

Der Vogelzug.

Berichte über Vogelzugsforschung und Vogelberingung.

1. Jahrgang.

Oktober 1930.

Nr. 4.

Theoretisches zur Geschichte des Vogelzuges.¹⁾

Von Ernst Mayr und Wilhelm Meise.

Plan.

	Seite
1. Einleitung	149
2. Eine Hypothese zur Entstehung des Vogelzuges	150
Die Entwicklung bis zur Eiszeit	151
Der Einfluß der Eiszeit	153
Nacheiszeitliche Vorgänge	154
Zusammenfassung	157
3. Ueber Entstehung und Erhaltung des Zugtriebes	158
4. Winterquartiere und Veränderungen am Zugwege	159
Die Konkurrenz in den Winterquartieren	159
Die Zugwege und ihre Verlagerung	161
Die Verlängerung der Zugwege	162
Zusammenfassung	170
Zitierte Literatur	171

1. Einleitung.

Seit der Einführung der Beringungsmethode²⁾ in der Vogelzugsforschung ist die theoretische Behandlung des Stoffes stark in den Hintergrund getreten. Jeder, der sich mit diesen Fragen beschäftigt, bemerkt aber bald, daß gerade in der Theorie des Vogelzuges fast mehr Unklarheiten bestehen als in der Darstellung der einzelnen Vogelzugserscheinungen, und daß nur wenige von den zahlreichen Problemen

1) Die Arbeit wurde großen Zügen von MAYR entworfen und während dessen Expedition nach Neuguinea von MEISE ausgearbeitet und ergänzt.

2) Wir möchten das Beringen nicht als experimentelle Methode bezeichnen, da zum Wesen des Experimentes willkürliche Aenderung oder Ausschaltung einer oder mehrerer Bedingungen gehört. Normalerweise ist das Beringen nur ein Hilfsmittel der Beobachtung, das einzelne Individuen zwar kennzeichnet, sie im übrigen aber unter natürlichen, d. h. unveränderten Bedingungen leben läßt.

gelöst worden sind, die etwa OTTO HERMAN 1905 (13) durch Zusammenstellung aller bis dahin geäußerten Ansichten übersichtlich wiedergegeben hat. Zu diesen alten kommen neue Punkte, die der Erledigung harren.

Namentlich über die Entstehung des Vogelzuges gibt es noch große Meinungsverschiedenheiten. Ursprünglich hatten wir die Absicht, eine genaue Darstellung und Analyse des gesamten Fragenkomplexes zu geben. Diese Aufgabe ist aber neuerdings von THOMSON (25) nach unserer Ueberzeugung erschöpfend behandelt worden.

THOMSON unterscheidet vier z. T. theoretische Hauptfragen (25, p. 261--263):

1. Welche Vorteile bietet der Vogelzug?
2. Wie entstand der Vogelzug? (Historisch-zoogeographische und genetische Entstehung.)
3. Welche Faktoren lösen den Zugtrieb des Individuums aus?
4. Was leitet den Vogel auf seiner Wanderung?

Mit diesen vier Sätzen, die nach Funktion (1), Genese (2) und Physiologie des Vogelzuges (3 und 4) fragen, ist gleichzeitig eine Gliederung des ganzen Gebietes gegeben. Im folgenden wollen wir uns darauf beschränken, eine zusammenfassende Darstellung der historisch-zoogeographischen Entstehung des Vogelzuges zu versuchen, ferner einige Abschnitte aus diesem und anderen Kapiteln genauer zu untersuchen.

2. Eine Hypothese zur Entstehung des Vogelzuges.

THOMSON läßt drei Hypothesen als möglich gelten (25, p. 281 f.):

1. Urheimat der Zugvögel ist das jetzige Brutgebiet. Die Ungunst der Eiszeit verdrängte die Vögel nach dem Süden. Sie kehrten alljährlich zur Brutzeit so weit wie möglich zurück und wurden dadurch Zugvögel.
2. Urheimat ist das jetzige Brutgebiet. Wieder trieb die Ungunst der Eiszeit die Vögel nach dem Süden, wo sie aber als Standvögel zusammenrückten und ein erbliches Verlangen nach ihrer verlassenen Heimat bewahrten. Sie wurden erst nach der Eiszeit Zugvögel.
3. Urheimat ist das jetzige Ueberwinterungsgebiet oder ein neutrales Gebiet. Der Geburtenüberschuß verursachte eine Ausbreitung nach Norden, in die vom Eise freiwerdende Landschaft hinein.

Als Ursachen für die Ausbreitung nach der Eiszeit läßt THOMSON also wirken:

sub. 1: den bereits vorhandenen Zugtrieb.

sub. 2: die vererbte Sehnsucht nach dem Norden.

sub. den Ausdehnungsdrang infolge Vermehrungsüberschusses.

Diesen drei Hypothesen, zwischen denen THOMSON (25, p. 282) nicht zu wählen wagt (Nr. 2 scheint er für die unwahrscheinlichste zu halten), möchten wir eine einheitliche gegenüberstellen, die sich zum Teil an die erste anschließt und im übrigen zeigen will, daß alle drei bei genauer Betrachtung in einer einzigen aufgehen. Diese Vereinheitlichung war der Hauptzweck des folgenden ersten Teiles unserer Arbeit.

Die Entwicklung bis zur Eiszeit.

Es hat lange gedauert, bis sich die Erkenntnis durchgesetzt hat, daß der Vogelzug nur historisch zu verstehen ist. Der Zugtrieb wird jedes Jahr ausgelöst, nicht neu geschaffen, worauf wohl E. v. HOMEYER als erster mit Nachdruck hinwies. Wann und wodurch ist aber die Zuggewohnheit entstanden?, war nun die nächste Frage. Die Antwort, die von verschiedenen Seiten gegeben wurde, lautete: „Durch die Eiszeit“. Schon WEISMANN hat auf dieser Grundlage eine beachtliche Theorie des Vogelzuges entwickelt.

Weitere Ueberlegung mußte aber zu der Ueberzeugung führen, daß der Vogelzug noch viel früher entstand. Es bestehen genug Beweise für die Ansicht, daß die Erde schon lange vor der Eiszeit in Klimazonen zerfiel. Dagegen sprechende Befunde der Paläobotanik sind erst neuerdings wieder als hypothetisch und unberechtigt hingestellt worden.¹⁾ Bereits im mittleren und frühen Tertiär waren nicht nur die Pole, sondern auch größere Teile der nördlichen (bzw. südlichen) Halbkugel wie heute im Winter unbewohnbar. Wie MEYDENBAUER (s. ECKARDT, 6, p. 34, 1909) und besonders ECKARDT (6) als erste überzeugend dargestellt haben, ist dies auch ganz unabhängig vom Klima richtig: „Schon in der warmen Tertiärzeit mußte ein Vogelzug existieren, weil infolge der schiefen Stellung der Erdachse die damals zwar auch im Winter milderen Polarzonen doch zur Zeit des niedrigen Sonnenstandes ebenso dunkel waren wie heute, und weil andererseits gerade wegen ihrer Klimagunst die hohen Breiten von den Vögeln, sobald sich ihr Flugvermögen genügend entwickelt hatte, zum Zweck der Fortpflanzung aufgesucht wurden“ (ECKARDT, 8, p. 495).

1) E. W. BERRY, Smithsonian Miscell. Collections 82 6 p. 1—29, 1930.

Der Vogelzug war ursprünglich ein Streichen nach Gegenden, in denen auch der Winter genügend Helligkeit zur Nahrungssuche und genügend Nahrung bot. Als dann in der Mitte des Tertiärs die Verschlechterung des Klimas hinzukam, wurde auch der Wanderweg länger.

Daß die Polarregion in das Wohngebiet der Vögel mit einbezogen wurde, ist aus zwei Gründen verständlich: Erstens, weil nur der Klimazustand während der Brutzeit für die Besiedelung maßgebend ist, und zweitens, weil die arktische Zone damals sehr günstige Ansiedlungsmöglichkeiten bot. Während sich nämlich nach Ansicht vieler Klimatologen durch die mittleren Breiten in größerer Ausdehnung als heute ein Wüstengürtel erstreckte, bekam die polare Zone reichliche Niederschläge. Der Ungunst des Winters konnte durch Auswanderung begegnet werden.

Es wurde dagegen mehrfach die Ansicht ausgesprochen, daß das Wandern der Vögel so alt sei wie ihre Flugfähigkeit (namentlich von GRAESER, 11 p. 82—94). Dem muß aber durchaus widersprochen werden. In allen Fällen von Vogelwandern oder -zug, die näher analysiert worden sind, hat sich ergeben, daß dem Wandern eine Notwendigkeit oder ein Vorteil zu Grunde liegt. Dort, wo (wie z. B. im tropischen Urwalde Neu-Guineas) in allen Jahreszeiten annähernd gleiche Bedingungen bestehen, sind die meisten Vogelarten absolut stationär und halten sogar ihre Vertikalverbreitungsgrenzen bis auf 100 m genau ein. Ein Wandern und Streichen findet — soweit bekannt — bei tropischen Vögeln nur dann statt, wenn sie durch Nahrungsverhältnisse dazu gezwungen werden; Wanderer sind also Fruchtfresser (Tauben, Papageien u. a.), Samenfresser (Finkenvögel) Steppenvögel (verschiedener Gruppen), Blütenbesucher u. a. Schärfere ausgeprägt und besser gerichtet (i. allg. als „Zug“ bezeichnet) sind die Wanderungen vieler Arten, welche die gemäßigten und arktischen Zonen mit ihren starken jahreszeitlichen Unterschieden bewohnen.

Daß der Zug als Ganzes wirklich in Zusammenhang mit dem Klima und den dadurch bedingten Nahrungsverhältnissen steht, wird durch die Arten bewiesen, bei denen die in milderen Gegenden wohnenden Artgenossen i. allg. Standvögel sind und nur die nördlichen ziehen. Dazwischen liegt eine Zone, bewohnt von Individuen, die nur in strengen Wintern die Brutheimat verlassen (vgl. u. a. Star, Kiebitz, Ringeltaube). Ueberhaupt lehrt eine Untersuchung der Uebergänge von Standvögeln über Strichvögel zu Zugvögeln manches über die Vorteile und die Notwendigkeit des Zuges.

Der Einfluß der Eiszeit.

Im gleichen Maße, in dem die Klimaverschlechterung zu Beginn der Eiszeit Fortschritte machte, gewann auch der Vogelzug an Ausdehnung. Schließlich wurden sogar die Vögel unserer Breiten dazu gezwungen, im Winter ihre Brutheimat zu verlassen.

Inzwischen hatte nämlich ein ganz anderer Vorgang begonnen, der mit dem eben geschilderten nicht verwechselt werden darf. Die beginnende Eiszeit bewirkte, daß die nördlichen Landstriche allmählich unbewohnbar wurden. Die dort lebende Vogelwelt ist i. allg. nicht etwa nach Süden abgedrängt worden, wie man früher fälschlich angenommen hat, sondern sie ist größtenteils ausgestorben, da ihr Brutgebiet unbewohnbar wurde. Jedes Jahr verschlechterten sich die Bedingungen an der Nordgrenze des Verbreitungsareals; die dort beheimateten Vögel schritten entweder erfolglos zur Fortpflanzung oder strichen etwas südlicher, den Daseinskampf ihrer südlichen Nachbarn erschwerend. Der Bestand lichtete sich von Jahr zu Jahr, da die aufgebrachten Bruten nicht genügten, um die durch Witterungsungunst und Nahrungsmangel gerissenen Lücken zu füllen. Schließlich wichen, Zone für Zone, auch die letzten Vorposten dem immer weiter vorrückenden Eis.

Es hat sicher niemals in einem längeren Zeitabschnitt während der Eiszeit eine Zusammendrängung der Vögel in der Aequatorialzone stattgefunden, wie dies von einigen Autoren in phantastischer Weise ausgemalt wurde. Der Vogelzug entstand also nicht durch Weichen vor der Eiszeit, sondern — wie vorher und überall letzten Endes — nur durch ein jährliches Ausweichen vor dem Winter (oder einer anderen ungünstigen Jahreszeit). Das geht insbesondere auch aus der Tatsache hervor, daß es nicht nur auf der nördlichen Erdhälfte, sondern auch auf der südlichen Vogelzug gibt, z. B. von Südafrika nach Norden, ferner zwischen Madagaskar und Afrika (s. LAVAUDEN, 15 p. 233 f., der *Eurystomus madagascariensis* [Gm.] und *Falco concolor* Temm. zu nennen weiß, wozu noch *Cuculus poliocephalus rochii* Hartl. kommt), von Südastralien (z. B. *Falco longipennis* Swainson, *Chalcites lucidus* (Gm.), *Ch. basalis* (Horsf.), *Merops ornatus* Lath., *Halcyon sancta* Vig. & Horsf., *Graucalus n. melanops* (Lath.) u. a.) und Neuseeland aus, endlich in Südamerika. Man berücksichtigt dabei das Fehlen der glazialen Vereisung in Afrika und Australien.

Nicht die Eiszeit, sondern der Wechsel einer günstigen und einer ungünstigen Jahreszeit ist die eigentliche Ursache des Vogelzuges. Mit dieser Erkenntnis wird auch das Verständnis der nacheiszeitlichen Entwicklung des Vogelzuges erleichtert.

Während des Höhepunktes der Eiszeit war Mitteleuropa für seine heutigen Brutvögel i. a. nicht bewohnbar. Das Gebiet zwischen der nordischen und der alpinen Eismasse dürfte am ehesten einer kalten Steppe geglichen haben (vgl. MEISE, 17, p. 100). Die Vögel wohnten wahrscheinlich zum größten Teil im Mittelmeergebiet und in Nordafrika, das damals viel feuchter war als heute (Pluvialzeit). Dadurch wurde ein weitführender Vogelzug unnötig gemacht. Einige Breitengrade südlich vom Brutgebiet lag bei den Zugvögeln das Winterquartier. Einen Zug paläarktischer Vögel nach Südafrika möchten wir für diese Zeitperiode nicht annehmen.

Während des Höhepunktes der Eiszeit hatte die paläarktische Zone — wenigstens in ihrem westlichen Teil — eine viel geringere Breitenausdehnung als heute. Schon dadurch waren weite Wanderungen überflüssig und unmöglich gemacht. Der Vogelzug in seinen heutigen Ausmaßen beruht im wesentlichen — zumal in der nördlichen Erdhälfte — auf nacheiszeitlicher Entwicklung. Die Ansicht, der Vogelzug sei erst eine Folge der Eiszeit, ist also gar nicht so falsch, wie es scheinen mag; denn die präglazialen Vogelzugerscheinungen können für die Betrachtung der heutigen Verhältnisse völlig außer acht gelassen werden.

Nacheiszeitliche Vorgänge.

Allmählich ging die Eiszeit¹⁾ ihrem Ende zu; das Eis wich langsam zurück und gab besiedlungsfähiges Land frei. — Die Vögel folgten dem Eis und besiedelten das Neuland. Um diesen Vorgang zu verstehen, ist es nötig, eine kleine besiedlungstheoretische Ueberlegung einzuschalten. Die „rasche“ Ausbreitung der Vögel nach der Eiszeit erklärten BRAUN, HOWARD und andere durch die Annahme, die Vögel seien durch das Eis in die Aequatorialzone zusammengedrängt worden, nach dem Rückgang des Eises hätten sie sich wieder auf die natürliche Dichte aufgelockert. Diese Anschauung halten wir für un-

1) Für unsere Betrachtungen spielt die Einteilung des Pleistocäns in verschiedene Eiszeiten keine Rolle. Für jede der einzelnen Eiszeiten gilt dasselbe, was wir hier für die Gesamteiszeit aussagen.

richtig. Erstens ist für die meisten Vogelarten eine Verkleinerung des normalen Brutraumes nur in sehr geringem Maße möglich, und zwar gilt das namentlich für die Zugvögel par excellence die Insektenfresser, bei denen Brut- und Nahrungsbiotop zusammenfallen, und andererseits ist die Annahme einer solchen Zusammendrängung gar nicht notwendig, um die nacheiszeitliche Ausbreitung zu erklären.

Wir dürfen uns nicht vorstellen, daß die Eiszeit plötzlich zu Ende war und die Vögel nun weiten, unbewohnten Raum vorfanden. Im Gegenteil! Alle Untersuchungen sprechen dafür, daß der Rückgang des Eises sehr langsam vor sich ging und viele Jahrtausende in Anspruch nahm. Der natürliche Fortpflanzungsüberschuß genügt völlig, um Jahr für Jahr die jenseits der Artgrenze entstehenden bzw. frei werdenden Biotope zu besiedeln. Die nacheiszeitliche Ausbreitung hat sich vermutlich i. allg. so vollzogen wie die des Girlitz (MAYR, 16), aber wohl wesentlich langsamer. Einen natürlichen Ausbreitungsdrang besitzt wohl jede „gesunde“ Art, d. h. jede Art, die Fortpflanzungsüberschüsse erzielt. Wir brauchen darum kein besonderes „Heimatgefühl“ heranzuziehen, das die Vögel veranlaßt haben soll, in ihre präglaziale Heimat zurückzukehren.

Auch Verschlechterungen in den Bedingungen der eiszeitlichen Wohngebiete dürften kaum den Anstoß zur Wiederausbreitung gegeben haben, wie etwa die den Eisrückgang begleitende Austrocknung Nordafrikas. Für die in neuerer Zeit sich ausbreitenden Arten scheint der erwähnte Faktor jedenfalls ohne Bedeutung zu sein, obwohl BRAUN Ähnliches für die Ausbreitung des Girlitz und LÖNNBERG für das plötzliche Häufigerwerden der Tauchenten in Schweden angeführt haben. Einen Beweis dafür sind sie aber schuldig geblieben (s. MAYR, 16). Der fast stets vorhandene Ausbreitungsdrang infolge des natürlichen Fortpflanzungsüberschusses genügt, um solche plötzliche Ausbreitung zu erklären. Dazu kommt, daß auch bei den neuerdings in Norddeutschland vordringenden Vogelarten [wir denken an *Motacilla c. cinerea* Tunst., *Regulus i. ignicapillus* (Temm.), *Erythrina e. erythrina* (Pall.)] keine Verschlechterung der Bedingungen im bisherigen Wohngebiet nachgewiesen werden konnte.

Zweifellos wurde die Südgrenze mancher unserer Arten durch die nacheiszeitlichen Klimaveränderungen nach Norden verschoben, doch hatte diese Entwicklung an der Südgrenze des Areals sicher keinen Einfluß auf das Vorrücken im Norden, sondern vollzog sich ähnlich wie das Aussterben der Tierwelt beim Vorrücken des Eisrandes zu Beginn der Eiszeit, nur daß jetzt Steppe (bzw. Wüste) von Süden

statt Eis von Norden die Ursache bildete; der ökologische Vorgang ist derselbe.

Keineswegs also „wanderte die Tierwelt aus den veränderten Tropen und Subtropen in die gemäßigte Zone aus“ und „besucht nun nur noch im Winter die alte Heimat“, wie zuweilen behauptet wurde.

Ähnliche, hier abgelehnte Gedanken vertrat vor allem KOBELT (14), der beiden Ansichten zu ihrem Recht verhelfen wollte: „Urheimat der Zugvögel ist das Brutgebiet“ und „Urheimat der Zugvögel ist das Winterquartier“. Er teilt die Zugvögel in die bekannten zwei Gruppen: Bei den Winterflüchtern ist das Brutgebiet die Urheimat, bei den Sommerfrischlern das Winterquartier. Bei dieser Gruppierung verwendet er zwei Einteilungsprinzipien, einmal den Termin des Zuges (d. h. er rechnet Arten, die früh ankommen und spät wegziehen, zu den Winterflüchtern, die andern zu den Sommerfrischlern) und zum anderen die Verwandtschaft (Arten mit fast ausschließlich tropischer, meist äthiopischer Verwandtschaft zieht er zu den Sommerfrischlern und Arten mit vorwiegend paläarktischer Verwandtschaft zu den Winterflüchtern). Mit Hilfe dieser beiden Merkmale ordnet er jede Art ein.

Dagegen kann man manches einwenden:

Erstens läßt sich die Abgrenzung nicht genau durchführen. Wohin soll man die Arten stellen, die Ende April — Anfang Mai ankommen und teils äthiopische, teils paläarktische Verwandtschaft haben?

Zweitens haben mehrere Arten, die von Süden her in die gemäßigte Zone eingewandert sind (als Sommerfrischler), einen typischen Winterflüchterzug (Girrlitz).

Drittens gibt es Arten mit fast ausschließlich tropischer Verwandtschaft, die sogar Standvögel sind, wie z. B. der Eisvogel.

Viertens ist die Zugreihenfolge in den verschiedenen Teilen des Zuggebietes recht verschieden. Vögel, die bei uns relativ früh ankommen, erscheinen in Italien spät und umgekehrt (ALEXANDER, 1).

Die Gründe dafür, daß ein Vogel früher zieht, ein anderer später, sind jedenfalls noch nicht gefunden. Sicher spielt die Mauser eine Rolle, ferner die Schnelligkeit des Zuges, die Lage des Winterquartiers, vor allem aber die Nahrungsverhältnisse u. a.

Ob die meisten Vogelarten schon vor der Eiszeit in Mittel- und Nordeuropa wohnten, hat für die nacheiszeitliche Besiedlung — wie bereits oben gezeigt wurde — gar keine direkte Bedeutung. Der Zugtrieb kann sich auch ohne irgendein ererbtes „Heimatgefühl“ entwickeln;

dafür spricht ja auch der Zug östlicher und südlicher Neueinwanderer, der ebenso wie der normaler Zug verläuft, obwohl keine Tradition vorhanden ist. Dies zeigt sich deutlich beim Girlitzzug. Daraus folgt wieder (s. o.) — was für alle Untersuchungen sehr praktisch ist —, daß man den präglazialen Vogelzug mehr oder minder vernachlässigen darf.

Zusammenfassung.

Die eben gegebene Gesamtübersicht über die Entstehung des Vogelzuges bringt wenig neue Gedanken, aber sie versucht, hoffentlich mit Erfolg, alle bisher aufgestellten, brauchbaren, sich oft, aber z. T. scheinbar widersprechenden Hypothesen in Einklang und in Zusammenhang zu bringen.

1. Der Vogel ist bei in allen Jahreszeiten gleichbleibend optimalen Bedingungen im Brutgebiet Standvogel.

2. Vogelzug ist eine unmittelbare Folge des Wechsels der Jahreszeiten und wird ebenso wie dieser in gewissem Umfange bereits vor der Eiszeit bestanden haben.

3. Durch die Eiszeit wurde unsere Vogelwelt im Süden auf ein schmaleres Areal beschränkt; Vogelzug bestand in dieser Zeitperiode nur in geringem Maße.

4. Der Vogelzug in seiner heutigen Form ist Ergebnis nacheiszeitlicher Entwicklung. Nach Rückgang des Eises wurden weite Gebiete frei, die infolge des natürlichen Ausbreitungstriebes besetzt, infolge der starken jahreszeitlichen Gegensätze aber nicht das ganze Jahr über besetzt gehalten werden konnten, sondern in der ungünstigen Saison geräumt werden mußten.

5. Mannigfaltige Faktoren und Bedingungen haben seitdem diese Grundtatsachen sehr beeinflußt, bis sich die heute fast bei jeder Art verschiedenen Vogelzugerscheinungen entwickelt und herausgebildet haben.

Diese Darstellung entspricht der Zusammenfassung bei THOMSON (25 p. 282 f.), die etwa folgendes besagt (genau so schon bei WALLACE): Einst fielen für irgendeinen Vorfahren Brut- und Ruhegebiet zusammen, durch äußere Einflüsse oder biologische Ansprüche wurden beide getrennt, und es entwickelte sich ein regelmäßiger Zug zwischen beiden. — Das ist die allgemeinste Fassung der Geschichte irgendeines Vogelzuges. Für die Besiedlung des Gebietes der nordischen Eiskappe lassen sich — wie oben ausgeführt — viel bestimmtere Angaben machen.

3. Ueber Entstehung und Erhaltung des Zugtriebes.

Das genetische Problem des Zuges ist sehr schwierig und noch ungelöst (vgl. MAYR, 16, p. 640). Wir müssen uns vorstellen, daß während der ungünstigen Jahreszeit die meisten Individuen, die keinen geregelten Zug ausführten, ausstarben. Es pflanzten sich nur die fort, die nach Süden gezogen waren. Wie werden sich ihre Nachkommen verhalten haben? Nach allem was wir wissen, waren sie wohl erst nach vielen Generationen — keine ziellosen Strichvögel mehr, sonst müßten sie das noch heute sein, sondern irgendein Faktor bewirkte, daß sie im Verlaufe von Generationen zu Zugvögeln wurden.

Zur Erklärung können zwei Hypothesen angeführt werden: Entweder handelt es sich um eine Vererbung erworbener Eigenschaften oder um Mutationen im Triebleben. Näher können wir auf diese noch ganz unklaren Fragen nicht eingehen.

Der Zugtrieb (als erblicher Faktor) kann sich nur erhalten, wenn er für den Vogel vorteilhaft ist. Wären z. B. bei einer Art einige Individuen Zugvögel, die anderen Standvögel, so würde die Art ohne Zweifel bei gleicher Vernichtungszahl im beiderseitigen Wintergebiet infolge der Zuggefahren bald selektiv Standvogel sein. Die Selektion spielt wahrscheinlich bei der Entwicklung des Zugtriebes eine Rolle; aber Selektion kann zwar vernichten, jedoch nichts Neues schaffen. Bei fast allen Problemen kommt man mit der Selektion nicht weit, man muß geschichtliche und andere Momente mit berücksichtigen.

Auf eine weitere theoretische Schwierigkeit wies STRESEMANN (23, p. 79) hin. Trotz der großen damit verbundenen Gefahr verlassen die Würger (*Lanius cristatus lucionensis* L.) das chinesische Festland, um über Formosa die Philippinen zu erreichen. Warum wird nicht durch Selektion allmählich erreicht, daß die Zahl der Individuen, die zufällig auf dem Festland weiterfliegen, steigt. Aus dem Uebermeerflug mit seinen großen Gefahren müßte ein Inlandsflug werden. Aber das ist nicht geschehen. — Für diese geringe Bedeutung der Selektion können weitere Beispiele angeführt werden: Die unten zu besprechenden Zugwegverlängerungen, die oft ganz unzuweckmäßige Beibehaltung des Einwanderungsweges als Zugweg mit vielen Ecken und Umwegen und anderes.

Daß anscheinend unzuweckmäßige oder umständliche Zugwege beibehalten werden, dürfte folgendermaßen zu erklären sein: Die Anlage, diesen und keinen anderen Weg zu ziehen, ist erblich und kommt auch

den Individuen zu, die zufällig einen günstigeren Weg einschlagen. Da das Aufsuchen des günstigeren Weges nicht erblich bedingt ist, stirbt die günstige Variante mit ihrem Träger wieder aus. Ungelöst bleibt dabei das Problem: Wie entstehen erblich bedingte Veränderungen des Zugweges?

4. Winterquartiere und Veränderungen am Zugwege.¹⁾

Die Konkurrenz in den Winterquartieren.

Die Winterquartiere der Vögel sowie die Vorgänge ihrer Besetzung im Herbst und ihres Verlassenwerdens im Frühjahr bieten noch manche Rätsel. Nur die weitere Erforschung der Tropen kann uns ihrer Lösung näher führen.

Die Zugvögel überwintern in einem Gebiet, das bereits von einer besonders angepaßten Vogelwelt beansprucht wird. Wie können sie diese Konkurrenz aushalten? Wie kommt es, daß ein Gebiet, das im Sommer groß genug ist, um die afrikanischen Vögel zu ernähren, im Winter auch noch einen großen Teil der paläarktischen aufnehmen kann? Das relativ kleine indo-malayische Gebiet muß die große Zahl der Nordasiaten im Winter beherbergen. Freilich stören diese wohl an den meisten Orten nicht die Brut der einheimischen Tropenvögel: Bei Buitenzorg, wo nach SODY (22) von März bis Juni mehr Arten als sonst brüten, kommen während dieser Zeit nur wenige (vielleicht nur drei) Gäste aus Australien in Frage, vor allem *Merops ornatus* Lath. und *Chalcites basalis* (Horsf.). Die nordischen Arten, etwa 86, darunter etwa 40 Strand- und Wasservögel, sind also zur Hauptbrutzeit i. allg. nicht im Lande. Das gilt aber nicht für alle Tropengegenden, sondern wechselt sehr, so fällt nach H. SNETHLAGE (21, p. 566) die Hauptbrutzeit bei Pará in den Herbst und Winter, wenn die meisten nordischen Vögel da sind. Und erst recht verursachen die in Südafrika und im südlichsten Südamerika überwinternden Arten gerade während der dortigen Brutzeit eine „Uebervölkerung“.

Das widerspricht allen Erfahrungen, die wir bisher über Besiedlungsverhältnisse gesammelt haben. Im allgemeinen zeigt sich nämlich das Bestreben, ein Gebiet während der Brutzeit so dicht wie möglich zu bevölkern. Der Vogelzug bringt also dieses Prinzip

1) Leider konnte die Arbeit von H. GROTE (Wanderungen und Winterquartiere der paläarktischen Zugvögel in Afrika, in: Mitt. Zool. Mus. Berlin 16, 1930 p. 1—116), die erst nach Abschluß unserer Studie erschien, nicht mehr berücksichtigt werden.

anscheinend mit dem anderen in Konflikt: Land, das in der ungünstigen Jahreszeit unbewohnbar ist, wenigstens im Sommer auszunutzen.

Da sich die Größe des vom einzelnen Paar besiedelten Wohnraumes wohl wesentlich nach der Menge der vorhandenen Nahrung (Nistgelegenheiten sind i. allg. in genügender Zahl vorhanden) richtet, könnten während der Brutzeit eintreffende fremde Gäste auf die Zahl der Brutvögel einschränkend wirken. Wenn sie nach der Brutzeit kommen, muß das Gebiet für Brutvögel, Junge und Gäste ausreichend Nahrung bieten.

Die nordischen Wintergäste verhindern also möglicherweise eine dichtere Besiedlung mancher Tropenstriche. Leider sind die jahreszeitlich-ökologischen Unterschiede der Winterquartiere unserer Zugvögel wenig untersucht, auch sicher nicht für alle Gebiete übereinstimmend. Die Gunst des regenreicheren Winters dürfte höchstens im Mittelmeergebiet, in Kalifornien, in einigen Teilen der südlichen Erdhälfte und in den dann mäßig feuchten Tropengebieten von Bedeutung sein. Der Einfluß der Klimaverhältnisse auf die Lage der Winterquartiere unserer Zugvögel verdient auf jeden Fall eine eingehendere Untersuchung.

Die Konkurrenz zwischen den Wintergästen und ansässigen Tropenvögeln wird vielleicht dadurch verringert, daß sich die Wintergäste vielfach an Biotopen aufhalten, die von den einheimischen Vögeln nicht oder nur wenig beansprucht werden. Den geschlossenen tropischen Urwald meiden die Nordländer fast völlig, am Meeresstrand machen nur wenige Tropenvögel den paläarktischen Strandvögeln Konkurrenz. Der Gedanke: Vielleicht sind die Zugvögel gar keine Konkurrenten der Tropenvögel, führt uns zu einer zweiten Frage. Es wird allgemein angenommen, daß in den Tropen ausgezeichnete Ernährungsverhältnisse herrschen. Wenn das tatsächlich der Fall ist, warum wandern dann die Zugvögel im Frühjahr überhaupt nach Norden? Sie hätten es doch viel einfacher — besonders wenn sie keine Konkurrenten der einheimischen Vögel sind — im gesegneten Tropenland zu bleiben, als sich auf die gefährliche Reise zu begeben. Heute liegen die Verhältnisse freilich anders, nachdem der Zugtrieb erblich, d. h. unwiderstehlich geworden ist. Heute werden auch günstige Verhältnisse den Vogel nicht oder nur selten vom Zuge zurückhalten können, besonders nicht vom Frühlingszuge, wenn sich der Fortpflanzungstrieb regt. Aber damals, als der Zug entstand? Es ist uns unmöglich, auf diese Frage eine Antwort zu geben, aber wir möchten sie doch nicht unterdrücken, um zu zeigen, wo weitere Forschung einzusetzen hat. Sollte „Heimat-

treue“ der Grund sein? — Ausschlaggebend für die Lösung ist wohl die Tatsache, daß die heutigen Winterquartiere vieler unserer Zugvögel nicht mit denen zusammenfallen, in denen die Vögel bei der Entstehung des Zuges die ungünstige Jahreszeit verbrachten. Darauf werden wir im nächsten Kapitel näher eingehen.

Die Zugwege und ihre Verlagerung.

Uns scheint, als würde es für viele Vögel am einfachsten sein, genau nach Süden oder doch auf kürzestem Wege bzw. senkrecht zu den Isothermen¹⁾ ins Winterquartier zu ziehen, falls sie nicht auch während der Zugzeit an bestimmte, selten vorhandene Biotope gebunden sind. In Wirklichkeit tun das aber nur die wenigsten Arten. Die beiden äußeren Gründe, mit denen man diese Merkwürdigkeit erklären wollte, Hindernisse (der Landschaft und der Nahrungsverhältnisse) unterwegs und meteorologische Faktoren, genügen keineswegs. Denn viele Vögel haben ziemlich komplizierte Zugwege, die sich nur historisch restlos erklären lassen.

Die ursprünglichen Zugwege sind meistens die Einwanderungswege: sie werden aber durch spätere Einflüsse vielfach geändert. Bei manchen Arten geschieht dies schneller, bei anderen langsamer. Darüber liegen einige genauere Darstellungen vor, so von GEYR v. SCHWEPPEBURG (10), der zeigte, wie konservativ die Zugwege von *Lanius minor* Gm. und *Lanius c. collurio* L. sein müssen.

Einen sehr wichtigen Beweis der dargelegten Annahme bietet der Zug der Arten, die aus dem Osten in Europa eingedrungen sind. EKMÁN (9) verfolgte ihn bei den entsprechenden Vögeln Nordskandinaviens. Von diesen ziehen viele jetzt nach Süden oder Südwesten (*Tringa* usw.), wenige haben ihren Zug auf den Einwanderungswegen beibehalten (*Emberiza rustica* Pall. z. B., ferner die Gänse, die im Familienverbande ziehen).

Es ist nicht wahrscheinlich, daß die Nebelkrähe von Süden her in Schottland eingewandert ist, sie hat zuerst Osteuropa und Skandinavien besiedelt und dann ihren Zug südwestwärts über die Britischen Inseln geleitet, wo sie den krähenfreien Teil besetzte (17, p. 121). Heute zieht sie in Großbritannien in südlicher Richtung, in Deutschland in südwestlicher, also nicht auf dem Einwanderungswege.

Der von Osten und Westen in Nordamerika einwandernde Steinschmätzer (*Oenanthe oenanthe*) zieht auf dem Einwanderungswege zurück,

1) Auf diesen Faktor weist neuerdings R. Drost wieder hin (5, p. 79).

ebenso im Nordwesten Amerikas *Motacilla flava* und *Phylloscopus borealis*, die in ihrer neuen Heimat sogar Rassen gebildet haben (*alascensis* Ridgway bzw. *Mennicotti* [Baird], 19, Pt. 3 p. 8, 696). Dagegen trifft man die Eurasiatische Pfeifente, *Anas penelope* L., merkwürdig oft im Osten (bis Florida südwärts im Herbst und Winter), gelegentlich im Zentrum (Frühling) und im Westen (Alaska bis Californien) der Vereinigten Staaten, obwohl noch kein Brutnachweis für Nordamerika vorliegt (BENT, 2a). Vermutlich sind die Aleuten Brutgebiet, aber auch östlich der Hudsonbai, von wo *Anas americana* L. nicht mehr brütend gemeldet ist, wäre Platz für unsere Art. Infolge dieser Unkenntnis können wir hier nur auf die mögliche Herkunft kalifornischer Exemplare aus dem Nordwesten hinweisen, was einer (individuellen?) Verlegung des Zugweges aus Asien stammender Vögel entsprechen würde.

Auch die Wanderungsellipsen (etwa von *Charadrius d. dominicus* Müll., s. die Karte nach COOKE, 3, bei WACHS 26, p. 546, s. ferner die Bemerkungen darüber bei ECKARDT, 8, p. 482) weisen auf Änderungen am Zugwege hin, wobei im erwähnten Falle merkwürdigerweise gerade der gewöhnlich schneller durchflogene Frühlingszugweg der längere bleibt. — Die Erscheinung, daß viele Arten im Frühjahr einen anderen Weg benutzen als im Herbst, muß noch untersucht werden. —

Manche Arten, die jetzt übers Mittelmeer oder über hohe Gebirge fliegen, dürften den Zugweg hierher verlegt haben, da diese Gebiete (abgesehen von versunkenen Landbrücken und geologisch jungen Gebirgen) nicht auf dem Ausbreitungswege gelegen haben können. Aus diesem Grunde scheinen uns die gewinkelten Zugwege etwa des Storchs und des Rotrückenvürgers um das östliche Mittelmeer herum nach Afrika relativ primitiv zu sein.

Eine Haupttendenz der Zugwegentwicklung dürfte die Herstellung einer möglichst geradlinigen Verbindung zwischen Brutgebiet und Winterquartier sein, d. h. die Abrundung etwaiger, zunächst vorhandener „Ecken“ des Zugweges, falls ökologisch dazu die Möglichkeit besteht.

Eine andere Haupttendenz scheint die Verlängerung des Zugweges an seinem Endpunkte zu sein.

Die Verlängerung der Zugwege.

Auf die phylogenetisch fortschreitende Verlängerung des ursprünglich wohl kurzen Zugweges haben schon verschiedene Autoren hingewiesen, ohne der Erscheinung einen besonderen Wert beizumessen. Sie ver-

dient u. E. viel mehr Beachtung, weil sie manche komplizierte Zugerscheinung zu erklären geeignet ist.

Die Verlängerung kann nach zwei Richtungen stattfinden, nach „Norden“ über das Brutgebiet hinaus und nach „Süden“ über das Winterquartier hinaus.

Verlängerung des Frühlingszugweges.

Die Verlängerung („Prolongation“, PALMÉN 18, p. 233) des Zugweges im Frühjahr endet oder besser beginnt mit einer Ausbreitung der Art. Sie kann eine Folge des Ausbreitungsdranges, des verstärkten Zugtriebes oder der Ueberfüllung des bisherigen Brutgebietes sein, wie das der eine von uns für den Girlitz näher ausführte (16, p. 635, 653). Daß solche Verlängerung u. a. auch in westöstlicher Richtung, nicht nur nach Norden, erfolgt, geht schon aus der Darstellung der Zugwegsverlagerung (s. o.) hervor, auf die verwiesen sei. — Die Frühlingsverlängerungen sind leicht zu erklären; denn sie sind wohl i. a. keine primären Erscheinungen, wie PALMÉN (18, p. 233—36) meinte, die eine Ausbreitung der Art zur Folge haben, sondern umgekehrt: die Ausbreitung der Art, die ganz bestimmte Voraussetzungen hat (Vorhandensein besiedelungsfähigen Geländes jenseits der bisherigen Artgrenze u. a.), bringt eine Verlängerung des Zugweges mit sich.

Ebensowenig scheint PALMÉN (18, p. 235) im Recht zu sein, wenn er die Nordwärtsverschiebung der Südgrenze von Brutgebieten der Zugverlängerung zuschreibt. Diese kann unmöglich Ursache für das Aussterben der Art in dem südlichen Gebiet sein.

Verlängerung des Herbstzugweges.

PALMÉN schrieb 1876 (18, p. 156): „die Vögel machen an jedem Wege Halt, wo die Bedingungen einer Ueberwinterung erfüllt werden, der Ort mag vom Brüteplatz mehr oder weniger entfernt liegen“. Er erörtert zwar schon die Möglichkeit, daß die nördlichsten Vertreter südlicher ziehen als die südlichen, die ev. Standvögel sind, führt diese Erscheinung aber lediglich darauf zurück, daß die „Ursache der Abfahrt“ zuerst in den nördlichsten Gebieten auftritt und successive nach Süden fortschreitet (18, p. 209). Die Folge ist also der „Vorüberzug“ (18, p. 211) im Gegensatz zum „Nacheinanderzug“, bei dem der Zug überall gleichzeitig beginnen und dadurch nicht zur Ueberschiebung der Populationen führen soll. Zwischen beiden Zugformen sind nach PALMÉN Uebergänge möglich.

Diese Andeutungen werden von PALMÉN nicht geschichtlich ausgewertet, insbesondere nicht für eine Verlängerung des Herbstzugweges, die theoretisch von größerer Bedeutung ist als die des Frühjahrszugweges.

Vorteile des Zugwegverlängerung?

Ehe wir die Gründe für die Annahme einer Zugwegverlängerung vorbringen, wollen wir uns fragen, ob sie irgendwelche Vorteile bietet.

Zur Erklärung der extrem langen Zugwege mancher Arten (*Sterna paradisaea* Brünn. fliegt von der Arktis bis zur Antarktis, s. die Karte bei WACHS, 26, p. 543, WETMORE. 27, p. 116) lassen sich — worauf auch THOMSON (25, p. 269, f.) hinweist, (nur?) die Lichtverhältnisse heranziehen: *Sterna paradisaea* genießt wenigstens 8 Monate lang einen ewigen Tag! In den meisten Fällen, namentlich bei nur geringfügigen Zugwegverlängerungen, ist ein Vorteil höchstens in der Vermeidung ungünstiger Bedingungen im bisherigen Winterquartier zu erblicken. Wir werden darauf noch zurückkommen. — Die weite Ausdehnung bzw. Verschiebung mancher Winterquartiere auf den Sunda-Inseln und Molukken, die von Westen nach Osten bei den paläarktischen Arten, von Osten nach Westen etwa bei dem Glanzkuckuck *Chalcites basalis* (Horsf.) aus Australien vor sich ging, dürfte kaum einen Vorteil bieten. Man denkt unwillkürlich an Luxusbildungen. Warum sollte es nicht auch beim Vogelzug möglich sein, daß die Natur eine einmal begonnene Sache über die ursprüngliche Bedeutung hinaus in derselben Richtung weiterführt, oft bis zur Vernichtung.¹⁾ STRESEMANN (24, p. 79) weist mit Recht darauf hin, daß bei einer Verfehlung des Zieles viele Zugvögel auf hoher See umkommen müssen, ebenso wenn sie übers Ziel hinauschießen. Dadurch tritt eine ständige Regulierung des Zugtriebes ein, sobald einmal die Südspitzen der Kontinente erreicht sind, nicht aber innerhalb der Kontinente oder auf Inselketten; dort kann sich die Tendenz der Natur voll auswirken. Merkwürdig und anscheinend sehr unvorteilhaft sind Wanderungen vom Nordrand des Indischen Ozeans nach den Seychellen und anderen Inseln bei Madagaskar bzw. nach Madagaskar. H. G. ALEXANDER (2, p. 46 f.) sah auf hoher See (über 500 engl. Meilen westlich v. Bombay, über 400 Meilen südlich der Mekran-Küste) eine Weiße Bachstelze (*Motacilla alba*), eine Rohrweihe (*Circus aeruginosus*) und eine Uferschwalbe (*Riparia riparia*) (südwärts fliegend), die also noch 1000 Meilen von den Seychellen entfernt

1) Vgl. WETMORE (27, p. 121), schon vorher wurde dieser Gedanke von MAYR in der Diskussion zu STRESEMANN'S Würgerzug-Vortrag (1926) geäußert.

waren. Vom nördlichsten Amerika besucht *Charadrius d. dominicus* Müll. die Hawaii-Inseln. Sind das wirklich vorteilhafte Zugwege? Oder waren das einst vorteilhafte Zugwege?

Zoogeographische Gründe für die Verlängerung.

Was wissen wir nun von einer Verlängerung des Herbstzugweges? Positiv nur sehr wenig.

Ein direkter Beweis unserer Annahme würde vorhanden sein, wenn eine sich heute nach Norden ausbreitende Vogelart ihr Winterquartier nach Süden verschöbe oder erweiterte. Die Natur der Sache bringt es mit sich, daß ein solcher Beweis sehr schwer zu führen ist. [Immerhin halten wir die Südwärtsausdehnung des Girlitzüberwinterungsgebietes für wahrscheinlich, wie schon 1926 vermutungsweise ausgesprochen wurde (MAYR, 16, p. 641).]

Es bleibt uns nur übrig, indirekte Beweise zu suchen. Wir finden sie in der Lage der Winterquartiere.

a) Die Lage des Winterquartiers einer Form.

Man kann nicht annehmen, daß die Vogelarten, die zum ersten Mal in den Bereich einer ungünstigen Jahreszeit kamen, gleich eine Wanderung ausführten, die über viele zur Ueberwinterung geeignete Plätze hinwegging. Sie werden ihrem Brutgebiet so nahe wie möglich geblieben sein.

Heute aber gibt es zahlreiche Fälle, in denen das Winterquartier in einer ganz anderen zoogeographischen Region liegt. Wer wollte glauben, daß *Calidris canutus* in Anbetracht seiner nordischen Verwandtschaft in Südafrika, Australien, Neuseeland, Südamerika, wohin er jährlich zieht, Heimatrecht hat, oder daß der Weiße Storch (*Ciconia c. ciconia* L.) sich in Südafrika entwickelte bzw. dort vor seiner letzten Ausbreitung dauernd lebte? Eine solche Auffassung würde unsere sämtlichen zoogeographischen Begriffe umstürzen, und doch hat man die heutigen Winterquartiere zur Heimat der Zugvögel gemacht!

Gerade bei Arten mit holarktischer Verwandtschaft rückte das Winterquartier unter günstigen Bedingungen im durchflogenen Gebiete wohl nur langsam in die andere (z. B. die aethiopische, indische, neotropische) Zone hinein. Zoogeographische Gründe verlangen also, daß die Winterquartiere, die nicht mit dem Brutgebiet im gleichen zoogeographischen Gebiet liegen, als sekundäre Gebiete aufgefaßt werden, d. h. ihre heutige Lage einer Verschiebung verdanken. Eine solche Verschiebung aber ist i. a. nur bei einer Verlängerung der Zugwege möglich.

b) Vergleich der Winterquartiere und Brutgebiete
mehrerer verwandter Formen.

Die besten indirekten Beweise für unsere Hypothese der Verlängerung des Herbstzugweges finden wir in zwei bisher rätselhaften Erscheinungen:

1. Nördlicher wohnende Rassen überwandern zuweilen das Winterquartier der südlicher wohnenden.

Das beste bearbeitete Beispiel bietet *Passerella iliaca*, ein vorwiegend im westlichen Nordamerika lebender Finkenvogel. Von den sechs nördlich des 48. Breitengrades im Gebiet der Westküste brütenden Rassen bleibt die südlichste (*fuliginosa* Ridgway) im Winter im Brutgebiet (1), sie steigt nur vom Gebirge herab. Die weiter nördlich folgenden Rassen *townsendi* (Audubon) (2), *annectens* Ridgway (3), *sinuosa* Grinnell (4), *insularis* Ridgway (5) und *unalaschensis* (Gm.) (6) (letztere im westlichen Alaska) verbringen den Winter südlich der zuerst genannten Rasse (*fuliginosa*) und zwar — wenn wir von Vancouver südwärts blicken — in der Reihenfolge 2, 3, 4—6. Letztere drei Rassen aus dem nördlichsten Gebiet überfliegen also die Wintergebiete der anderen, mögen sie auch z. T. das Meer kreuzen. Sie überwintern in Californien und erreichen die mexikanische Grenze. (Die punktierten Linien auf der Karte dürfen nicht für wirkliche Zugwege gehalten werden. Sie verbinden nur Brut- und Wintergebiet. Vgl. SWARTH, 24, p. 105—106, Karte p. 106; WETMORE, 27, p. 120 [Karte] und SCHÜZ, 20, p. 69 [Karte]).

Das bis hierher klare und für die Theorie wichtige Bild wird etwas verwischt, wenn man die übrigen 10 von SWARTH (24) anerkannten Rassen des Formenkreises berücksichtigt, von denen 6 in Californien brüten. Man findet also im Winter nicht nur die drei erwähnten, sondern noch einige weitere Rassen im südlichen Californien. Diese Tatsache deutet darauf hin, daß es nicht die gegenseitige Konkurrenz ist, welche die verschiedenen nördlich voneinander wohnenden Unterarten veranlaßt, getrennte Winterquartiere aufzusuchen (denn in diesem Falle müßten sie ein Gebiet aufsuchen, wo überhaupt keine Vertreter der Art leben), sondern der verschieden stark ausgebildete Zugtrieb, der sich beim Ausbreiten nach Norden verstärkt hat.

Es dürften weitere derartige Fälle existieren; sie sind aber i. allg. schwer festzustellen, am ehesten noch, wenn über einen Standvogel hinweg die nördlicher wohnenden Brutvögel derselben Art ziehen. Einige Beispiele für Amerika bringt COOKE (3, p. 39, vgl. ECKARDT, 8, p. 499). Wir nennen *Geothlypis trichas* (vgl. auch Ridgway, 19, Pt. 2, p. 661—674).

Die bei HARTERT (11, p. 801) zu lesende Angabe über ähnliche Zugerscheinungen bei der Rauchschwalbe, *Hirundo r. rustica* L., hat zunächst nur Wahrscheinlichkeitswert (s. a. THOMSON, 25, p. 158).

2. Die Zugwege zweier Rassen überkreuzen sich.

Ein relativ einfacher Fall von gekreuzten Zugwegen liegt bei den beiden Formen des amerikanischen Formenkreises *Dendroica palmarum* vor. Die Unterart *palmarum* (Gmelin), die westlich der Hudsonbai wohnt, wandert im Herbst nach Süd-Florida, den Bahama-Inseln und den Antillen und tritt dabei gelegentlich in den atlantischen Staaten der Union auf. Die Unterart *hypochrysea* Ridgway dagegen, die östlich der Hudsonbai wohnt, überquert den Zugweg der Westform und überwintert in Nord- und West-Florida sowie an der Golfküste westwärts bis Louisiana. Die Kreuzung der Zugwege liegt etwa im Staate Georgia. (s. RIDGWAY 19, Pt. 2, p. 612—615, COOKE, 3, und ECKARDT, 8, p. 490 f.).

Wie kann man die Entstehung dieses Zuges rekonstruieren? — Wir nehmen an, daß die Art ursprünglich südlich der Hudsonbai wohnte, wo sich die westliche und die östliche Form vielleicht schon etwas differenziert hatten. Beim Zurückweichen des Eises drangen nun beide Formen in divergenter Richtung zu beiden Seiten der Hudsonbai vor, *palmarum* nach Norwesten, *hypochrysea* nach Nordosten. In dem Maße, in dem sich die Tiere ausbreiteten, wuchs ihr Zugtrieb, und wir kommen durch rückwärtige Verlängerung der Ausbreitungswege zu den heutigen Zugwegen der Art.

Komplizierter liegt der Fall bei den nordostasiatischen Rotschwanzwürgern, von denen vor allem die beiden Rassen *lucionensis* und *superciliosus* sich überkreuzende Zugwege haben. Im allgemeinen verlaufen die Zugwege dieser Art nicht so ideal gerade wie anscheinend bei *Dendroica palmarum*, sondern weisen verschiedene Krümmungen auf. Zu ihrer Erklärung müssen wir u. E. folgende Annahme machen:

Krümmungen der Zugwege — wenn nicht ökologisch bedingt — treten am stärksten bei dem Teil der Art auf, der sich am weitesten von dem ursprünglichen Wohngebiet entfernt hat, namentlich wenn diese Ausbreitung jüngeren Datums ist.

Als Beweis diene *Lanius c. collurio* L. Wenn wir die Differenzierung dieser Form in das Gebiet des Kaspischen und Schwarzen Meeres (ev. weiter nach Nordosten reichend) verlegen, so stimmt das auch mit den Zugwegen überein, die im wesentlichen geradlinig von

Südwestsibirien nach Ost-Afrika verlaufen. Je weiter nun die Form nach Westen (europawärts) vordrang, um so schärfer wurde die Biegung, da die Wanderung anscheinend ausschließlich auf dem Ausbreitungswege erfolgt. So nur erklärt sich der rechtwinklige Knick des Zugweges zwischen Kleinasien und Syrien.

Die Zugwegkreuzung der japanischen und chinesischen Rassen dieser Art, auf deren „Erklärung“ STRESEMANN verzichtet hat, scheint uns nur auf folgende Weise verständlich zu sein:

Die Winterquartiere der drei Rassen von *Lanius cristatus* (*confusus* Stegm. sei für unseren Zweck mit *cristatus* L. vereinigt) ordnen sich von Ost nach West (von der Nordsüdausdehnung einmal abgesehen) in der Reihe *lucionensis* Lath. — *superciliosus* L. — *cristatus* L. Wir berücksichtigen dabei nur die Haupt-Winterquartiere jeder Rasse, also nicht das Andamanen- und Nicobaren-Gebiet von *lucionensis*. Die Reihenfolge ist nicht dieselbe wie die der Brutgebiete, sie müßte — nach deren geographischen Schwerpunkten — von Osten her mit *superciliosus* beginnen. Nehmen wir diese Rasse heraus, so haben wir die ideale Reihenfolge, und es entsteht augenscheinlich nicht einmal eine direkte Lücke in der Reihe der Winterquartiere. (In Indochina sind nach DELACOUR (4) *Lanius c. cristatus* L. und *superciliosus* Lath. „communs en hiver“). Das nach Süden abzweigende Winterquartier von *superciliosus* scheint neueren Datums zu sein. Vielleicht wurde der Zugweg der von Ostsibirien in Japan einwandernden *cristatus*-Population zunächst nach Hinterindien verlegt und von dort die Kette der Sunda-Inseln in Besitz genommen. Wenn der Einwanderungsweg Zugweg war, die japanischen Würger also über Ostsibirien zogen, so fehlte zunächst die Kreuzung der Wege von *superciliosus* und *lucionensis*. Diese trat ein, als *superciliosus* von Japan aus einen direkten Weg nach China einschlug (Vgl. STRESEMANN'S Karte, 23).

Diese Entwicklung ist also teilweise das Gegenstück zu der bei *collurio* in Europa. In beiden Fällen besteht (noch?) keine geradlinige Verbindung zwischen Brut- und Wintergebiet — die gerade Linie müßte nämlich bei *superciliosus* von Japan über die Philippinen (wo *lucionensis* überwintert) nach den Sundainseln führen.

Voraussetzung für die eben gegebene Lösung ist die Ableitung der japanischen Form von der ostsibirischen (bzw. einer gemeinsamen Stammform), was morphologisch als sicher und zoogeographisch als wahrscheinlich gelten kann.

Augenscheinlich wirkten also bei der Entstehung dieser Wegkreuzung folgende Faktoren zusammen: Ausbreitung einer *cristatus*-Popu-

lation von Ostsibirien nach Japan, Erweiterung des bisherigen Winterquartiers durch Verlängerung des Herbstzugweges der Japan-Population. Abkürzung des Weges von Japan über Ostsibirien nach Süden durch den direkten Weg Japan—China. — Den Zug von *lucionensis* nach den Philippinen halten wir für primär.

Vermutlicher Vorgang der Verlängerungen.

Die Lage des Winterquartiers wird wohl in erster Linie durch ökologische Faktoren bedingt, doch liegen darüber noch keinerlei Untersuchungen vor, in zweiter Linie durch die Geschichte der Art. Veränderungen in der Lage der Winterquartiere können nun entweder durch eine Klimaveränderung oder durch andere Faktoren verursacht sein, die auf die Geschichte der Art einwirken. So wird z. B. in den meisten Fällen einer Verlagerung des Wintergebietes nach Süden ein Vordringen des Brutgebietes nach Norden oder einer anderen Richtung (s. o.) vorausgegangen sein.

Als Grundlage der folgenden Ausführungen diene der Fall, daß die Art neues Gebiet besiedelt hat, das sie im Winter nicht zu halten vermag. Wo werden die Bewohner dieses Gebietes überwintern?

Würden sie den Winter mit der im alten Brutgebiet gebliebenen Bevölkerung im bisherigen Wintergebiet gemeinsam verbringen, so könnte leicht eine Ueberfüllung eintreten. Es muß ein Ausweg gefunden werden, wofür sich folgende drei Möglichkeiten denken lassen:

1. Die Vögel des neu eroberten Gebietes überwintern nördlich des bisherigen Ueberwinterungsgebietes, sofern die dortige Gegend aus klimatischen Gründen geeignet ist.

2. Die Vögel des neu eroberten Gebietes überwintern im bisherigen Ueberwinterungsgebiet der Art und drängen die Ueberwinternden des alten Brutgebietes der Art nach südlicheren Winterquartieren ab („Normale“ Lage der Winterquartiere).

3. Die Vögel des neu eroberten Gebietes überfliegen das bisherige Winterquartier und überwintern weiter südlich („spiegelbildliche“ Lage der Winterquartiere). Je weiter nördlich eine Population brütet, um so südlicher überwintert sie.

Verschleiert werden diese theoretisch klaren Verhältnisse durch die Streuung, die beim Zug eintritt.

Die Uebervölkerung der bisherigen Winterquartiere, auch von ECKARDT, 7, in demselben Sinne gewürdigt, spielt vielleicht eine weniger große Rolle, als oben angenommen wurde, dann nämlich, wenn der beim Vordringen nach Norden erwachte oder weiter ausgebildete

Zugtrieb so stark wird, daß die Vögel sich nicht damit begnügen, die alte Winterheimat aufzusuchen, sondern diese überfliegen, ohne Rücksicht darauf, ob sie besetzt oder frei ist.

Bei einer erheblichen Anzahl von Arten klappt (heute) eine große Lücke zwischen Brut- und Ueberwinterungsgebiet. Sie dürfte nur selten primär sein. Ursachen für ihre Entstehung bieten Aenderungen der Umweltbedingungen (Ungünstigerwerden von Teilen der Tropen und Subtropen). Gewöhnung an den längeren Tag im Norden, der dann im Süden wieder aufgesucht wird, und Auftreten eines verstärkten Zugtriebes bei allen Angehörigen der Art oder Rasse. Für die letzte Annahme tritt WETMORE (27, p. 120—121) besonders ein, der meint, daß in den Tropen überall passende Winterquartiere zu finden seien, und daß die Lust am Fliegen den Vogel zu weiter Reise, vielleicht auch zur Ausbreitung nach Norden, veranlasse. Dagegen spricht freilich die Treue zur Winterheimat, die in manchen Fällen festgestellt wurde.

Wir sind am Ende. Wir wissen wohl, daß Vorsicht bei Verallgemeinerungen nicht weit genug getrieben werden kann. Ohne Hypothese kommen wir andererseits nicht vorwärts. — In vielen Fällen besteht gar nicht die Möglichkeit, aus der heutigen Lage der Gebiete auf eine Verlängerung des Zugweges seit der Eiszeit zu schließen. Wir denken an die im einst vereisten Gebiet überwinternden Arten. In anderen Fällen scheint aber solche Verlängerung vorzuliegen.

Zusammenfassung.

Die Konkurrenz der Wintergäste mit der einheimischen Vogelwelt dürfte eine Wirkung auf die Besiedelungsdichte der Winterquartiere ausüben.

Das Aufbrechen aus dem Winterquartier und die Rückkehr in die Heimat lassen sich nicht durch die heute wirksamen äußeren Bedingungen erklären, sondern nur durch den erblich gewordenen Zuginstinkt. Was die Vögel aber zur Zeit der Entstehung des Zuginstinktes zum Aufbruch aus den gesegneten (tropischen und) subtropischen Gebieten veranlaßte, ist noch ungeklärt. „Heimattreue“?

Oft haben Winterquartiere und Zugwege in der Geschichte der einzelnen Arten Lage und Ausdehnung verändert.

Verlagerung der Zugwege ist in verschiedenen Fällen erwiesen. Sie scheint hauptsächlich in einer Abkürzung von Umwegen zu bestehen.

Eine Verlängerung des Zugweges liegt meistens bei der Ausbreitung des Brutgebietes vor. Sie betrifft zunächst den Frühlingszug, greift aber anscheinend infolge Verstärkung des Zugtriebes auch auf den Herbstzug über. Indirekte Beweise dafür sind die Lage des Winterquartiers in einem anderen zoogeographischen Gebiet, das Ueberwandern und die Kreuzung der Zugwege. Außer der Ueberfüllung oder sonstiger Verschlechterung des bisherigen Winterquartieres muß man als Grund für die Verlängerung des Herbstzugweges vor allem eine Verstärkung des Zugtriebes annehmen.

5. Zitierte Literatur.

(Die von HERMAN (13) zitierten Arbeiten sind außer PALMÉNS Werk hier nicht aufgenommen worden).

1. ALEXANDER, H. G., 1927, The Birds of Latium, Italy; in: Ibis (XII) 3, p. 246—266.
2. —, 1929, Some Birds seen in the Indian Ocean and the Mediterranean; in: Ibis (XII) 5, p. 41—53.
- 2a. BENT, A. C., 1923, Life Histories of North American Wild Fowl, Order Anseres (Part); in: Bull. U. S. Nat. Mus. 126, p. 88 f., 97 f.
3. COOKE, W. W., 1915, Bird Migration; in: Bull. U. S. Departm. Agricult. 185, 47 pp. Washington.
4. DELACOUR, J., 1929, Les Oiseaux migrateurs de l'Indochine Française; in: J. f. Ornith. Ergänzungsbd. 2, p. 79.
5. DROST, R., 1929, Ueber Vogelwanderungen in den Wintermonaten; in: Verh. VI. intern. Ornith.-Kongr. Kopenhagen 1926, p. 62—79. Berlin.
6. ECKARDT, W. R., 1909, Ueber die Entstehung des Vogelzuges; in: J. f. Ornith. 57, p. 32—42.
7. —, 1919, Ueber die Entstehung des Vogelzuges; in: Prometheus Nr. 1568, p. 49—51; Nr. 1569, p. 59—61.
8. —, 1921, Die neueren Ergebnisse der Vogelzugforschung in Nordamerika. Ein erweitertes, kritisches Referat; in: J. f. Ornith. 69, p. 469—504.
9. EKMAN, S., 1912, Sind die Zugstraßen der Vögel die ehemaligen Ausbreitungsstraßen der Arten?; in: Zool. Jb. Syst. 33, p. 521—546.
(s. a. id., Djurvärldens Utbredningshistoria. Stockholm 1922, p. 352—356).
10. GEYR v. SCHWEPPEBURG, H. Frh. v., 1926, Die Zugwege von *Lanius senator*, *collurio* und *minor*; in: J. f. Ornith. 74, p. 388—404.
11. GRAESER, C., 1905, Der Zug der Vögel. 167 pp. Berlin.
12. HARTERT, E. 1910, Die Vögel der paläarktischen Fauna 1, p. 801.
13. HERMAN, OTTO, 1905, Recensio critica automatica of the Doctrine of Bird Migration. 67 pp. Budapest.
14. KOBELT, W., 1902, Die Verbreitung der Thierwelt. Gemäßigte Zone. 576 pp.
15. LAVAUDEN, L., 1929, Les migrations des oiseaux à Madagascar; in: J. f. Ornith. Ergänzungsbd. 2, p. 230—235.
16. MAYR, E., 1926, Die Ausbreitung des Girlitz (*Serinus canaria serinus* L.); in: J. f. Ornith. 74, p. 571—671.

17. MEISE, W., 1928, Die Verbreitung der Aaskrähne (Formenkreis *Corvus corone* L.); J. f. Ornith. 66, p. 100.
18. PALMÉN, J. A. 1876, Ueber die Zugstraßen der Vögel. 292 pp. Leipzig.
19. RIDGWAY, R., 1902. 1904, The Birds of North and Middle America; in: Bull. U. Nat. Mus. 50. Pt. 2, p. 612—615. 661—674. Pt. 3, p. 8, 696.
20. SCHÜZ, E., 1929, Der Vogelzug; in: Aus der Heimat 42 p. 65—87.
21. SNETHLAGE, H., 1928, Meine Reise durch Nordostbrasilien 3; J. f. Ornith. 76, p. 503—581.
22. SODY, H. J. V., 1927, Indische oölogische bijdragen; in: Jaarber. Club Nederl. Vogelkund. Nr. 16 p. 176—194.
23. STRESEMANN, E., 1927, Die Wanderungen der Rotschwanzwürger (Formenkreis *Lanius cristatus*); in: J. f. Ornith. 75, p. 68—85.
24. SWARTH, H. S., 1920, Revision of the Avian Genus *Passercella*, with Special Reference to the Distribution and Migration of the Races in California; in: Univ. Calif. Publ. Zool. 21. p. 75—224.
25. THOMSON, A. L., 1926, Problems of Bird-Migration. 350 pp. London.
26. WACHS, H., 1926, Die Wanderungen der Vögel; in: Ergebnisse der Biologie 1, p. 479—637.
27. WETMORE, A., 1926, The Migrations of Birds. 217 pp. Cambridge Mass.

Ueber Vogelberingungen des Forst-Instituts Leningrad.

Von G. Doppelmair.

1. Mitteilung.

(Auszug aus: G. DOPPELMAIR, Ueber Vogelberingung des Forst-Instituts. Berichte des Zentralbüros für Heimatforschung Heft 8, 1927 [russisch!]).

Die Vogelberingungen des Forst-Instituts in Leningrad datieren von der Vorkriegszeit und wurden vom Studenten-Jagdverein unter Anleitung des weil. Docenten A. A. SILANTJEW und Unterstützung der Vogelwarte Rossitten und des Russischen Ornithologischen Komitees in Moskau, ausgeführt.

Sie wurden wieder aufgenommen im Jahre 1924, mit den Rossittener Ringen, durch das liebenswürdige Entgegenkommen von Prof. J. TIENEMANN und nachher wurden hauptsächlich eigene Ringe verwendet, mit der Inschrift „Leningrad Lesnoy Institut“.

Einige Resultate dieser Beringungen werden hier auszugsweise mitgeteilt.

Krickente (*Nettion crecca* L.).

1. ♀ Ring D Nr. 523; beringt den 25. VII. 1926 am See Luberetzkoje im Jagdreservat, ca. 12 Kilom. nach OSO von der Stadt Novgorod

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Der Vogelzug - Berichte über Vogelzugsforschung und Vogelberingung](#)

Jahr/Year: 1930

Band/Volume: [1_1930](#)

Autor(en)/Author(s): Mayr Ernst, Meise Wilhelm

Artikel/Article: [Theoretisches zur Geschichte des Vogelzuges 149-172](#)