieren Jahr für Jahr ungefähr drei Millionen „Wandervögel“. Mit solchen „Volkszählungen“ ist es gelungen, Umfang, Strecken und Zeiten der Vogelzüge immer genauer zu erfassen. Diese Methode findet auch heute noch ständig zunehmende Verbreitung, vor allem in anderen Erdteilen wie Afrika, Asien oder Südamerika.

Die meisten Zugvögel, die normalerweise tagsüber aktiv sind, wandern nachts. Dieses „finstere“ Geschehen erhellte die in den fünfziger Jahren entwickelte, so genannte Radarornithologie. Durch zurückgeworfene Radarsignale erscheinen Schwärme von Zugvögeln entweder wolkenartig als Lichtpunkte oder Striche auf den Bildschirmen der Überwachungsstationen. In den achtziger Jahren konnten wir nach Vorläufern in den USA an der Vogelwarte Radolfzell die Satelliten-Telemetrie in Europa einführen (Abb. 3).

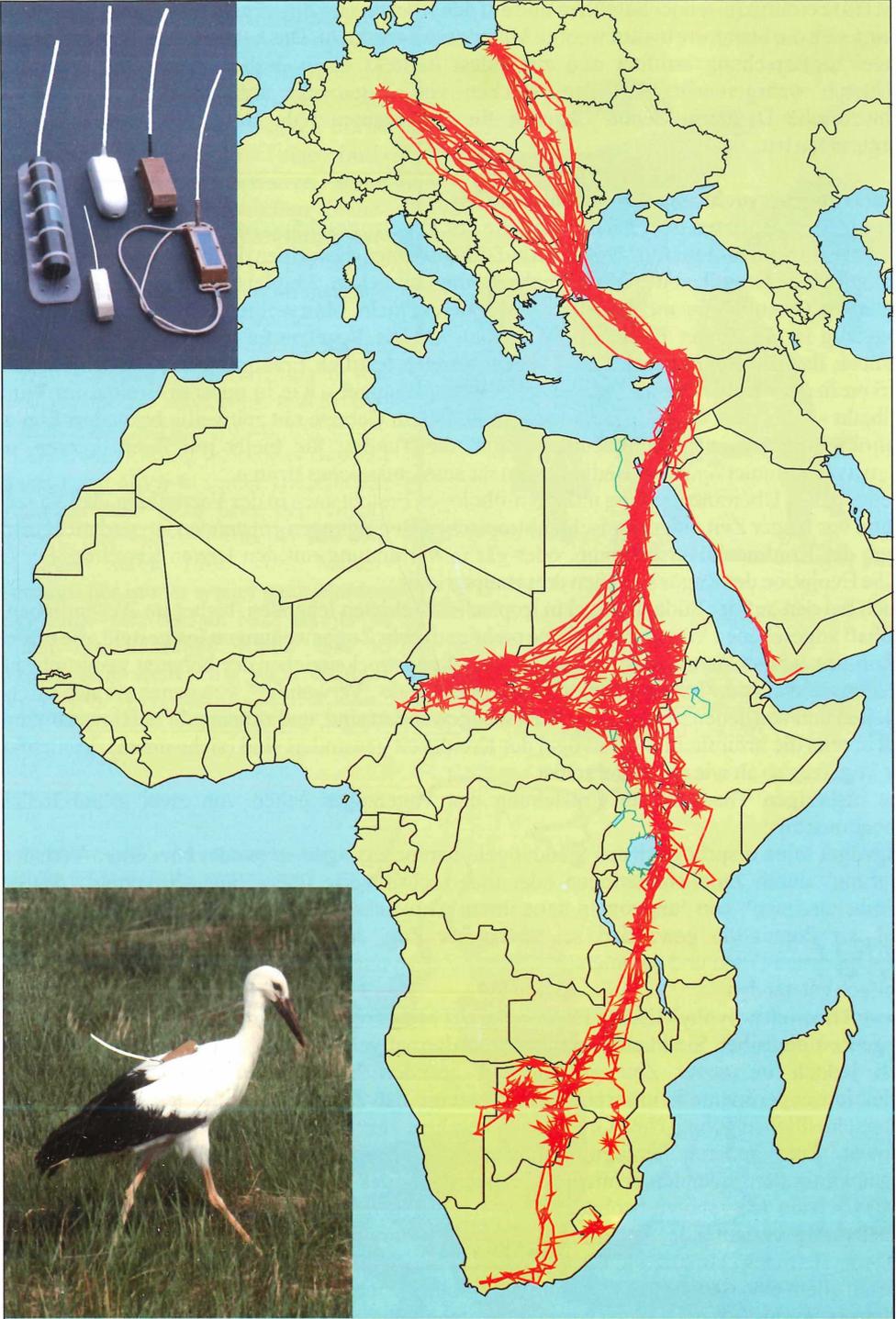


Abb. 3: Zugrouten von Weißstörchen, die mit Hilfe der Satelliten-Telemetrie ermittelt wurden.  
 Links oben: fünf Typen von Mini-Sendern für die Satelliten-Telemetrie von Vögeln,  
 links unten: ein Weißstorch mit einem mit Hilfe eines Minirucksacks angebrachtem Sender.

Mit Hilfe erdumkreisender Satelliten und auf den Rücken von Zugvögeln geschnallter Minisender lassen sich die Standorte bis auf wenige Meter genau ermitteln. Das hat eine neue Dimension in der Vogel(zug)forschung eröffnet und zumindest indirekt einen uralten Traum der Menschheit praktisch wahrgemacht: Auf dem Rücken von Zugvögeln mitzuwandern, wie dies die schwedische Dichterin Selma Lagerlöf für den kleinen Nils Holgersson und seine Gans beschrieben hat.

### **Erklärungsversuche und Evolutionstheorien**

Mit den Erkenntnissen der Phänomenologie des Vogelzuges drängten sich nicht nur immer mehr Fragen nach seinen „inneren“ Ursachen auf. Ebenso intensiv suchten die Wissenschaftler nach den biologischen Grundlagen für die nahezu unglaublichen Flugleistungen, nach Steuerungssystemen, Orientierungsmechanismen und anderem mehr. Man wollte vor allem auch wissen, wie Vogelzug im Laufe der Evolution entstanden ist. Die Vogelzugforscher sind sich heute einig darüber, daß die Hauptursache für Zugbewegungen letztlich Ernährungsbedingungen sind. Sie wirken in zweifacher Weise: Zeitweiser Nahrungsmangel - wie in unseren Breiten im Winterhalbjahr - führt zum Wegzug. Dann werden vor allem Gebiete mit zeitweilig besonders üppigem Nahrungsangebot aufgesucht, zum Beispiel die Tundra: Sie bietet mit ihrem kurzen, aber intensiven Sommer optimale Bedingungen für aussichtsreiches Brüten.

Weitgehende Übereinstimmung unter Ornithologen besteht auch in der Vorstellung, daß Vogelzug schon vor langer Zeit unter tropisch-subtropischen Bedingungen entstanden ist und nicht erst im Zuge der Kontinentalverschiebung oder gar in Verbindung mit den letzten Eiszeiten. Für eine frühe Evolution des Zuges sprechen drei Hauptgründe:

Auch bei den auf der Südhalbkugel in tropischen Gebieten lebenden, bisher im Wesentlichen als seßhaft angesehenen Vogelarten werden mehr und mehr Zugbewegungen festgestellt, die offenbar schon seit langen Zeiträumen auftreten; viele Langstreckenzieher der höheren geographischen Breiten haben in den Tropen nicht oder wenig ziehende „Verwandte“, von denen sie sich offenbar ableiten und von denen sie vor langer Zeit weggewandert sind, und zudem gibt es Hinweise darauf, daß bereits die urtümlichen Zahnvögel der Kreidezeit gewandert sind (siehe unten). Vielleicht ist der Vogelzug so alt wie die Vögel selbst.

Die bisherigen Theorien zur Entstehung des Vogelzuges gehen von zwei grundsätzlichen Annahmen aus:

Zugvögel seien ursprünglich aus Standvögeln hervorgegangen, entweder über einen Verhaltens- „Sprung“ durch Zufallsmutationen oder mehr schrittweise über „Jugendstreuung“, das heißt „Umherstreuen“ von Jungvögeln nahe ihrem Aufwuchsgebiet, oder aber dadurch, daß nur ein Teil der Population gewandert sei (teilweiser Zug, siehe unten), und Zugvögel seien an verschiedenen Orten und zu unterschiedlichen Zeiten unabhängig voneinander mehr- oder sogar vielfach entstanden.

Diese Theorien polyphyletischer Entstehung auf Mutations- oder Umwandlungsbasis erschienen lange Zeit plausibel. Sie blieben, da es keine Alternativen gab, lange unwidersprochen. Das hat sich jedoch in letzter Zeit grundlegend geändert. Zum einen haben Kreuzungs- und Selektionsexperimente in unserem Institut gezeigt, daß Zug- und Standvogelverhalten zwar auf unterschiedlichen genetischen Grundlagen beruhen, aber dennoch schnell ineinander übergehen können. Zum anderen bereiten die bisherigen Theorien zunehmend Schwierigkeiten, die gegenwärtig stattfindenden, schnellen Veränderungen des Vogelzuges zu erklären.

In den letzten Jahrzehnten beobachten wir bei vielen Zugvogelarten unserer Breiten deutliche, gleichsinnig verlaufende Änderungen. Das sind zum Beispiel zunehmend späterer Wegzug, früherer Heimzug, Verkürzung von Zugstrecken oder häufigeres Überwintern im Brutgebiet, also alles in allem eine Abnahme des Zugumfangs und, wie ich später zeigen werde, bei subtropischen Arten ein Vordringen in klimatisch gemäßigte geographische Breiten.

Ursache dieser vielfältigen Umwandlungen ist offensichtlich die derzeitige Erwärmung des Klimas. Die vielen gleichlaufenden Veränderungen lassen sich - früheren Theorien entsprechend -

nicht einfach auf Zufallsmutationen zurückführen, da dermaßen gehäuft auftretende, gleichgerichtete Mutationen gar nicht zu erwarten sind. Andererseits lassen sie sich auch nicht einfach durch phänotypische Plastizität (also individuelle Verhaltensreaktionen ohne Veränderungen der genetischen Steuerungsmechanismen) erklären. Denn genetische Grundlagen spielen bei der Steuerung des Vogelzugs eine dominierende Rolle, wie ich gleich zeigen werde.

Viel wahrscheinlicher ist, daß die derzeit zu beobachtenden Umwandlungen auf überaus schnellen Selektions- und Mikro-Evolutionsvorgängen beruhen. Ein erstes, in diese Denkrichtung weisendes Beispiel hat uns Ernst Mayr in seiner Dissertation bereits im Jahr 1926 über den Girlitz gegeben. Der Girlitz (Abb. 4) hat sein Brutgebiet nach 1800 vom Mittelmeerraum her immer weiter nach Norden ausgedehnt - um das Jahr 1925 bereits bis in den norddeutschen Raum und in jüngerer Zeit weiter bis nach Skandinavien (Abb. 5).



Abb. 4: Girlitz (oben Männchen, unten Weibchen; aus K. Heinroth 1952, Mitteleuropäische Vogelwelt; Kronen-Verlag Frankfurt).

Abb. 5: Die Ausdehnung der Brutverbreitung des Girlitz in Europa in den vergangenen rund 100 Jahren. Violett: Die ursprüngliche Verbreitung im Mittelmeerraum, die anderen Farben markieren die schrittweise Ausbreitung nach Norden.



Im Mittelmeergebiet ist der Girlitz (wie zum Beispiel bei uns die Amsel) Teilzieher - das heißt, ein Teil dieser Vogelart überwintert im Brutgebiet, ein anderer Teil wandert kürzere Strecken im Mittelmeerraum. Dabei streuen seine Zugrichtungen von Ost über Süd bis West. Bei seiner Ausbreitung nach Norden wurde der Girlitz mehr und mehr ausschließlich zum Zugvogel, und seine Zugrichtung konzentrierte sich immer mehr nach Süden. Mayr schrieb im Jahr 1926 dazu: „Ist der Zugtrieb stärker geworden durch Vernichtung der Individuen mit schwachem Zugtrieb (Auslese) oder auf andere Weise?“ Inzwischen überwintert der Girlitz - offenbar infolge der Klimaerwärmung - immer häufiger in seinem gesamten Verbreitungsgebiet bis in die nördlichsten Bereiche und wird damit wieder zum Teilzieher wie ursprünglich im Mittelmeerraum. Diese erneute Verhaltensänderung vom ausschließlichen Zugvogel zurück zum Teilzieher, die wir in ähnlicher Form derzeit auch bei anderen Vogelarten beobachten - beispielsweise beim gegenwärtigen Zug-/Standvogel-Verhaltenswechsel der Amsel - läßt sich heute mit einer neuen Vogelzug-Theorie leicht erklären, nachdem die genetischen Grundlagen des Vogelzugs einigermaßen erforscht sind. Dabei spielt, wie ich zeigen werde, der Teilzug als eine Art „Drehscheibe“ zwischen dem Zug- oder Standvogelverhalten die zentrale Rolle. Zuvor müssen wir uns aber mit den endogenen und speziell genetischen Grundlagen des Vogelzugs näher beschäftigen.

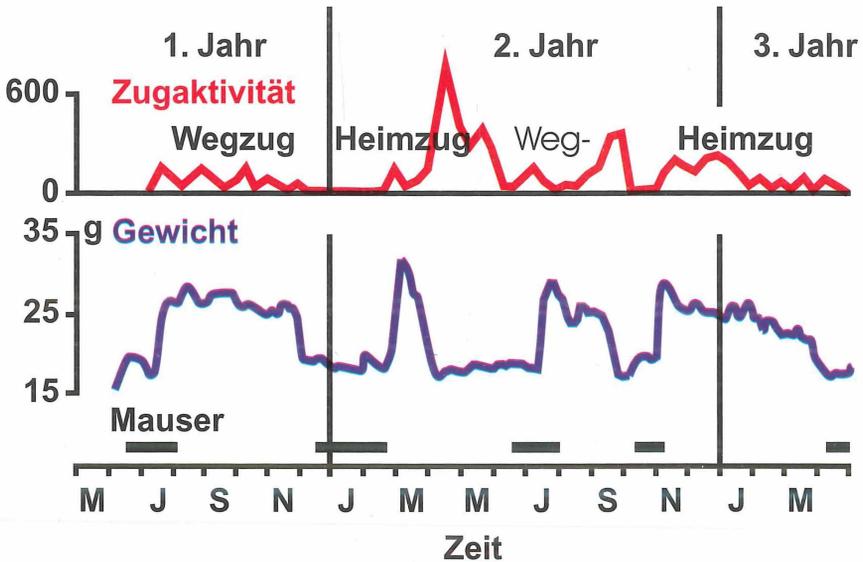


Abb. 6: Endogene Jahresperiodik (circannuale Rhythmik) der Zugruhe (Zugaktivität, gemessen als nächtliche lokomotorische Aktivität, „Hüpfen“), des Körpergewichts und der Mauser einer männlichen Gartengrasmücke. Der handaufgezogene Vogel, Ende Mai geschlüpft, wurde im Juni in konstante Bedingungen (ein Licht-Dunkel-Verhältnis von 10:14 Stunden) übergeführt und dort 10 Jahre lang gehalten; dargestellt sind Daten aus den ersten 3 Versuchsjahren.

### Innere Jahreskalender und genetische Grundlagen

Ab Ende der sechziger Jahre wurde durch Untersuchungen in unserem Institut klar (zunächst durch Eberhard Gwinner an Laubsängern, dann durch gemeinsame Studien an Grasmücken und anderen Arten), daß Zugverhalten nicht allein durch äußere Umstände veranlaßt, sondern durch endogene - „innere“ - Rhythmen zumindest mitgesteuert wird. Mit der Demonstration endogener Jahresperiodik (Abb. 6; circannualler Rhythmik) gelang der Nachweis physiologischer Körper-rhythmen. Obwohl deren Entstehung im Organismus zwar noch nicht im Einzelnen geklärt ist, „produzieren“ solche Körper-rhythmen die jahreszeitlichen Muster aller wichtigen, jahres-

periodisch auftretenden Lebensvorgänge in der typischen Aufeinanderfolge und etwa zeitgerecht in Bezug auf das Kalenderjahr. Diese biologischen (Langzeit-)Uhren steuern beim Vogelzug das periodische Auftreten von Zugaktivität, den Zyklus des Körpergewichts einschließlich der Fettdeposition - also dem rechtzeitigen Anlegen eines Energievorrats - für die Zugzeiten (Abb. 6), ebenso wie die Grundparameter des Orientierungsverhaltens und anderes mehr.

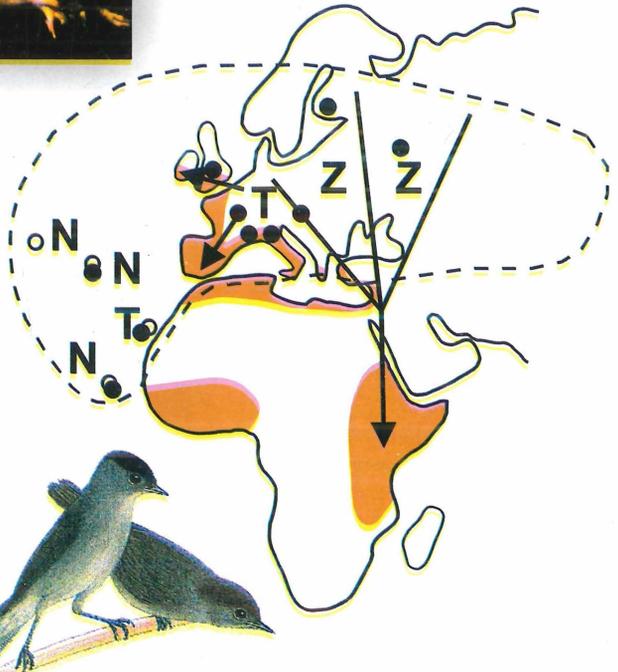
Die Entdeckung der endogenen Jahresperiodik ließ vermuten, daß zumindest eine Reihe der wesentlichen Vorgänge des Vogelzugs unmittelbar genetisch gesteuert wird. Um das zu prüfen und gegebenenfalls nachzuweisen, war die Einführung eines neuen Arbeitsgebiets erforderlich: die experimentelle Vogelzug-Genetik. Nach jahrelangen Vorarbeiten fanden wir in unserem Institut schließlich vor allem mit der Mönchsgrasmücke sowie dem Garten- und Hausrotschwanz geeignete Zugvogelarten für experimentelle Untersuchungen wie Kreuzungs- und Selektionsversuche.



Abb.7: Ein Mönchsgrasmücken-Paar (recht Männchen, links Weibchen). Mitteleuropäische Mönchsgrasmücken steuern immer häufiger Winterquartiere auf den Britischen Inseln an, erklärt Peter Berthold in Peine.

Abb. 8: Schematische Darstellung der Lebensformen und Wanderwege der Mönchsgrasmücke.

Z: ausschließliche Zugvögel,  
 T: Teilzieher, N: Nichtzieher, Standvögel,  
 Pfeile: Zugrichtungen, gestrichelt: äußere  
 Grenze der Brutverbreitung,  
 orange: Überwinterungsgebiete,  
 Punkte: Herkunftsgebiete von Versuchsvögeln, die in der Vogelwarte Radolfzell untersucht wurden.



## Versuchsvögel und Methodik

Die Mönchsgrasmücke (Abb. 7) ist in ihrem großen eurasisch-afrikanischen Verbreitungsgebiet (Abb. 8) in verschiedenen Populationen sowohl reiner Zugvogel, Teilzieher als auch Standvogel. Als Zugvogel ist die Mönchsgrasmücke Lang-, Mittel- und Kurzstreckenzieher mit verschiedenen Zugrichtungen und Zugscheiden, an denen sich die Wege trennen. Neben Sesshaftigkeit zeigt dieser Vogel nahezu alle Zugformen, die Zugvögel im eurasisch-afrikanischen Vogelzugsystem überhaupt entwickelt haben. Zudem kommt die Mönchsgrasmücke fast überall häufig vor, ist einfach in Käfig und Voliere zu halten und nach den von uns in über fünfjähriger Anlaufzeit entwickelten Methoden nun auch relativ leicht zu züchten (Abb. 9).



Abb. 9: Volierenanlage der Vogelwarte Radolfzell zur Zucht von Zugvögeln, vor allem Grasmücken und Rotschwänzen („Blackcap City“, nach dem englischen Namen Blackcap für Mönchsgrasmücke, die Hauptversuchsvogelart, s. Abb. 7).



Abb. 10: Nestjunge Grasmücken im Alter von fünf bis sechs Tagen nach dem Schlüpfen bei der Handaufzucht, die zu Versuchsvögeln führt, die sich als zahme, kooperative Partner hervorragend für Zugvogelstudien eignen.

Wir haben vor allem für zugphysiologische und genetisch-evolutionsbiologische Untersuchungen in den letzten Jahrzehnten über 3 000 Individuen dieser Art von Hand aufgezogen (Abb. 10) und mehr als 1 600 Vögel in Volieren gezüchtet. Der Gartenrotschwanz - ein Langstreckenzieher mit Winterquartier südlich der Sahara - und der Hausrotschwanz - ein Kurzstreckenzieher mit Überwinterungsschwerpunkt im Mittelmeerraum - paaren sich regelmäßig in geringem Umfang in der freien Natur und lassen sich auch in Volieren recht gut kreuzen. Da die so entstandenen „Hybriden“ (Mischlinge) fortpflanzungsfähig sind, können sie sowohl zur Zucht weiterer Generationen als auch für Rückkreuzungen verwendet werden (Abb. 11).

Die wichtigste Voraussetzung für unsere experimentellen Untersuchungen beruht auf einer Feststellung, die Vogelhalter im Prinzip schon vor Jahrhunderten gemacht haben: Johann Andreas Naumann beschrieb bereits gegen Ende des 18. Jahrhunderts, daß in Käfigen gehaltene Zugvögel während ihrer Zugzeiten die so genannte Zugunruhe entwickeln und „zugunruhig“ werden. Besonders auffällig ist dieses Verhalten bei nachts wandernden Zugvögeln wie unseren Grasmücken und Rotschwänzen.

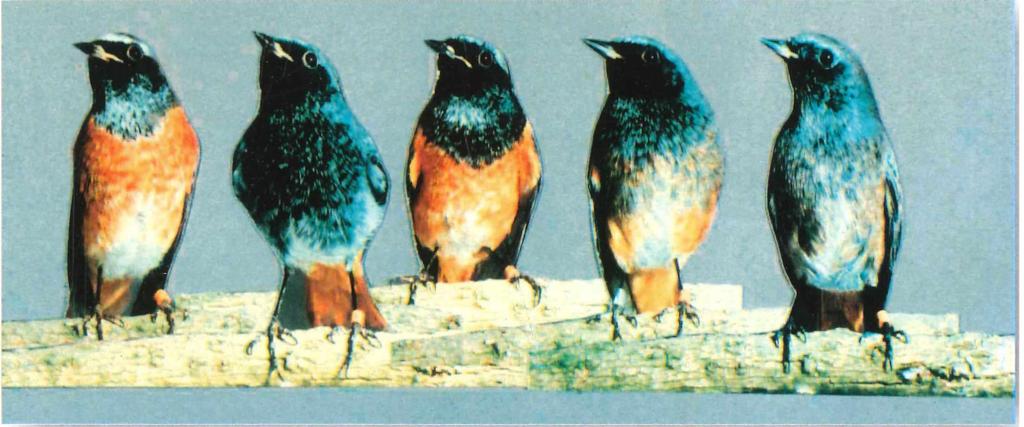


Abb. 11: Kurze oder lange Strecken ziehende Rotschwänze paaren sich regelmäßig in der Natur und auch in Volieren. Die so entstehenden „Hybriden“ eignen sich damit hervorragend für genetische Untersuchungen des Zugverhaltens. Von links nach rechts: Gartenrotschwanz, Hausrotschwanz, zwei Hybriden der beiden Arten, Rückkreuzung eines Hybriden mit einem Hausrotschwanz.

Wenn die Zeit zum Aufbruch naht, ist es mit der Ruhe dieser Nachtzieher - die sonst ganz normal schlafen - vorbei; während der Nachtstunden werden sie außergewöhnlich aktiv - auch im Käfig. Von „Zugweh“ - der Zugunruhe - gepackte Vögel hüpfen oder flattern in ihren Gehegen aufgeregt umher, meistens aber „schwirren“ sie: Im Sitzen bewegen sie ihre steil aufgerichteten Flügel zwar rasend schnell, aber nur geringfügig auf und ab (Abb. 12). Dieses Schwirren stellt eine Art „Ziehen im Sitzen“ dar. Vor allem bei Nachtziehern lässt sich die gesamte Zugunruhe quantitativ gut erfassen, und zwar in so genannten Registrierkäfigen (Abb. 13).

Der von uns verwendete und aus früheren Modellen weiterentwickelte Käfigtyp arbeitet mit beweglichen Sitzstangen. Hüpfte oder schwirrte ein Vogel auf solchen Stangen, drückt er sie durch sein Gewicht nach unten, so daß empfindliche Mikroschalter die verschiedenen Bewegungen während der Zugunruhe registrieren können. Damit läßt sich die Verteilung der Zugunruhe während vollständiger Zugperioden ermitteln. Für einzelne Vögel oder Versuchsgruppen können auf diese Weise so genannte Zugunruhe-Muster aufgezeichnet und mit den Zugmustern frei lebender, tatsächlich ziehender Artgenossen verglichen werden.

Inzwischen hat die Untersuchung vieler Zugvogelarten - allein mehr als 100 und davon über 5 000 handaufgezogene Individuen in unserem Institut - gezeigt, daß die Zugunruhe ein erstaunlich genaues, art- und populationspezifisches Abbild des Zuges von Artgenossen in freier Natur

liefert. Das gilt sowohl im Hinblick auf Beginn, Ende und Dauer der Zugzeit als auch in Bezug auf die Zugintensität in bestimmten Phasen der Zugperiode und anderes mehr. Damit besitzen wir eine einfache und verlässliche Methode, wesentliche Elemente des Vogelzuges unter kontrollierten Versuchsbedingungen in vielen Einzelheiten zu untersuchen. Von Hand aufgezogene Vögel sind dafür besonders gut geeignete Partner, unter anderem, weil sie mit der Nähe von Menschen vertraut sind.

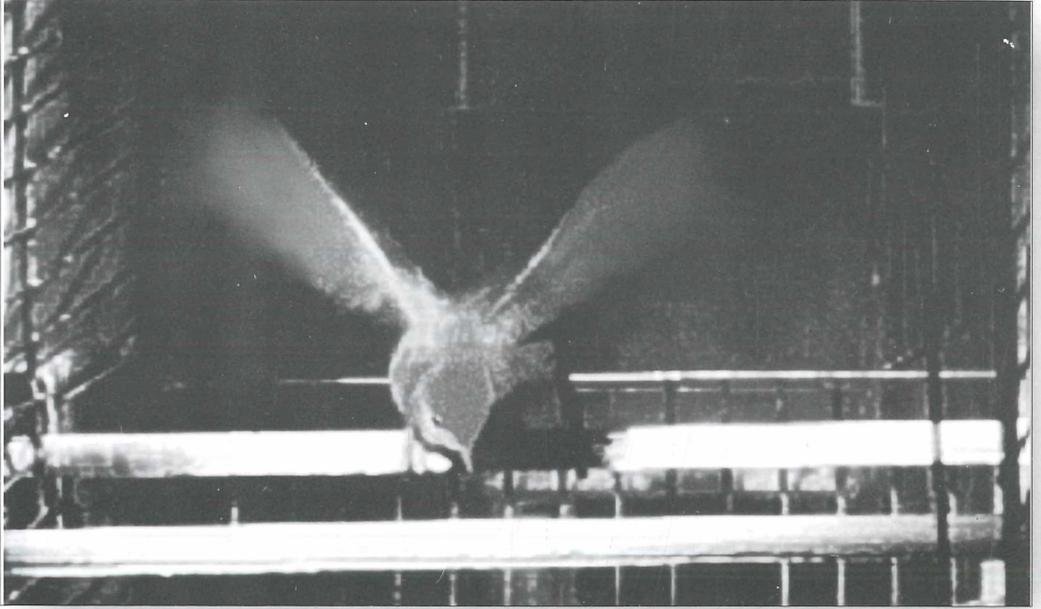


Abb. 12: Eine Mönchsgrasmücke bei der „Produktion“ von Zugunruhe (Zugaktivität im Käfig, einer Art „Ziehen im Sitzen“; Videoaufnahme der nächtlichen Aktivität dieser nachts ziehenden Art bei Beleuchtung mit Infrarotlicht).

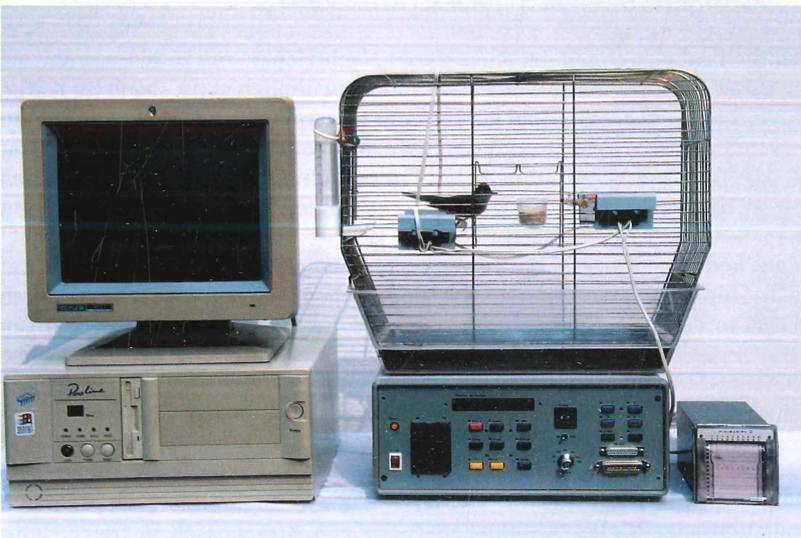


Abb. 13: Registrierkäfig (rechts, mit Mönchsgrasmücke) zur quantitativen Erfassung der Zugaktivität (Zugunruhe) von Zugvögeln mit Hilfe beweglicher Sitzstangen, die auf Mikroschaltern gelagert sind; außerhalb des Käfigs verschiedene Registriergeräte.

## Die schrittweise Analyse der Vogelzug-Genetik

Nur in unserem Institut - der Vogelwarte Radolfzell - ist es bisher gelungen, Zugvögel wie Mönchsgrasmücken und Rotschwänze in größerem Umfang zu züchten. Wesentliche Ursachen dafür sind zum einen die günstigen Rahmenbedingungen, welche die Max-Planck-Gesellschaft im Hinblick auf langfristig ausgerichtete Forschungsprojekte bietet. Zum anderen ist es die klimatische Gunst des Bodenseeraumes, die in unseren Volieren zu ausreichenden Bruterfolgen der gewählten Versuchsvögel führt. Mit diesen beiden äußerst günstigen Voraussetzungen konnten wir seit dem Jahr 1980 alle wesentlichen Merkmale und Vorgänge des Vogelzugs experimentell auf genetische Grundlagen testen, nämlich:

- das Vorhandensein eines „Zugtriebs“ („Zuginstinkt“), das heißt das spontane Auftreten von Zugaktivität bei Vögeln nach Kreuzungsversuchen von Zug- mit Standvögeln,
- den art- und populationsspezifischen Beginn, die Dauer und das Ende des Zugs,
- die Menge der in der ersten Wegzug-Periode „produzierten“ Zugaktivität - als Zeitprogramm für die Bestimmung von Zugstrecke und Winterquartier bei erstmals wandernden, zugunerfahrenen Jungvögeln (Vektor-Navigationshypothese, siehe unten),
- vorrangige Zugrichtungen, und zwar sowohl das Einhalten als auch Ändern von Zugrichtungen während des Zugablaufs,
- die Bildung von Fettdepots als Energiespeicher in Zugperioden,
- die Abstimmung des Zuges mit anderen jahresperiodischen Vorgängen wie Jugendentwicklung, Mauser und Brut,
- die Ausbildung von für den Zug wesentlichen morphologischen Merkmalen wie Flügellänge, Spitzflügeligkeit und die Einkerbung von Flügelfedern (durch diese Veränderungen wird aerodynamisch beispielsweise der Luftwiderstand entscheidend verringert),
- die Bestimmung von Ziehern oder Nichtziehern in teilziehenden Populationen und
- die phänotypische und genotypische Variabilität sowie
- die Heritabilität (Erblichkeit) einzelner Merkmale, vor allem der Menge der Zugaktivität, die als Zeitprogramm die Zugstrecke bestimmt.

Für alle untersuchten Merkmale und Vorgänge ließ sich nachweisen, daß sie unmittelbar genetisch gesteuert werden (Beispiele dazu sind in den Abbildungen 14 bis 18 gegeben). Damit spielen genetische Steuerungsvorgänge für den Vogelzug eine entscheidende Rolle. Außerdem wurde bei einzelnen Merkmalen, wie vor allem der Menge der Zugaktivität, eine beträchtliche phänotypische und genetische Variabilität gefunden. Sie läßt - zusammen mit mittleren Werten für die Heritabilität (Erblichkeit) - ein großes Potential für schnelle Selektions- und Mikro-Evolutionsvorgänge erwarten. Derartig schnelle Selektions-vorgänge sind inzwischen sowohl im Experiment als auch im Freiland nachgewiesen worden, wie ich gleich zeigen werde. Zuvor aber Näheres zur oben genannten **Vektor-Navigationshypothese**.

Die genetischen Studien machen zum ersten Mal plausibel, wie man sich das geradezu mystisch anmutende Phänomen erklären kann, daß zum ersten Mal und noch dazu allein wandernde, zugunerfahrene Jungvögel - auch ohne Führung durch Eltern oder andere erfahrene Individuen - ihr art- oder populationsspezifisch begrenztes, aber ihnen bislang unbekanntes Winterquartier finden. Ringfunde belegen das unter anderem eindeutig. Dies gilt zum Beispiel für junge Kuckucke: Sie überwintern in Zentralafrika, obwohl sie einmal von nicht ziehenden Zaunkönigen, zum anderen von teilziehenden, maximal bis in den Mittelmeerraum wandernden Rotkehlchen oder auch von bis nach Südostafrika ziehenden Sumpfrohrsängern aufgezogen werden können.

Des Rätsels Lösung liegt offenbar in einem Vektor. Er setzt sich zusammen aus einem genetisch determinierten Zug-Zeitprogramm und aus einer erblich vorgegebenen Sollrichtung, einschließlich eventueller Richtungsänderungen. Der zeitliche Ablauf des Vogelzugs beruht auf genetisch programmierten Mengen an Zugaktivität. Sie sind bei Langstreckenziehern groß und werden während mehrerer Monate „produziert“, entsprechend geringer beziehungsweise kürzer fallen sie bei Mittel- und Kurzstreckenziehern aus (Abb. 15 bis 17).

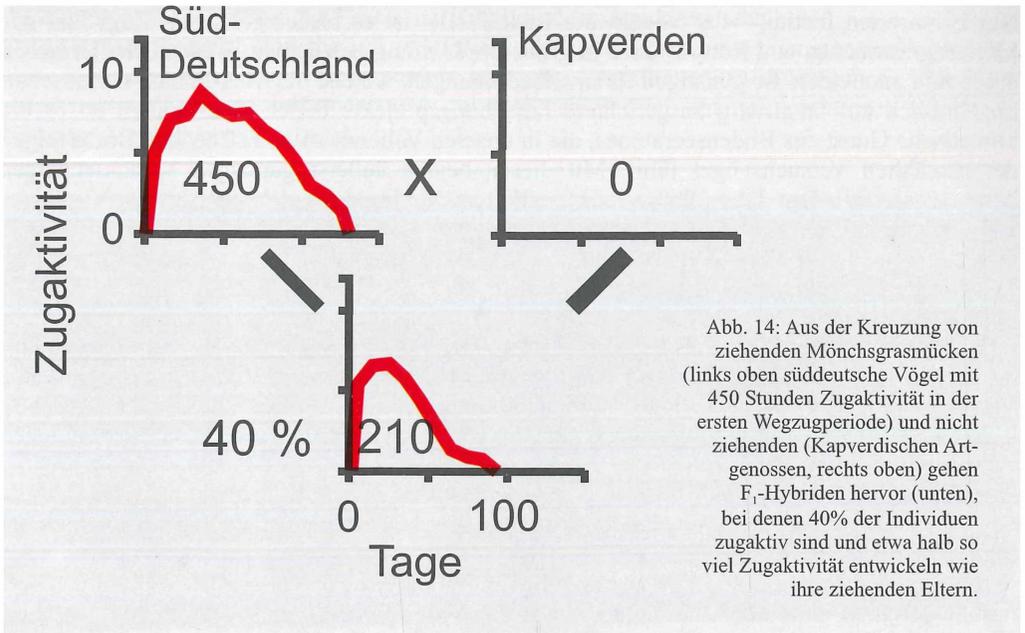


Abb. 14: Aus der Kreuzung von ziehenden Mönchsgrasmücken (links oben süddeutsche Vögel mit 450 Stunden Zugaktivität in der ersten Wegzugperiode) und nicht ziehenden (Kapverdischen Artgenossen, rechts oben) gehen F<sub>1</sub>-Hybriden hervor (unten), bei denen 40% der Individuen zugaktiv sind und etwa halb so viel Zugaktivität entwickeln wie ihre ziehenden Eltern.

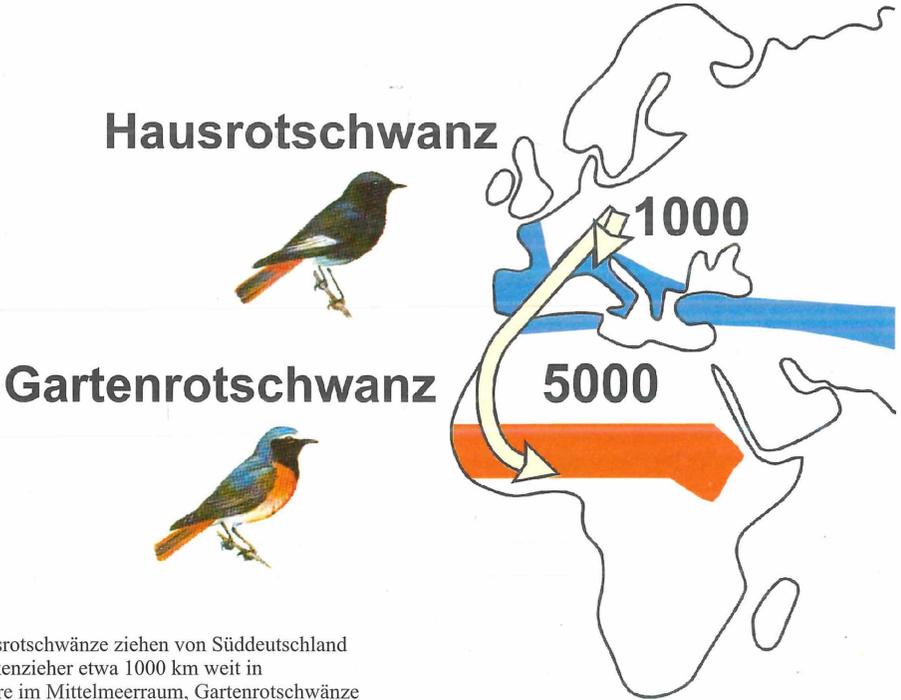


Abb. 15: Hausrotschwänze ziehen von Süddeutschland als Kurzstreckenzieher etwa 1000 km weit in Winterquartiere im Mittelmeerraum, Gartenrotschwänze als Langstreckenzieher etwa fünfmal so weit bis südlich der Sahara.

## Zugaktivität

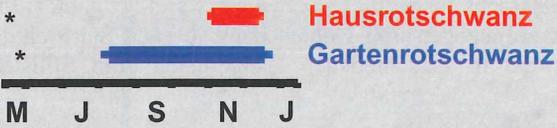


Abb. 16: Handaufgezogene Rotschwänze - im Mai geschlüpft (Sternchen) - entwickeln entsprechend ihren unterschiedlichen Zugstrecken (Abb. 15) in verschiedener Weise Zugaktivität: Gartenrotschwänze frühzeitig und lang, Hausrotschwänze spät und kurz, in beiden Fällen in Übereinstimmung mit ihren frei lebenden Artgenossen.

Abb. 17: Die Zugaktivität von Garten- und Hausrotschwänzen (wie in Abb. 16, hier nach dem Lebensalter aufgetragen, 0=Schlüpftermin) und von Hybriden, die sich intermediär verhalten, womit die genetische Steuerung der Zugaktivität belegt wird.

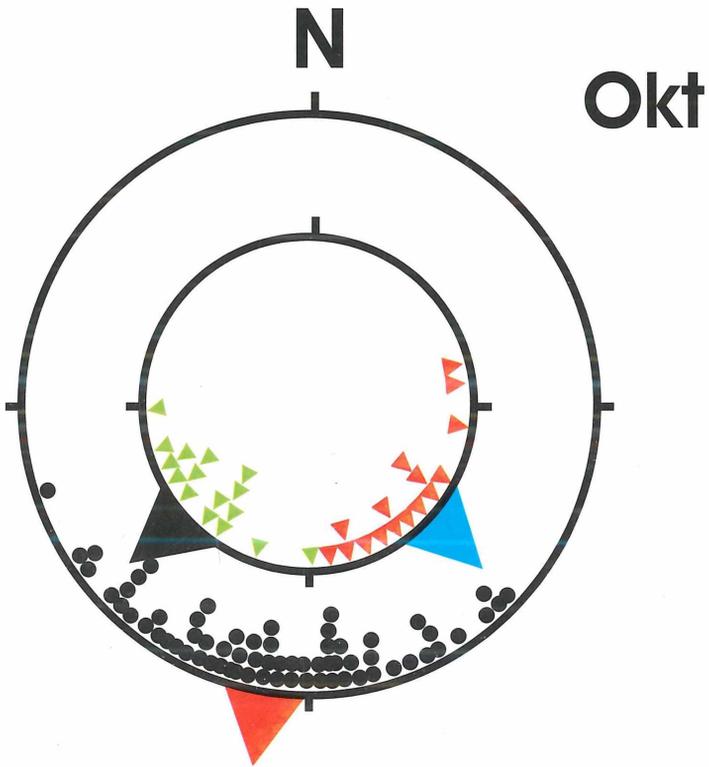
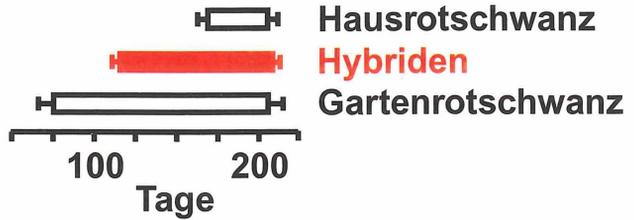


Abb. 18: Zugrichtungspräferenzen von Mönchsgrasmücken, die in Orientierungskäfigen ermittelt wurden. Innerer Kreis, links: süddeutsche Vögel, die in freier Natur nach SW in den Mittelmeerraum ziehen, rechts: Vögel aus Österreich, die nach SE abwandern, äußerer Kreis: Hybriden beider Populationen, die sich intermediär verhalten. Kleine Pfeile: Werte von Einzelvögeln, große Pfeile: Mittelwerte.

Die Sollrichtung wird mit Hilfe verschiedener Kompaß-Systeme (Magnet-, Sonnen-, Sternkompaß und eventuell weiterer Mechanismen) verwirklicht. Auf der Grundlage solcher ererbter Raum-Zeit-Programme wandern Zugvögel so lange, bis ihre Zugaktivität erlischt, dann befinden sie sich im Normalfall „automatisch“ im art- und populationsspezifischen Winterquartier. Zugvögel funktionieren damit - ganz vereinfacht ausgedrückt - etwa wie Spielzeugautos: Ihre Laufwerke werden unterschiedlich stark aufgezogen und können dann je nach Startrichtung unterschiedliche Strecken zurücklegen und in verschiedenen Zielgebieten zum Stillstand kommen.

### **Die zentrale Rolle des Teilzugs**

Unter Teilzug versteht man, wie oben schon kurz für Girlitz und Amsel beschrieben, eine Form des Pendelzugs. Nur ein Teil der Vogel-Population wandert jährlich aus dem Brutgebiet weg, während der andere Teil dort ausharrt. Der Teilzug hat Evolutionsbiologen seit langem fasziniert: Mit der Beantwortung der Frage, wie die einzelnen Individuen immer wieder aufs Neue entscheiden, ob sie sich als Zug- oder als Standvogel verhalten, hatten die Ornithologen gehofft, schlußendlich auch Wesentliches über die Evolution des Zuges und seine Steuerung zu erfahren. Bis allerdings die Möglichkeiten für unsere Züchtungsversuche geschaffen waren, mußte die Steuerung des Teilzugs rein theoretisch behandelt werden. Dabei sind zwei vollkommen gegensätzliche Haupthypothesen entstanden.

Die „**Verhaltens-Konstitutionshypothese**“ geht davon aus, daß es nach der Brutzeit Auseinandersetzungen um Lebensraum, Nahrung und so weiter gibt. Die Unterlegenen, konstitutionell schwächeren Individuen würden dann verdrängt und zum Wegzug gezwungen, während die Gewinner im Brutgebiet bleiben. Nach der „**genetischen Hypothese**“ wird bereits durch die Kombination des elterlichen Erbgutes festgelegt, aus welchen Eiern eines Geleges später Zug- oder Standvögel schlüpfen werden. Konstitution und Umwelt spielen dabei unmittelbar nur eine untergeordnete Rolle.

Diese widersprüchlichen Hypothesen haben wir erstmals experimentell getestet. Das ist mit einer teilziehenden Population von Mönchsgrasmücken aus Südfrankreich (Abb. 19) geschehen. Nach Untersuchungen im Freiland und Tests von handaufgezogenen Vögeln in Registrierkäfigen auf Zugaktivität setzt sich diese Population zu rund drei Vierteln aus Zug- und zu einem Viertel aus Standvögeln zusammen. Wurden in zwei Abteilungen unserer Volieren jeweils auf der einen Seite Zug- und auf der anderen Seite Standvögel untereinander gepaart, zeigte das Verhalten der Nachkommen bereits in der ersten, so genannten  $F_1$ -Generation eine deutliche Selektionsantwort: Gegenüber der Elterngeneration hatten sich die Anteile von Ziehern beziehungsweise Nichtziehern signifikant erhöht. Damit wurde deutlich, daß zumindest bei dieser Vogelart - der Mönchsgrasmücke - genetische Determinierung für das Zustandekommen von Zug- oder Standvogelverhalten eine wesentliche Rolle spielt.

Die Stärke der Selektionsantwort weist auf eine weitere, für die Forscher höchst aufregende Eigenschaft des Teilzugs hin: Bei fortgesetzter Selektion könnte möglicherweise aus der teilziehenden Ausgangspopulation schon nach wenigen Generationen eine ausschließlich ziehende oder eine nicht ziehende Population gezüchtet werden.

Diese spannende Frage haben wir in einem jahrelangen, aufwändigen Zweiweg-Selektionsexperiment verfolgt, für das mehr als 700 Mönchsgrasmücken gezüchtet wurden. In der Tat konnten bereits nach drei Generationen eine ausschließlich zugaktive und nach fünf bis sechs Generationen eine (nahezu) nicht mehr zugaktive Population selektiert werden (Abb. 19). Damit besitzt der Teilzug zumindest bei den untersuchten Mönchsgrasmücken ein verblüffend großes, für Wirbeltiere unerwartet hohes Selektionspotential.

Inzwischen wissen wir, daß entsprechend schnelle Änderungen des Zugverhaltens auf genetischer Basis auch in der freien Natur vorkommen. Vor reichlich 30 Jahren begannen mitteleuropäische Mönchsgrasmücken, die bis dahin ausschließlich im Mittelmeerraum und in Afrika überwinterten, zum Teil in Winterquartiere auf den Britischen Inseln auszuweichen (Abb. 20).

Seither hat sich das neuartige Zug- und Überwinterungsverhalten rasch verstärkt - heute verbringen bereits Zehntausende mitteleuropäischer Mönchsgrasmücken die kalte Jahreszeit auf den Britischen Inseln.

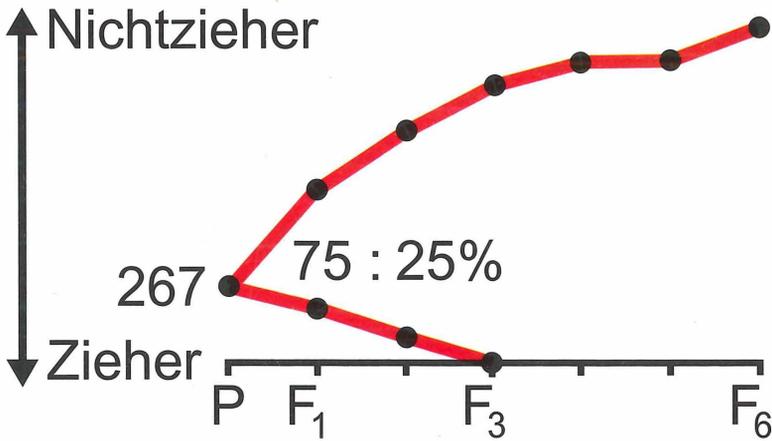


Abb. 19: Ergebnisse eines Zweiweg-Selektionsexperimentes mit teilziehenden Mönchsgrasmücken aus Südfrankreich, bei den Nichtziehern bis zur F<sub>6</sub>-Generation, bei den Ziehern bis zur F<sub>3</sub>-Genera-tion. 267: Anzahl der handaufgezogenen Vögel der Ausgangspopulation, die aus rund 75% Zugvögeln und 25% Standvögeln besteht.

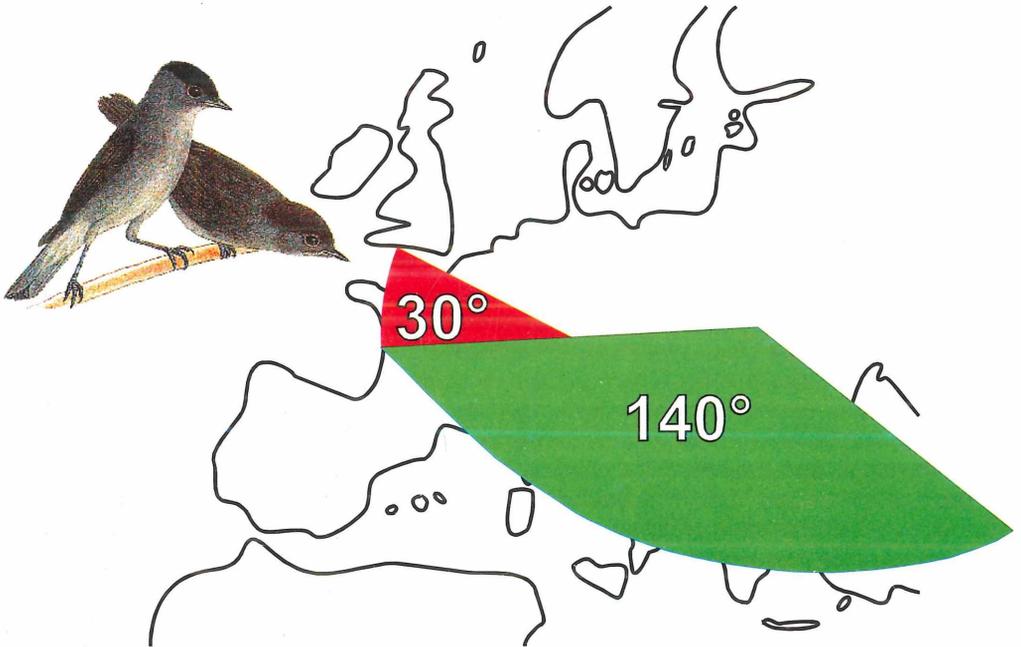
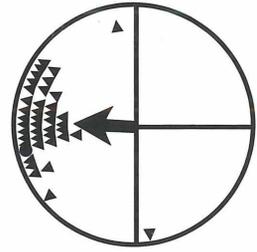
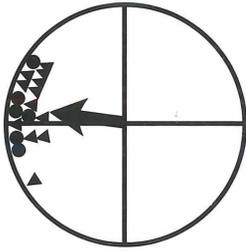


Abb. 20: Bis vor kurzem zogen Mönchsgrasmücken von Mitteleuropa in einem breiten Fächer von Zugrichtungen von 140 Grad in mediterrane und afrikanische Winterquartiere. Seit 1961 dehnen mitteleuropäische Mönchsgrasmücken den Zugrichtungsfächer an der Westseite aus und wandern in zunehmendem Maße in einer neuen nordwestlichen Richtung in neue Winterquartiere auf den Britischen Inseln.

# Altvögel von England

# F<sub>1</sub> - Nachkommen



# Jungvögel aus Deutschland



Abb. 21: Richtungswahl von Mönchsgrasmücken im Orientierungskäfig während der Wegzugperiode.  
Links oben: Mitteleuropäische Vögel, die während der Überwinterung in England gefangen wurden,  
rechts oben: deren in Volieren gezüchtete Nachkommen,  
unten: Kontrollvögel aus Süddeutschland. Kleine Symbole: Präferenzen von  
Einzelvögeln, Pfeile: Mittelrichtungen.

Durch Orientierungs- und Brutversuche mit in England während der Überwinterung gefangener Individuen konnten wir zeigen, daß die neuartige nordwestliche Zugrichtung auf die Nachkommen vererbt wird (Abb. 21). Sie ist demnach in wenigen Jahrzehnten durch Selektion oder Mikro-Evolution entstanden. Das hat unsere bisherigen Vorstellungen von der Geschwindigkeit solcher Selektionsvorgänge bei Wirbeltieren auf eine völlig neue Grundlage gestellt.

Für die Änderung des Überwinterungsverhaltens der Mönchsgrasmücke kommen eine ganze Reihe von Selektionsfaktoren in Frage, beispielsweise ein heutzutage auf den Britischen Inseln größeres Nahrungsangebot, das mildere Klima, kürzere Zugwege, die Jahresperiodik der Vögel beschleunigende Kurztage im Winter sowie wahrscheinlich die daraus resultierende assortative Verpaarung, also mit gleichartig „umprogrammierten“ Artgenossen.

Doch zurück zum Teilzug und insbesondere zu seinen weiteren wichtigen Eigenschaften. Beim Teilzug können die Anteile von Vögeln, die als Zug- oder Standvögel in Erscheinung treten, je nach Population zwischen fast 100 Prozent bis zu nahezu null Prozent schwanken (wie beispielsweise derzeit bei Hausrotschwänzen in Mitteleuropa beziehungsweise bei Amselpopulationen im Rheingebiet). Soll die Verbreitung des Teilzugs quantitativ erfasst werden, muß man das Zugverhalten der einzelnen Arten sehr genau untersuchen, damit Verwechslungen mit reinen Zug- oder Standvögeln ausgeschlossen werden können.

Wenn das geschieht, ist leicht festzustellen, daß Teilzug die am weitesten verbreitete Lebensform bei Vögeln überhaupt ist. In Europa zum Beispiel sind derzeit von den etwa 400 vorkommenden Vogelarten ungefähr 70 Prozent Teilzieher, die anderen 30 Prozent überwiegend Zugvögel. Aber auch bei den typischen Zug- und (wenigen) Standvogelarten treten immer wieder nichtziehende beziehungsweise größere Strecken wandernde Individuen auf. Damit wird wahrscheinlich, daß

alle zur Zeit in Europa vorkommenden Vogelarten genotypisch Teilzieher sind - die allermeisten davon, wie beschrieben, auch phänotypisch. Bei den übrigen Vogelarten trennt die Selektion derzeit stark die Phänotypen Zug- und Standvögel.

Ähnlich wie in Europa ist der Teilzug auch in anderen Kontinenten weit verbreitet. Das gilt vor allem auch für die Tropen. Hier ist der Teilzug offenbar schon früh im Lauf der Evolution entstanden, und die in diesen Regionen lebenden Vögel sind keineswegs immer seßhaft, wie frühere Lehrmeinungen vorgaben.

Aus dem oben beschriebenen Zweiweg-Selektionsversuch mit südfranzösischen Mönchsgrasmücken haben wir außer dem Nachweis, daß Teilzugverhalten unmittelbar genetisch gesteuert wird, zwei weitere, für das Verständnis des Vogelzuges wichtige Erkenntnisse gewinnen können. Da aus den Paarungen von Zugvögeln - wenn auch bei fortgesetzter Selektion immer weniger - Standvögel hervorgehen können (und aus den Paarungen von Standvögeln entsprechend Zugvögel), liegt kein dominanter oder von einem einzigen Gen gesteuerter - monogener - Erbgang vor. Vielmehr sind Ziehen und Nichtziehen demnach quantitativ genetische Merkmale und werden polygen gesteuert.

Wurden zugaktive Individuen miteinander gepaart, erhöhte sich in den Folgegenerationen nicht nur der Anteil von Ziehern, sondern bei diesen zugaktiven Vögeln auch die Menge an Zugaktivität (die nach der oben genannten Vektor-Navigationshypothese zusammen mit vorgegebenen Zugrichtungen die Länge der Strecken in das Winterquartier bestimmt).

Bei der Paarung nicht zugaktiver Vögel nahm bei den immer weniger werdenden zugaktiven Nachkommen auch die Menge der Zugaktivität immer mehr ab, bis sie schließlich Nullwerte erreichte. Demnach werden Ziehen oder Nichtziehen einerseits und die Menge der Zugaktivität (und damit das Zugstreckenprogramm) andererseits entweder von ein und demselben genetischen Mechanismus oder aber von zwei ganz eng miteinander gekoppelten Systemen gesteuert.

Sehr wahrscheinlich handelt es sich dabei um einen sogenannten Schwellenmerkmal-Mechanismus: Liegen die Zugaktivitätsmengen oberhalb einer bestimmten Schwelle, verhalten sich die Individuen als Zugvögel; unterhalb dieser Schwelle sind sie Standvögel.

Diese Feststellung führt zu weit reichenden Folgerungen, nämlich: Wenn derzeit phänotypisch (weitestgehend) reine Zugvögel, wie oben postuliert, genotypisch auch die Anlage für Teilzugverhalten besitzen (mit Genen sowohl für Zug- als auch für Standvogelverhalten), dann sollte der Schwellenmerkmal-Mechanismus auch bei ihnen auftreten. Daraus folgt, daß in einer gegenwärtig (ausschließlich) ziehenden Population, in der die Angehörigen hohe Zugaktivitätsmengen „produzieren“ (und relativ weit ziehen), bei gerichteter Selektion auf immer niedrigere Aktivitätswerte schließlich irgendwann eine kritische Schwelle erreicht wird, ab der „automatisch“ Nichtzieher auftreten - und somit Teilzug entsteht.

Damit wäre Teilzug ein Bindeglied - eine Art Drehscheibe - zwischen Zug- und Standvogelverhalten. Ziehen oder Nichtziehen sind dann nicht länger als getrennte Verhaltensbereiche anzusehen. Sie können vielmehr durch Selektion - ohne weitere Einflüsse wie Mutationen und „Verhaltenssprünge“- ineinander übergehen.

Erste Ergebnisse eines inzwischen in unserem Max-Planck-Institut angelaufenen Großversuchs bestätigen diese Hypothese. Mittlerweile besitzen wir auch konkrete Vorstellungen, wie lange derartige Übergänge dauern können. Bei einem Versuch haben wir in Süddeutschland lebende Mönchsgrasmücken, die viel, mittelmäßig und wenig Zugaktivität zeigen, miteinander gepaart und über die Eltern-Nachkommen-Beziehungen die Erblichkeit ihrer Zugaktivität bestimmt (Abb. 22). Sie liegt in der Größenordnung von 0,4 und damit in einem mittleren Bereich (die Werte können zwischen 0 = keine Erblichkeit und 1 = hundertprozentige Erblichkeit schwanken). Zusammen mit der großen phänotypischen Streubreite (die Zugaktivitätsmengen unterscheiden sich von den niedrigsten zu den höchsten Werten um das Sechsfache voneinander, Abb. 22), weist dieses Ergebnis auf ein großes Selektionspotenzial hin.

Eine Modellrechnung (Abb. 23) ergibt: Würde die Zugaktivität süddeutscher Mönchsgrasmücken - als Mittel- bis Langstreckenzieher - gezielt auf niedrigere Werte selektiert, entstünden nach nur

etwa zehn Generationen (oder nach 15 Jahren) Kurzstreckenzieher, wie sie derzeit zum Beispiel in der teilziehenden Population in Südfrankreich vorkommen. Bereits nach nur wenigen weiteren Generationen sollten dann die ersten Nichtzieher auftreten, womit in der süddeutschen Population der Teilzug beginnen würde. Für die vollständige Umwandlung einer Zug- in eine Standvogelpopulation (oder umgekehrt) sind bei streng gerichteter Selektion nach unseren Modellrechnungen nur etwa 25 Generationen oder 40 Jahre anzusetzen. Damit dürften Vögel vielfach in der Lage sein, sich in ihrem Zug- oder Standvogel-verhalten sogar an dramatisch schnell wechselnde Umweltbedingungen anzupassen.

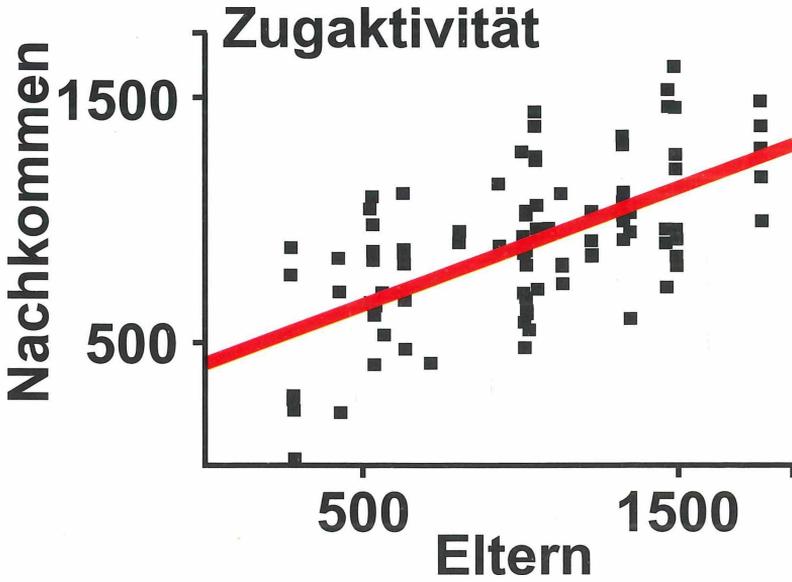


Abb. 22: Die Beziehung der Zugaktivität der ersten Wegzugperiode von in Volieren gezüchteten Mönchsgrasmücken („Nachkommen“) zu der ihrer Elternvögel. Die Steigung der Regressionsgeraden der positiven Korrelation gibt die Ererblichkeit (Heritabilität, etwa 0,4) an.

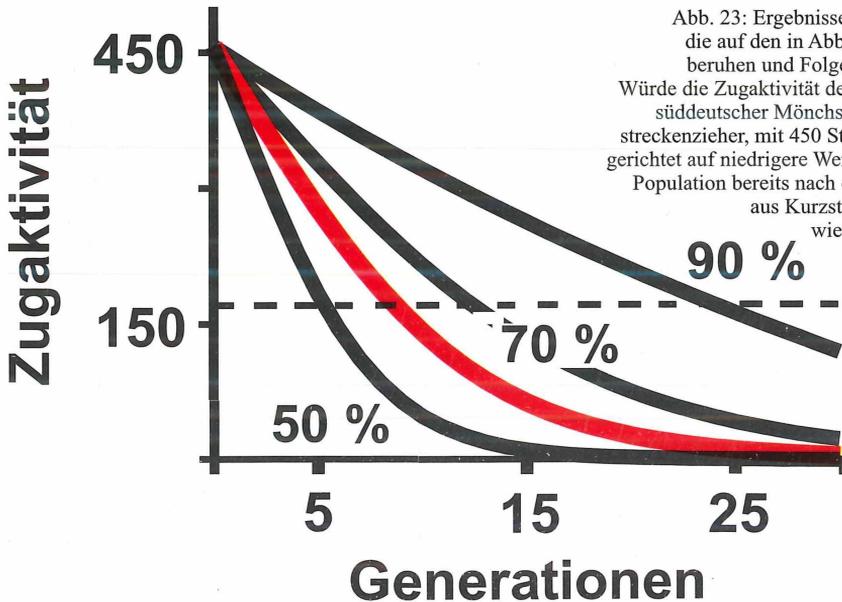


Abb. 23: Ergebnisse einer Modellrechnung, die auf den in Abb. 22 dargestellten Daten beruhen und Folgendes veranschaulichen: Würde die Zugaktivität der ersten Wegzugperiode süddeutscher Mönchsgrasmücken (als Mittelstreckenzieher, mit 450 Stunden mit Zugaktivität) gerichtet auf niedrigere Werte selektiert, könnte die Population bereits nach etwa zehn Generationen aus Kurzstreckenziehern bestehen, wie sie derzeit in Südfrankreich leben (angegeben durch die gestrichelte Linie, mit reichlich 150 Stunden). Der Wert ergibt sich aus dem Schnittpunkt der roten Kurve, die für die Annahme gilt, daß sich 70% der Vögel der Population erfolgreich fortpflanzen, mit der gestrichelten Linie.

## **Eine neue Vogelzugtheorie und ihre Voraussagen**

Nahezu zwangsläufig ergibt sich aus unseren genetischen und evolutionsbiologischen Untersuchungen eine neue Vogelzugtheorie. Sie erklärt mit wenigen Annahmen sowohl die Evolution als auch die Steuerung und Anpassungsfähigkeit der Vögel für ihre Wanderungen und ermöglicht plausible Voraussagen für die Entwicklung des Vogelzuges bei fortschreitender globaler Klimaerwärmung.

Die neue Theorie lässt sich in wenigen Kernsätzen so formulieren:

Zugbewegungen bei Vögeln begannen nach heutiger Kenntnis schon sehr frühzeitig unter tropischen Bedingungen, eng verbunden mit der Entstehung unterschiedlicher Vogelarten. Anfänglich umfaßten die Wanderungen sicher nur kurze Strecken und beruhten zumindest teilweise auf Teilzugverhalten. Bereits in der Kreidezeit vor etwa 80 Millionen Jahren sind die flugunfähigen Zahnvögel Hesperornis offenbar als Teilzieher gewandert - sie bewegten sich schwimmend fort. Demnach wurde der Teilzug von Vögeln frühzeitig entwickelt oder aber - und das erscheint wahrscheinlicher - bereits von den Vogelvorfahren geerbt. Teilzug ist - ähnlich wie eine Reihe von Orientierungsmechanismen - ein früh in der Evolution entstandenes, auch bei niederen, also stammesgeschichtlich uralten Tierarten weit verbreitetes Verhalten. Deshalb ist kaum anzunehmen, daß es von Vögeln neu „erfunden“ wurde.

Der früh auftretende Teilzug hat sich als eine äußerst erfolgreiche und anpassungsfähige Lebensform mit der Entwicklung der Vogelformen rasch weit verbreitet und gehörte als eine im weiteren Verlauf der Evolution stabile Verhaltensweise bald zur Grundausrüstung der Vögel.

Mit dem genetisch verankerten Teilzugverhalten besitzen Vögel das Potential sowohl für Ziehen als auch für Nichtziehen. Das ermöglicht durch Selektion die gesamte Palette von phänotypischen Standvögeln über teilziehende Populationen bis hin zu ausschließlich wandernden Langstreckenziehern.

Wenn also wechselnde Umweltsituationen es erforderlich machen, können gegenläufige Selektions- und Mikro-Evolutionsvorgänge schnell wieder von Zug- zu Standvogelverhalten und umgekehrt führen. Bei so schnellen Anpassungen und weiterführenden Mikro-Evolutionsvorgängen kommt den Vögeln sicher zugute, daß die für die Wanderungen ebenfalls notwendigen Orientierungs- und Navigationsmechanismen sowie Umstellungen des Stoffwechsels wohl auch bereits von den Vogelvorfahren stammen und seit langem zu ihrer Grundausrüstung gehören.

## **Derzeitige Veränderungen, Perspektiven und Voraussagen**

Eine der Hauptvoraussagen der neuen Vogelzug-Theorie ist, daß bei rasch wechselnden Umweltbedingungen sich auch das Zugverhalten schnell durch Selektion anpassend ändert. Genau das ist derzeit im Zuge der globalen Klimaerwärmung in großem Umfang zu beobachten. Die in höheren geographischen Breiten fortschreitende Reduzierung des Zugumfangs, die bereits dazu geführt hat, daß beispielsweise Amseln im Rheinland Standvögel geworden sind (wie früher schon in England), Stare immer häufiger in unseren Städten überwintern und sogar Rauchschwalben mittlerweile da und dort auch während der kalten Jahreszeit bei uns beobachtet werden, ist so augenfällig, dass sie inzwischen auch Laien regelmäßig bewusst wird.

Geradezu aufregend ist das zunehmende Vordringen und Brüten von subtropischen Arten in höheren geographischen Breiten (Abb. 24). Bereits vor über 30 Jahren hat der aus Afrika stammende Wüstengimpel in Südspanien Fuß gefasst - in Regionen um die Städte Almeria und Murcia, in einem Gebiet, das vor einigen Jahren von der spanischen Regierung aufgrund der jetzigen klimatischen Verhältnisse zur ersten Vollwüste Europas erklärt worden ist.

Dem Wüstengimpel sind unterdessen weitere Arten wie afrikanische Segler und Rallen gefolgt. An verschiedenen Stellen Mitteleuropas haben sich außerdem sogar Brutpopulationen von Sitticharten - also Papageien - fest etabliert. Auch wenn sie wahrscheinlich im Wesentlichen von frei gelassenen Vögeln abstammen, geben sie unserer Avifauna inzwischen einen exotischen Anstrich, ebenso wie die mittlerweile bis ins nördliche Mitteleuropa vorgedrungenen Kuh- und Silberreiher. Ein weiteres Beispiel: Nach ihrer Auswilderung brüten Flamingos heute im Zwillbrocker Venn an der holländischen Grenze.

# Brutvögel Möggingen $\Sigma$ 110 Arten = 28%



+ 2(4)

Abb. 24: Früher regelmäßige Brutvögel der Gemeinde Möggingen bei Radolfzell (Bodensee, Sitz der Vogelwarte), die seit 1946 ganz verschwunden sind (mit Kreuz) oder nur noch unregelmäßig brüten (Näheres s. Berthold 2003, J. Ornithol. 144: 385 - 410).

Ganz besonders erfolgreich sind die aus dem Mittelmeerraum kommenden, farbenprächtigen Bienenfresser (Abb.25). Sie haben mittlerweile in verschiedenen Gebieten Mitteleuropas größere, sich selbst erhaltende Brutpopulationen gegründet (mit über 50 Brutpaaren am Kaiserstuhl in der deutschen Rheinebene) und mit Vorposten von Brutvögeln bereits Schweden und als Sommergäste sogar Island erreicht. Wenn sich die globale Klimaerwärmung fortsetzt, dann ist nach unserem heutigen Kenntnisstand der Steuerung des Vogelzuges und allgemein der räumlichen Dynamik von Vogelpopulationen folgendes Szenarium zu erwarten:



Abb. 25: Bienenfresser - im Zuge der rezenten Klimaerwärmung auf dem Vormarsch vom Mittelmeerraum nach Nordeuropa.

In höheren geographischen Breiten wird vor allem infolge milderer Winterhalbjahre der Anteil an Standvögeln zunehmen - zum einen bedingt durch abnehmende Sterblichkeit während strenger Winter, zum anderen durch die Umwandlung von Teilziehern und Kurzstreckenziehern in Standvögel.

Langstreckenzieher werden in höheren geographischen Breiten zumindest in nächster Zeit eher seltener vorkommen oder relativ geringe Bestände aufweisen. Sie werden sowohl von immer zahlreicheren Standvögeln verdrängt als auch aufgrund ihrer verhältnismäßig geringen genetischen Variabilität ihrer jahresperiodischen Prozesse längere Zeit für Anpassungen benötigen. Sollte es Afrikaziehern gelingen, immer öfter bereits im Mittelmeerraum zu überwintern (was bei einigen Arten wie Gartenrotschwanz, Mehlschwalbe und anderen schon begonnen hat), könnten sie aufgrund geringerer Zugstrecken und kürzerer Tageslängen im Winter (wodurch die Jahresperiodik beschleunigt wird) Bestandseinbußen möglicherweise wieder ausgleichen.

Subtropisch-exotische Einwanderer werden häufiger denn je bis in die Avifaunen nördlicher Breiten vordringen und dort wahrscheinlich die Biodiversität verstärken - allerdings mit bislang

noch nicht vorhersagbaren Folgen im Hinblick auf die Konkurrenz mit anderen Arten, das sich einpendelnde Artengefüge und das Ausmaß an Umstrukturierungen in der Vogelwelt.

Die zunehmende Austrocknung und Umwandlung großer Gebiete in Wüsten - Erscheinungen, die mittlerweile schon begonnen haben und von zahlreichen Klimaforschern in wachsendem Umfang vorausgesagt werden, dürften vielerorts Wanderbewegungen („Trockenflucht“) von Vögeln aufleben lassen, aber auch zum Verlust von Winterquartieren und Rastplätzen in Durchzugsgebieten führen - mit vorerst nicht abschätzbaren Auswirkungen. Das gilt zum Beispiel auch für den Fall, daß der Raum um das Mittelmeer zu einem vegetationsarmen Trockengebiet mit wüstenartigem Charakter werden sollte.

Sollte das Abschmelzen polarer Eiskappen riesige Gebiete der Tundra überfluten, gingen die bevorzugten Brutplätze für große Populationen, vor allem von Gänsen und Limikolen (Schnepfenvögeln) verloren, ebenfalls mit bislang nicht absehbaren Folgeerscheinungen.

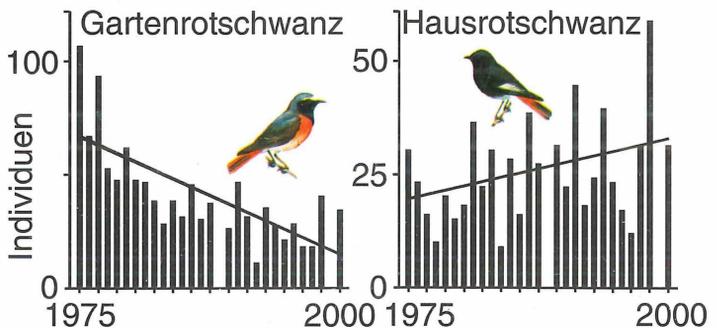
Die anzunehmende und bereits angelaufene Umstrukturierung kontinentweiter Avifaunen wird nicht nur für Ornithologen - speziell Vogelzugforscher - und Evolutionsbiologen ein einzigartiges Betätigungsfeld voll spannender Entwicklungen und höchst interessanter Fragen bieten, sondern auch viele ökonomische Probleme mit sich bringen. Zum Beispiel: Welche Vogelarten werden künftig die Hauptrolle bei der Schädlingsbekämpfung im integrierten Pflanzenschutz spielen, wie können deren Populationen gefördert werden oder wie lassen sich die "Schadvögel" in den für den Menschen wichtigen landwirtschaftlichen Kulturen kontrollieren? Welche Arten werden in Zukunft noch für die Jagd zur Verfügung stehen und wie sind Prioritäten im Artenschutz neu zu definieren und zu verwirklichen?

Damit werden auch in der Botanik, Forstbiologie, Parasitologie, Limnologie, um nur einige Bereiche zu nennen, viele neue Aufgaben auf uns zukommen. Sie gilt es mit den modernen Methoden der Evolutionsbiologie, Molekularbiologie, Biodiversitätsforschung, Populationsökologie und des Artenschutzes zu lösen.

Unsere Max-Planck-Forschungsstelle für Ornithologie ist dabei, im Verbund von Wissenschaftlern mit Tausenden von ehrenamtlichen Mitarbeitern die Weichen für entsprechende Forschungsarbeiten zu stellen (Abb. 26).



Abb. 26, Oben: eine der fünf großen Fangstationen der Vogelwarte Radolfzell auf der Mettnau-Halbinsel am Bodensee, die der kontinuierlichen Bestandserfassung („Volkszählung“) von über 40 Vogelarten dienen, z.T. seit 1968. Unten: zwei Beispiele für langfristige Bestandsveränderungen, ermittelt an Fänglingen in der Wegzugperiode auf der Station Mettnau.





Weiterführende Literatur: Berthold, P. (2000):  
Vogelzug. Eine aktuelle Gesamtübersicht.  
4., stark überarbeitete und erweiterte Auflage.  
Wiss. Buchges. Darmstadt, ISBN 3-534-13656-X

Quelle des vorliegenden Textes:  
Festvortrag 52. Jahresvers. MPG 2001,  
Jahrb. MPG 2001: 27-48.

## Zusammenfassung

Vögel sind die attraktivste Gruppe von Mitlebewesen, die wir kennen. Das hat dazu geführt, dass sie seit Jahrhunderten herausragend gut erforscht werden - dies gilt insbesondere auch für ihre faszinierenden Wanderungen. Jahrhundertelange Beobachtung, hundert Jahre währende Beringung und modernste Technik der letzten Jahrzehnte (v.a. die Satelliten-Telemetrie) vermitteln inzwischen ein recht umfassendes Bild der Phänomenologie des Zuges. So wissen wir heute z.B., dass die Zugelzugrouten den gesamten Erdball wie ein Netz umspannen, Jahreswanderstrecken die Größenordnung des Erdumfanges erreichen, Zugvögel bis über 10000 m hoch aufsteigen und auch über zehntausende von Kilometern punktgenau navigieren und Zeitprogramme fast auf den Tag genau einhalten können. Kreuzungs- und Selektionsexperimente in der Vogelwarte Radolfzell, v.a. mit Mönchsgrasmücken, haben gezeigt, dass die Steuerung der hoch komplexen Zugvorgänge auf relativ einfachen Grundmustern basiert: genetisch fixierten Raum-Zeit-Programmen. Diese Programme sind jedoch nicht starr, sondern können in verblüffend kurzer Zeit an neuartige Umweltbedingungen angepasst werden. Voraussetzung dafür ist, dass Vögel offenbar allgemein mit Erbanlagen für Ziehen und Nichtziehen ausgestattet sind und dass die beiden Verhaltensweisen über den sogenannten Teilzug schnell ineinander übergehen können. Mit der Fähigkeit zu schnellen Neuanpassungen erweisen sich Zugvögel als die besten Bioindikatoren der gegenwärtigen Klimaerwärmung. Die Fülle rascher Veränderungen im Zugverhalten, die die Klimaerwärmung mit sich bringt, lässt für die nächsten Jahrzehnte kontinentweite Umstrukturierungen von Avifaunen erwarten. Dabei überwiegen derzeit in Mitteleuropa bei weitem Bestandsrückgänge. Es bleibt abzuwarten, ob sie sich durch Neuzuwanderungen und bei abnehmendem Zugvogelcharakter steigendem Bruterfolg wieder ausgleichen werden. Durch die Fülle neuer Erkenntnisse ist Vogelzug zu einem hervorragenden Modell moderner Evolutions- und Biodiversitätsforschung geworden.

## Summary

our fellow creatures, birds are the most attractive. As a result, a remarkable amount of research has been devoted to them over the centuries - and this applies in particular to their fascinating migrations. Observations for hundreds of years, ringing during the last hundred, and the most modern techniques of recent decades (especially satellite tracking) have produced a fairly comprehensive picture of the phenomenology of migration. We now know, for instance, that the migration routes cover the globe like a net and that it is possible for migrating birds to travel distances of the order of the earth's circumference annually, to ascend to altitudes of over 10,000 m, and to display great precision, pinpointing a destination after a flight of tens of thousands of kilometers and staying on schedule almost to the day. Cross-breeding and selection experiments in the Vogelwarte Radolfzell, primarily with blackcaps, have shown that control of the highly complex migration processes is based on relatively simple basic patterns: genetically fixed spatiotemporal programs. However, these programs are not unalterable; indeed, they can be adapted to novel environmental conditions in an amazingly short time. As a prerequisite for this, birds in general are evidently equipped with basic, inherited capacities for migrating and not migrating, and can rapidly convert each of these behaviors into the other by way of so-called partial migration. With this ability to develop new adaptations so quickly, migratory birds prove to be the best bioindicators for the current climatic changes. In view of the abundant, rapid alterations of migratory behavior that are accompanying global warming, we can expect continent-wide restructuring of the avifauna in coming decades. The predominant example in Central Europe at present is the decline in bird populations. It remains to be seen whether these populations can be restored by immigration and by greater breeding success, as birds gradually lose their migrant characteristic. Having provided so many new insights, bird migration has become an outstanding model for modern research on evolution and biodiversity.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Peter Berthold,  
Max-Planck-Forschungsstelle für Ornithologie, Vogelwarte Radolfzell, Schloß Möggingen,  
D-78315 Radolfzell

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens](#)

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: [57](#)

Autor(en)/Author(s): Berthold Peter

Artikel/Article: [Vogelzug als Modell der Evolutions- und Biodiversitätsforschung 1-25](#)