

Zur Frage über die „Eliminationsregel“: Die geographische Größenvariabilität von *Emberiza aureola* Pall.

Von N. W. Timoféeff-Ressovsky.

(Genetische Abteilung des Kaiser Wilhelm Instituts, Berlin-Buch.)

Neuerdings wurde die Gültigkeit der sogenannten Klimaregeln in der Zoogeographie von REINIG (1938) einer Kritik unterworfen. Die Kritik von REINIG kann ganz kurz in folgende zwei Sätze zusammengefaßt werden: Erstens glaubt er, daß bei näherer Betrachtung wesentlich mehr Fälle den Klimaregeln (vor allem der BERGMANN'schen Regel) widersprechen als es bisher angenommen wurde; und zweitens glaubt er, daß die meisten Fälle der geographischen Gradation der Merkmalsausprägung auf Grund einer anderen, neuen Annahme erklärt werden könnten. Als neues Erklärungsprinzip hat REINIG die Eliminationshypothese aufgestellt, der zu Folge die geographische Merkmalsgradation als Folge der Allelendimination im Verlauf der postdiluvialen Arealausbreitung der betreffenden Arten in der Holarktis auftritt. Seine Eliminationsregel hat REINIG dahin konkretisiert, daß er annimmt, daß mit fortschreitender Arealausbreitung die Körpergröße im allgemeinen abnimmt, sodaß die größten Formen der Art im Ausbreitungszentrum und die kleineren an der Peripherie des gegenwärtigen Artareals zu finden sind. Diese Annahme stützt er durch die Ansicht, daß die Allelendimination, also Abnahme der Heterozygotie der Populationen, automatisch zur Herabsetzung der Werte quantitativer Merkmale führen muß; die Allelendimination ist danach in gewissem Sinne der besonders aus der Pflanzenzüchtung bekannten Heterosisererscheinung reziprok. RENSCH (1938) hat in einer Gegenkritik die allgemeine Gültigkeit der Klimaregeln verteidigt und seinerseits die Eliminationsregel REINIGS kritisiert.

Hier will ich nicht im einzelnen auf die verschiedenen Einwände gegen die alten Klimaregeln und gegen die neue Eliminationsregel eingehen. Im allgemeinen ist meiner Meinung nach eine extreme Uebertreibung beider Richtungen sicherlich fehlerhaft. Es ist auch sicherlich sehr wünschenswert, neues, umfangreicheres und exaktes Material über die geographische Variabilität der gewöhnlichsten paläarktischen Tierarten zusammenzubringen; in dieser Hinsicht hat die REINIG'sche Kritik der Klimaregeln und seine Aufstellung einer neuen zoogeographischen Regel heuristischen Wert. Es soll hier an Hand eines

Beispiels der Vorschlag gemacht werden, in einer besonders nahe-
liegenden Weise die Eliminationsregel empirisch nachzuprüfen.

Manche Tierarten haben im Laufe der letzten Jahrzehnte sich,
sozusagen unter den Augen der wissenschaftlichen Beobachtung, relativ
rasch ausgebreitet und manchmal auf sehr große neue Gebiete ihr
Areal ausgedehnt. Eine Reihe derartiger Fälle ist besonders auch
unter den Vögeln bekannt. Als Beispiel wollen wir den Weidenammer
Emberiza aureola Pall. nehmen.

Bis zum Anfang des 19. Jahrhunderts war dieser Ammer ein rein
sibirischer Vogel, dessen Ausbreitung im Westen nicht über das Ural-

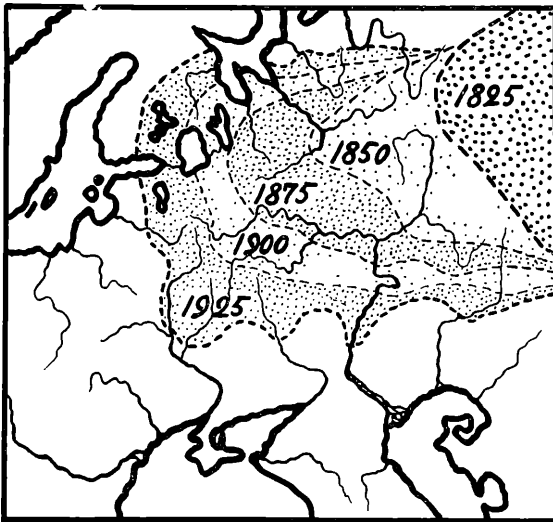


Abb. 1. Ausbreitung des Weidenammers *Emberiza aureola* Pall. nach Westen im
Laufe eines Jahrhunderts. (Nach PROMPTOV 1934, STANČINSKY 1929
und anderen Quellen.)

gebiet hinaus ging. Seit Anfang des 19. Jahrhunderts verbreitet sich
der Weidenammer relativ sehr rasch in westlicher Richtung, sodaß er
jetzt von Osten kommend mit seinem Brutgebiet den dreißigsten Grad
östlicher Länge überschritten hat; auf Abb. 1 ist die Ausbreitung des
Artareals von *Emberiza aureola* in westlicher Richtung im Laufe des
letzten Jahrhunderts schematisch dargestellt. Es muß angenommen
werden, daß auch Westsibirien und das Uralgebiet erst relativ spät
von diesem Ammer besiedelt wurden, und daß sein eigentliches Aus-
breitungszentrum irgendwo im südlichen Mittelsibirien bzw. Baikargebiet
liegt (PROMPTOV 1934, STANČINSKY 1929). In der russischen ornitho-

logischen Literatur, vor allem in den speziell der Variabilität von *Emberiza aureola* gewidmeten Arbeiten von STANČINSKY (1929) und MALZEV (1938), sind Größenangaben über mehrere Hunderte von Individuen aus fast dem gesamten Verbreitungsgebiet des Weidenambers zu finden. In Tab. 1 sind die Flügellängen erwachsener Männchen und Weibchen als Index für die Körpergröße für verschiedene größere Teile des gesamten Verbreitungsgebietes des Weidenambers zusammengestellt; es wurden dabei selbstverständlich nur die Brut-

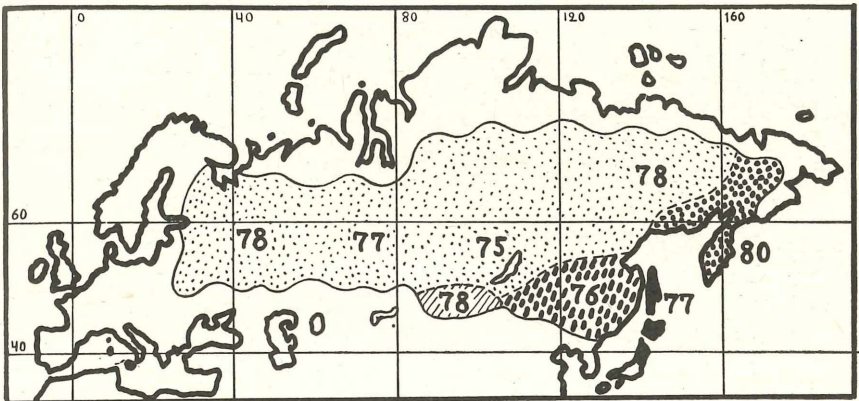
Tabelle 1.

Flügellängen voll-entwickelter ♂♂ und ♀♀ von *Emberiza aureola* Pall. aus verschiedenen Populationen des Verbreitungsgebietes dieser Art.

Gebiete :	Flügellängen der ♂♂ in mm :		Flügellängen der ♀♀ in mm nach versch. Autoren (n = 193):
	STANČINSKY 1929 (n = 289):	MALZEV 1938 u. and. Autoren (n = 215):	
Europ. Rußland:	78,5 (76,0—80,9)	77,8 (75,5—79,9)	74,0 (72,1—75,9)
West-Sibirien:	77,5 (76,2—78,8)	77,0 (75,5—79,5)	73,2 (71,0—75,3)
Baikal-Gebiet:	75,6 (73,3—77,9)	75,2 (72,2—78,2)	69,9 (66,8—73,0)
Nordost-Sibirien:	78,3 (76,0—80,5)	77,0 (75,5—78,5)	72,0 (70,0—74,0)
Kamtschatka:	79,8 (78,0—81,6)		74,6 (73,0—76,2)
Nord-Mongolien:	78,0 (75,0—81,0)	77,3 (76,7—77,9)	73,6 (72,2—75,0)
Amur-Ussuri-Gebiet:	76,2 (73,6—78,7)	75,8 (74,2—77,3)	70,5 (68,5—72,5)
Sachalin:	77,1 (75,5—78,7)		71,5 (70,0—73,0)

vögel der betreffenden Bezirke berücksichtigt und die Durchzügler fortgelassen. Die in der Tabelle angeführten Maße geben die Grenzwerte und die dazwischen liegenden mittleren Werte (nicht die richtigen statistischen Mittelwerte!) an. Bei der Flügellänge der Männchen sind die Messungen von STANČINSKY getrennt von den anderen angeführt, da sie durchweg (vielleicht durch etwas abweichende Meßtechnik) etwas höher liegen. Alle drei Maßreihen (Flügellängen der Männchen nach STANČINSKY, der Männchen nach anderen Autoren, und der Weibchen

nach allen Angaben) verlaufen vollkommen parallel, bestätigen sich somit gegenseitig und können also zusammen betrachtet werden. Am kleinsten sind die Vögel aus dem Gebiete um den Baikalsee herum; die größten Exemplare sind die aus Kamtschatka. Vom Baikalsee nach Westen nimmt die Größe bis zum frisch-besiedelten europäischen Rußland zu; ebenso vom Baikalsee nach Nordosten bis Kamtschatka. Im Süden sind die Vögel aus dem Amur- und Ussurigebiet (die subsp. *E. a. ornata* Šulpin) am kleinsten; die westlich davon in Nordmongolien verbreitete subsp. *E. a. suschkini* Stanč. und die der subsp. *ornata* sehr nahe stehenden (wohl kaum zu unterscheidenden) Vögel vom Sachalin



- E. a. aureola* Pall.
 E. a. kamtschatica Stanč.
 E. a. suschkini Stanč.
 E. a. ornata Šulpin.
 E. a. sachalinensis?

Abb. 2. Die ungefähre Verbreitung verschiedener Unterarten des Weidenammers *Emberiza aureola* Pall. und die Variation der Flügellänge der Männchen (abgerundet, von 75 bis 80 mm) in verschiedenen Teilen des Artareals. (Nach BUTURLIN und DEMENTJEV, MALZEV, PROMPTOV, ŠULPIN und SANČINSKY).

sind etwas größer. Es ergibt sich also ein Bild der Größenvariabilität verschiedener Populationen, das auf Abb. 2 dargestellt ist.

Bei dem Weidenammer zeigt somit das ganz frisch, sozusagen unter Kontrolle der Ornithologen neu besiedelte westliche Gebiet eine merkliche Vergrößerung im Vergleich zu der Körpergröße der Individuen aus den Ursprungsgebieten dieser neuen Populationen. Die kleinsten Individuen findet man dort, wo mit großer Wahrscheinlichkeit das Ausbreitungszentrum der Art angenommen werden muß. Somit scheinen die Verhältnisse bei dem Weidenammer diametral entgegengesetzt den

Forderungen der Eliminationshypothese zu liegen. Der BERGMANN'schen Regel folgt der Weidenammer auch nicht; diese Regel kann allerdings in diesem Fall nicht, wenigstens nicht in der üblichen einfachen Form, angewendet werden, da der Weidenammer kein Stand-, sondern ein Zugvogel ist. Interessant ist auf jeden Fall, daß eine deutliche geographische Gradation der Körpergröße vorzuliegen scheint und daß, wenigstens im Westen, die Körpergröße in der Ausbreitungsrichtung zunahm. Letzteres widerspricht, wie vorher schon erwähnt wurde, der REINIG'schen Fassung der Eliminationshypothese; es braucht aber an sich noch nicht als solches ein Argument gegen die Allelendimination zu sein: man müßte allerdings die wenig wahrscheinliche Annahme machen, daß mit Zunahme der Homozygotie die Körpergröße in diesem Falle zunimmt. Eine endgültige Erklärung für die beobachtete Zunahme der Körpergröße mit der Ausbreitung kann in diesem Falle selbstverständlich noch nicht gegeben werden. Neben der Annahme, daß es sich um ein zufälliges, durch eine Art von Eliminationserscheinung zustandekommendes Homozygotwerden von Plusmodifikatoren der Körpergröße handelt, kann auch angenommen werden, daß beim Ausbreitungsvorgang eine positive Auslese größerer Individuen, oder auch von Individuen mit längeren Flügeln (in Zusammenhang mit der längeren Zugstrecke) stattfand. Welche von den Erklärungen die wahrscheinlichere ist, kann nur durch eingehende weitere ökologische, populationsstatistische und biozöologische Untersuchungen der europäischen Populationen des Weidenammers, und durch weitere vergleichende Untersuchungen über Merkmalsgradationen bei sich ausbreitenden Arten entschieden werden.

Auf jeden Fall scheint es mir, daß weitere Untersuchungen von verschiedenen sich rasch ausbreitenden Arten in vieler Hinsicht von großer Bedeutung sein könnten. Sollte die Elimination, deren Wirkung in gewissen Fällen theoretisch durchaus plausibel ist, bei dem Zustandekommen von Merkmalsgradationen in den Ausbreitungsrichtungen der holarktischen Arten wirklich eine bedeutendere Rolle gespielt haben, so muß sie am deutlichsten bei den sich noch rasch ausbreitenden Arten festzustellen sein. Denn bei langsamer Massenausbreitung, und auch in den Fällen, in denen eine (z. B. postdiluviale) Ausbreitung vor längerer Zeit schon abgeschlossen wurde, müssen lokale Selektions- und Isolationsvorgänge, sowie die lokalen Populationswellen einen eventuellen früheren Einfluß der Elimination überdecken. Ohne in die Polemik um die Eliminationshypothese bzw. die Klimaregeln hier einzugreifen (was nach Durchsicht eines weiteren Materials für später

vorgesehen ist), möchte ich hier bloß nebenbei bemerken, daß die anscheinend weitverbreitete Meinung über die Langsamkeit und Kontinuität der postdiluvialen Arealserweiterungen garnicht unbedingt zu verallgemeinern ist; gerade die recht vielen, in der letzten Zeit bekannt gewordenen Fälle recht rascher Ausbreitung von Arten in schon vorher vorbereitete Biotope, die manchmal auch ziemlich plötzlich, ohne sichtbaren Grund einsetzen (vielleicht durch eine unauffällige, vorher erfolgte Störung des früheren biozönotischen Gleichgewichts), zeigen meines Erachtens, daß auch die postdiluviale Wiederbesiedlung der nördlichen Teile der Holarktis bei vielen Arten ebenfalls ziemlich rasch und ruckartig erfolgt sein könnte. Diese letztere Ueberlegung erhöht meines Erachtens noch wesentlich die Wichtigkeit sorgfältiger Phänoanalysen (an möglichst großen Individuenzahlen) der unter unseren Augen sich rasch ausbreitenden Arten in ihren Ursprungs- und Ausbreitungsgebieten. Derartige Fälle können auch besonders unter den Vögeln gefunden werden, wobei ich hier zunächst nur auf den Girlitz *Serinus canaria serinus* L. (MAYR 1926) und den Grünen Laubvogel *Phylloscopus nitidus viridanus* Blyth (PROMPTOV 1934 und andere) hinweisen möchte.

Herrn Prof. E. STRESEMANN danke ich für seine liebenswürdige Hilfe und das Zurverfügungstellen des Materials des Berliner Zoologischen Museums herzlichst.

Literatur.

- BUTURLIN, S. A. und G. P. DEMENTJEV 1934—37. „Volles Bestimmungsbuch der Vögel Rußlands.“ Moskau.
 —, — 1935. „Systema Avium Rossicarum.“ Paris.
 GEPTNER, V. G. 1936. „Allgemeine Zoogeographie.“ Moskau.
 GLADKOV, M. A. 1985. „La longueur du passage et l'aile de l'oiseau.“ Bull. Soc. Natur. Moscou, **44**.
 HARTERT, E. 1910—1923. „Die Vögel der paläarktischen Fauna.“ Berlin.
 HUXLEY, J. S. 1939. „Clines: an auxiliary method in taxonomy.“ Bijdr. t. d. Dierk., **27**.
 MALZEV, V. V. 1938. „Contribution à l'étude de la variabilité de bruant auréolé *Emberiza aureola* Pall.“ Bull. Soc. Natur. Moscou, **47**.
 MAYR, E. 1926. „Die Ausbreitung des Girlitz.“ Journ. f. Ornithol., **74**.
 MENZBIER, M. A. 1882. „Ornithologische Geographie des Europ. Rußland.“ Učen. Zap. Imper. Mosk. Univ., Moskau.
 — 1895. „Die Vögel Rußlands.“ Moskau.
 — 1934. „Migrationen der Vögel vom zoogeographischen Standpunkte.“ Moskau.
 NIETHAMMER, G. 1937—38. „Handbuch der deutschen Vogelkunde.“ Leipzig.
 PROMPTOV, A. N. 1934. „The evolutionary significance of the migrations of the birds.“ Zool. Žurn., **13**.

- PROMPTOV, A. N. 1934. „Ueber ökologische Faktoren der Isolation bei Vögeln.“ Zool. Žurn., 13.
- 1934. „Die Biologie des Weidenambers *Emberiza aureola* Pall. in Zusammenhang mit Fragen der Artausbreitung bei Vögeln.“ Zool. Žurn., 13.
- 1937. „Die Vögel in der Natur.“ Moskau.
- REINIG, W. F. 1938. „Elimination und Selektion.“ Verl. Fischer, Jena.
- RENSCH, B. 1938. „Bestehen die Regeln klimatischer Paralleltät bei der Merkmalsausprägung von homöothermen Tieren zu Recht?“ Arch. Naturgesch., N. F. 7.
- SCHULPIN, L. M. 1928. „Données nouvelles concernant la distribution géographique des oiseaux dans la région d'Oussouri et la description de quelques sous-espèces nouvelles.“ Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. USSR, 28.
- STANČINSKY, V. V. 1923—25. „Materialien zur ökologischen Geographie der Vögel. I und II.“ Naučn. Izv. Smol. Gos. Univ., 1 und 3, Smolensk.
- 1927. „Die Vögel des Gouvern. Smolensk.“ Naučn. Izv. Smol. Gos. Univ., 4, Smolensk.
- 1929. „Contributions à la connaissance de la variabilité et de la distribution de l'*Emberiza aureola* Pall.“ Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. USSR, 29.
- SUSCHKIN, P. P. 1937. „Die Vögel des Russischen Altai.“ Leningrad.
- TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W. 1939. „Genetik und Evolution.“ Z. ind. Abst. Vererb., 76.
- 1939. „Mutations and geographical variation.“ The New Systematics, Oxford.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Journal für Ornithologie](#)

Jahr/Year: 1940

Band/Volume: [88_1940](#)

Autor(en)/Author(s): Timoféeff=Ressovsky N. W.

Artikel/Article: [Zur Frage über die Eliminationsregel": Die geographische Größenvariabilität von Emberiza aureola Pall. 334-340](#)