

Oekologische Probleme der Ornithologie.

(Vortrag auf der 57. Jahresversammlung der D. O. G. in Münster am 2. Juni 1939.)

Von **Pontus Palmgren**, Helsingfors.

Die Oekologie als Arbeitsfeld ist schwer zu umgrenzen. Die ökologische Forschung sucht, allgemein gesprochen die Beziehungen der Pflanzen- und Tierarten zu ihrer Umwelt, zur leblosen sowohl wie zur lebenden, zu erfassen. Wir sehen also auf der einen Seite eine schier unerschöpfliche Fülle von äusseren Faktoren, auf der anderen die ebenso verwickelte Organisation der Lebewesen. Es ist darum klar, dass ein Forscher, der sich den ökologischen Problemen widmet, niemals zu einem solch vollständigen Ueberblick über sein Arbeitsfeld kommen kann, wie ein Spezialist auf einem beschränkten Gebiet, sagen wir der Physiologie oder der Anatomie.

Zwei Hauptthemata der ornithologischen Oekologie will ich hier herausgreifen und verfolgen. Erstens wollen wir die Vögel sozusagen im Banne der Landschaft, zweitens die Verknüpfung ihrer Lebensäusserungen mit der Zeit ins Auge fassen. Die Darstellung muss natürlich äusserst lückenhaft bleiben; dass ich meine Beispiele überwiegend finnischen Untersuchungen entnehme, beruht nicht auf einer Ueberschätzung unserer eigenen Arbeit; es interessiert vielleicht meine deutschen Kollegen, bei dieser Gelegenheit gleichzeitig einen gewissen Ueberblick über einige unserer in Finnland gewonnenen Resultate zu erhalten.

Wie ich schon einleitend hervorhob, ist der Komplex der ökologischen Beziehungen der Vögel derart verwickelt, dass eine annähernd vollständige Kausalanalyse auch nur in Bezug auf einzelne Arten oder Lebensgemeinschaften mit grosser Mühe und wohl immer nur in mehr oder weniger lückenhafter Weise zu erreichen ist. Aber wir können verhältnismässig leicht sozusagen das integrierte Resultat der verschiedenen Faktoren ablesen, und zwar in der Verteilung der Arten auf verschiedenen Biotopen und in ihrer zahlenmässigen Vertretung daselbst. Als erste Hauptaufgabe der ökologischen Erforschung der Vogelwelt stellt sich also die deskriptive Festlegung der Vogelbestände verschiedener Lebensgemeinschaften heraus. Die quantitativen Arbeitsmethoden haben sich schon so eingebürgert, dass es kaum nötig sein dürfte, bei dieser Gelegenheit die prinzipiellen Gründe zu ihrer Verwendung zu erörtern, aber ich möchte einige mehr praktische

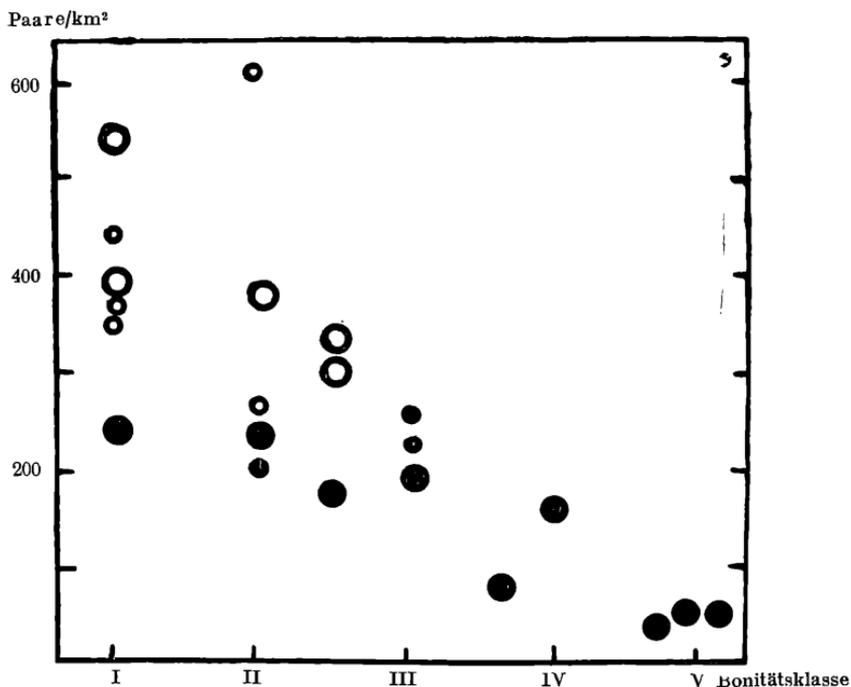
Fragen in aller Kürze streifen, nämlich die Zielsetzung und die Methodik der quantitativen Bestandsaufnahmen sowie die Frage nach der Vergleichbarkeit der Arbeitsresultate verschiedener Forscher; ist doch die Erzielung von vergleichbaren Resultaten eines der Hauptmotive für die Aufnahme dieser zeitraubenden Arbeitsmethode.

Wie die Uebersicht von LACK (1937) zeigt, die indessen nicht vollständig ist, sind schon eine ansehnliche Menge von quantitativen Untersuchungen erschienen. Es liegt mir durchaus fern, die geleistete Arbeit geringschätzen zu wollen; aber man ist berechtigt, sich zu fragen, ob nicht dieselbe Arbeitsmenge mit einer mehr systematischen Zielsetzung Resultate von grösserer Tragweite hätte bringen können. Sehr viele quantitative Untersuchungen tragen nämlich ein nicht zu verkennendes Zufälligkeitsgepräge: Der Autor ist von irgendeinem Landschaftsstück gefesselt worden, einer Insel, einem Gehölzblock mit Umgebung, einer Farm usw. Dabei können die untersuchten Flächen ausserordentlich heterogene Landschaftselemente in örtlich wechselnden Verhältnissen umfassen. Unter solchen Umständen ist der Vergleichswert der Resultate natürlich ziemlich gering und die Herausschälung bestimmter Gesetzmässigkeiten mindestens erschwert. — Es wäre wertvoll, wenn dem Interesse für quantitative Bestandsaufnahmen eine planmässige Zielsetzung zur Beleuchtung bestimmter Fragen gegeben werden könnte; vielleicht in Form von wirklichen „Anleitungen“ unter Nennung besonders empfehlenswerter Arbeitsaufgaben.

Ich möchte hier nur eine solche grössere Aufgabe hervorheben: die Schaffung einer Uebersicht über die europäische Waldvogelfauna. Die gemässigten Teile Europas sind ja einst im grossen ganzen eine Waldlandschaft gewesen, und die Waldvogelfauna bildet deshalb den Kern der europäischen Ornis. Wie schon früher von verschiedenen Seiten hervorgehoben, kürzlich auch von STEGMANN (1938) sehr ansprechend dargestellt wurde, setzt sich diese Fauna aus zwei Hauptkomponenten zusammen, einer südwestlichen und einer östlichen: der westlichen Laubwaldfauna und der östlichen Taigafauna. Von diesen Artengruppen müssen wir voraussetzen, dass sie sich in Anpassung an bestimmte Biozönosen entwickelt haben, und es wäre von grossem Interesse, einen quantitativen Ueberblick über den Anteil der verschiedenen Arten im Vogelbestande der verschiedenen Hauptwaldformen der einzelnen Teile Europas zu bekommen. Es sollten also diejenigen Waldformen, die aus dem genannten Gesichtspunkt wichtig sind, die sog. Klimaxformationen der europäischen Vegetation (vgl. RUBNER 1934) — in den grössten Teilen Europas nur in spärlichen Ueberresten ver-

treten — in erster Linie zum Gegenstand der Untersuchung herangezogen werden. Es empfiehlt sich dabei eine Zusammenarbeit mit botanischen, geographischen und forstlichen Sachverständigen.

Die anderen Landschaftstypen bieten ähnliche Arbeitsaufgaben. Ich möchte auch auf die schönen Untersuchungen z. B. GLASEWALDS (1933), SCHIERMANN'S (1930, 1934) und LACKS (1933) über die Veränderungen des Vogelbestandes in Verfolg der verschiedenen Heranwachsstadien einer bestimmten Waldform hinweisen; sie bieten Beispiele problemgerichteter Zielsetzung bei quantitativen Untersuchungen und beziehen sich ja auf eine sehr wichtige Frage, die Frage nach den kulturbedingten Wandlungen der Vogelfauna.



Diagr. 1. Die Brutvogeldichte (Paare/km²) in finnischen Wäldern von verschiedener Bonität nach Untersuchungen mit der Probeflächenmethode, ausgeführt von verschiedenen Autoren. ○ Laub- oder Mischwaldbiotop, ● Nadelwaldbiotop. Weitere Erklärungen im Text (p. 107).

Es würde natürlich zu weit führen, hier die rein praktische Arbeitsmethodik bei Bestandsaufnahmen eingehender zu erörtern, aber ich möchte diese Seite doch kurz streifen, denn eine möglichst allgemein anerkannte standardisierte Arbeitsweise ist wünschenswert. Bekanntlich sind hauptsächlich zwei Methoden zur Verwendung gekommen: Die Probeflächenmethode und die Linientaxierung.

Eine ganz aufschliessende Ermittlung des Vogelbestandes einer Probefläche, einschliesslich Feststellung der Nester, der etwa vorhandenen ungepaarten Vögel usw. lässt sich, wie allgemein anerkannt wird, nur mit ausserordentlich grossem Arbeitsaufwand erreichen, womit die nötige Breite des Untersuchungsprogramms nicht zu vereinen ist. Ich glaube, dass die Kartierungsmethode, wie sie in Deutschland z. B.

Tabelle 1.

Prozentualer Anteil einiger der häufigsten Arten am gesamten Vogelbestand in den wichtigsten Waldbiotopen auf Åland nach PALMGREN (P. P.) und in Lammi nach J. SOVERI (J. S.). — Weitere Erklärungen im Text (p. 107).

		Laubwald	Mischwald	Fichtenwald	Nadelmischw.	Kiefernwald
<i>Fringilla coelebs</i>	PP	22	26	35	34	30
	JS	30	26	32	43	31
<i>Parus atricapillus</i>	PP	2	5	6	7	5
	JS	2	10	7	7	10
<i>Muscicapa striata</i>	PP	6	5	1	1	10
	JS	8	8	1	5	12
<i>Phylloscopus trochilus</i>	PP	9	12	—	—	1
	JS	12	10	1	1	3
<i>Erithacus rubecula</i>	PP	1	5	9	9	—
	JS	0.1		8	9	—

von SCHIERMANN und GLASEWALD verwendet wurde und mit der wir auch in Finnland günstige Erfahrungen gemacht haben (PALMGREN 1933b, VÄLIKANGAS 1937), recht empfehlenswert ist. Sehr gute Unterlagen für derartige Untersuchungen liefern Fliegeraufnahmen; man kann jede Baumgruppe erkennen und die beobachteten Vögel, ihre Bewegungen usw. im Felde in aufgelegte Deckschizzen aus Celluloid eintragen (PALMGREN, AHLQUIST u. LUTHER, 1938). Aber auch mehr flüchtige Probeflächenaufnahmen, gegebenenfalls mit einer empirisch

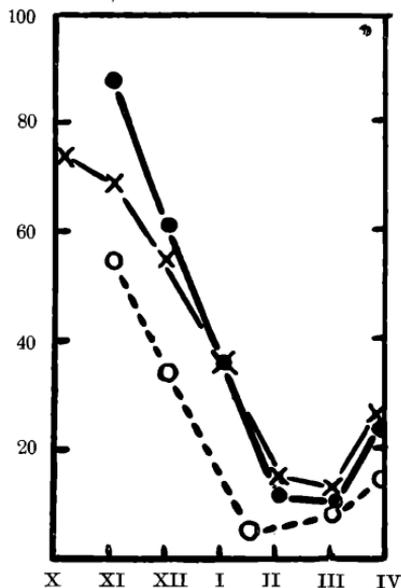
festzustellenden Korrektur, dürften verwertbare Resultate liefern, wenn sie nach einer konsequenten Methode ausgeführt werden. Das Diagramm 1 gibt eine übersichtliche Zusammenfassung von allen in Finnland von verschiedenen Forschern mit Hilfe der Probeflächenmethode ermittelten Werten der Brutvogeldichte (Paare/km²) in den wichtigsten Waldbiotopen. Es umfasst sowohl Bestandesaufnahmen auf genauestens untersuchten Einzelprobeflächen (kleine Zeichen) wie auch Mittelwerte von extensiveren Untersuchungsreihen, die mit einer mehr summarischen Schnellmethode ausgeführt sind. Die Resultate zeigen eine ziemlich befriedigende Übereinstimmung, die von der Vergleichbarkeit der Resultate zeugt. — Die Ergebnisse in Bezug auf die relative Häufigkeit der einzelnen Arten sei mit einigen Beispielen beleuchtet: die Tabelle 1 zeigt den prozentualen Anteil einiger häufiger Kleinvogelarten an dem gesamten Vogelbestande in den wichtigsten Waldbiotopen, teils nach Untersuchungen von mir auf Åland, teils nach Untersuchungen von SOVERI (1940) in Lammi im Inneren von Südfinnland. Meine Resultate stammen aus den Jahren 1926—27, die Resultate von SOVERI aus den Jahren 1935—38. Die Übereinstimmung ist, trotz zeitlicher und geographischer Entfernung, sehr gut.

Bei unseren Linientaxierungen des Vogelbestandes haben wir im allgemeinen die Vögel gezählt, die innerhalb eines Streifens von 40 m Breite (20 m jederseits der Marschlinie) erscheinen. 25 km entsprechen dann 1 km². Es bleibt natürlich ein unbeobachteter Rest, der schwer zu berechnen ist, es sei denn mit Hilfe von exakten Probeflächenaufnahmen in dem linientaxierten Landschaftstypus. Mit dieser Methode erzielt man also in erster Linie relative Häufigkeitswerte. Sie ist in übersichtlichem und nicht zu dicht von Vögeln besiedeltem Gelände verwendbar, kann also in einer Landschaft wie z. B. unseren lichten hochnordischen Einödenwäldern sowie im Winter gute Dienste leisten; mit ihrer Hilfe kann man gewisse quantitative Daten erzielen, ohne sich gantztägig beschränkten Probeflächen widmen zu müssen. Es sei noch darauf aufmerksam gemacht, dass die Linienmethode ein objektives Durchschnittsbild von der Vogelfauna der ganzen Landschaft gibt, während die Resultate von Probeflächenanalysen sich nur dann verallgemeinern lassen, wenn die Verbreitung der einzelnen durch die Probeflächen repräsentierten Biotypen hinreichend bekannt ist.

Als statistisch-biologische Arbeitsmethode wird die Linientaxierung von den Forstwissenschaftlern der nordischen Länder nach gründlichen Vorversuchen in grösstem Maßstabe verwendet; ihre prinzipielle Verwendbarkeit ist nicht anzuzweifeln. Als ornithologische Arbeitsmethode

wurde sie wohl zuerst von FORBES (1907, 1913) und FORBES & GROSS (1922, 1923) in weiterem Umfang eingeführt. U. a. geht die gute Verwendbarkeit der Linientaxierungsmethode auch aus den schön übereinstimmenden Ergebnissen von drei kleinen Untersuchungen über Bestandsschwankungen im Winterhalbjahr bei einigen häufigen Kleinvögeln des Waldes hervor (BERGROTH & BRUUN 1939, KLOCKARS 1936, PALMGREN 1936b); weitere quantitative Untersuchungen über die winterliche Vogelwelt sind zwar schon ausgeführt, aber leider nur zum Teil veröffentlicht. (Diagr. 2.)

Individuen/km²



Diagr. 2. Häufigkeit des Wintergoldhähnchens im Waldgelände Südfinnlands in den Wintermonaten, nach BERGROTH & BRUUN (— × —), KLOCKARS (— ● —) und PALMGREN (— ○ —).

Aus den bisher bekanntgewordenen, mehr oder weniger quantitativen Untersuchungen über die Waldvogelfauna in verschiedenen Teilen Europas scheint mir ein bemerkenswerter Umstand schon ziemlich deutlich hervorzugehen: Es scheint die quantitative und qualitative Differenzierung der Vogelbestände verschiedener Waldformen in Nordeuropa viel schärfer ausgeprägt zu sein als in Mittel- und Westeuropa. Ich brauche nur auf die Tatsache hinzuweisen, dass SCHIERMANN die Vogeldichte etwa gleich hoch in den Spreewald-Auenwäldern wie im Altholz des märkischen Kiefernwaldes gefunden hat, während die

Unterschiede hinsichtlich der Vogeldichte in Finnland zwischen hochstämmigen, gebüschreichen Laubwäldern und reinen Kiefernwäldern gewaltig sind. Zweitens ist es auffallend, dass der deutsche Kiefernwald Arten beherbergt, die bei uns die reinen Nadelwälder durchaus meiden wie Amsel, Neuntöter, Fitis und Blaumeise. ELTON (1935) schliesst eine Uebersicht über eine Reihe von (wenn auch nicht quantitativen) Vogelbestandsverzeichnissen aus verschiedenen Waldformen in England mit der Zusammenfassung, dass die Vogelbestände hier in den nach den dominierenden Holzarten eingeteilten Waldformen stark übereinstimmen.

Ich glaube, dass wir mit diesen Verhältnissen einen Ausdruck der sehr viel tiefergehenden Kultureinflüsse auf die mittel- und west-

europäischen Wälder, mit den nordischen verglichen, vor uns haben. Zwar ist es sicher, dass ein brandenburgischer oder sächsischer Kiefernwald von 30 m Bestandeshöhe nicht mit unsern Kiefernwäldern identisch sein kann, denn im Norden tritt die Kiefer in reinen Beständen nur auf dermaßen schlechtwüchsigen Böden auf, dass die Bestandshöhe niemals 15—20 m überschreitet, und weiterhin ist auch die Bodenvegetation ganz anders. Man kann also schon aus diesem Grunde nicht ohne weiteres in einem mitteleuropäischen Kiefernforst denselben Vogelbestand wie in einem finnischen, lichten und sterilen Kiefernwald erwarten. Aber ich glaube auch, dass die gewaltige Verminderung, welche die Waldfläche in den Kulturgegenden Europas zur Zeit der grossen Rodungen erfahren hat, sowie die später erfolgten schnellen Bestandsveränderungen infolge der zielbewussten waldbaulichen Massnahmen kräftig mitgespielt haben; diese Auffassung wird ebenso von VIETINGHOFF-RIESCH (1932) und KRÄTZIG (1939) ausgesprochen. Es ist sehr charakteristisch, dass eine Vogelart mit ihren ersten Vorposten nur für die Art besonders ansprechende Lebensstätten besiedelt, wenn sie in ein Gebiet einwandert, dass sie aber mit steigender Häufigkeit eine immer breitere Auswahl von Biotopen mit Beschlag belegen wird. Es gibt dafür mehrere hübsche Beispiele; eines der besten bietet die Lachmöwe, die vor etwa 100 Jahren in Finnland einwanderte und zuerst nur Seen und Brackwasserwieke mit reicher Rohrvegetation bezog; in letzter Zeit hat die Zahl der Lachmöwen sehr stark zugenommen, und nun nisten sie seit etwa 10—20 Jahren in steigender Zahl auch auf ganz nackten, kleinen Felsen im Schärenkranz vor der Küste.

Um zu den Waldvögeln zurückzukommen: die starke Verminderung der Waldfläche in den Kulturländern hat wohl eine verschärfte Konkurrenz um die Brutplätze bedeutet und ökologische Umstellungen im Sinne einer grösseren Eurytopie verursacht. Wie solche Umstimmungen in der Biotopwahl (klassisches Beispiel: die Schwarzdrossel) zu deuten sind, kann nicht näher erörtert werden; sie bieten ein fesselndes tierpsychologisches Problem.

Es seien jetzt kurz die wichtigsten ökologischen Faktoren besprochen, welche die Verbreitung der einzelnen Arten in wechselnder Dichte an verschiedenen Standorten bedingen. Erste Voraussetzung für Daueraufenthalt ist die Nahrung, und zwar muss die Nahrung in erreichbarer Form und in solcher Menge vorhanden sein, dass sie die Art anzieht, und dass in der Zeiteinheit genug Futter gefunden werden kann. Zweitens muss die Gliederung der Umwelt der behandelten

Art Gelegenheit zur Entfaltung bestimmter artspezifischer Triebhandlungen bieten. Da haben wir in erster Linie den Nestbautrieb; vielen Arten ist offenbar auch ein bestimmtes triebhaftes Deckungsbedürfnis eigen; die Waldhühner müssen Gelegenheit zum Steinschlucken haben, vielleicht ist bei ihnen auch die Staubbadegelegenheit bedeutungsvoll. Wir müssen damit rechnen, dass noch andere landschaftliche Züge für die Vögel massgebende Bedeutung als „Ansiedlungsreize“ haben können, was man vorläufig unter dem Titel „psychologische Faktoren“ unterbringen muss.

Wenden wir uns zunächst dem Nahrungsfaktor zu. Man ist bekanntlich in den letzten Dezennien geneigt gewesen, das sogenannte „Gleichgewicht der Natur“ sehr kritisch zu betrachten. Es ist wohl auch kaum anzunehmen, dass z. B. kleintierfressende Vögel die ihnen zur Verfügung stehende Nahrungsmenge bis zur äussersten Grenze des für die Beutepopulation Erträglichen ausnutzen. Dennoch glaube ich, dass die vorhandene Nahrungsmenge oder richtiger Nahrungsproduktion für die Abstufung der Vogeldichte in verschiedenen Biotopen von recht grosser Bedeutung ist. Ein drastisches Beispiel bildet der Kreuzschnabel. Bei ihm tritt der Nahrungsfaktor besonders deutlich hervor, weil diese Art keine Heimattreue besitzt, die die Populationsverschiebungen einschränkt. (REINIKAINEN 1937.) Mehr oder weniger ähnliche Verhältnisse finden wir auch bei mehreren nordischen Raubvögeln in Zusammenhang mit der Massenvermehrung von Kleinsäugetern, vor allem des Lemmings. Aber wir dürfen nicht voraussetzen, dass diese Arten völlig isoliert stehen; es handelt sich wohl nur um graduelle Unterschiede gegenüber anderen Arten. Auch sonst spielt die Bedeutung der Nahrungsmenge eine Rolle. Bekanntlich können Insektengradationen Kleinvögel anlocken, besonders ausserhalb der Brutzeit, aber auch in derselben kann reiche Nahrungsmenge sich mehr oder weniger gegen die Revierbehauptung durchsetzen. Vergleichende quantitative Untersuchungen von SILVONEN (1939) über die Kleintierbestände des Waldbodens in verschiedenen Waldformationen und über die Wohndichte der Singdrossel haben das eindeutig nachgewiesen. Für *Turdus ericetorum philomelos* bilden im Norden offenbar die Käfer, in Mitteleuropa die Schnecken den maßgebenden Teil der Beutepopulation. Fütterungsversuche mit Käfigvögeln haben ergeben, dass die Singdrossel gerade diese Tiergruppen am meisten von allen geprüften Nahrungsorten bevorzugt.

Nach quantitativen Untersuchungen, die ich ausgeführt habe (PALMGREN 1932d), ist die Kleintierbevölkerung auf der Birke pro

Substrateinheit viel reicher als auf Nadelbäumen. Wir können zwar nicht einfach behaupten, dass die baumbewohnenden Kleintierbestände in Birkenwäldern dreimal grösser wären als in Nadelwäldern, da wir keine genauen Zahlen über die Ast-, Laub- und Nadelmasse der verschiedenen Waldarten, bezogen auf die Bodenfläche, besitzen. Aber wir können wohl annehmen, dass es den Vögeln sehr viel leichter sein muss, ihre Nahrung auf den Birkenzweigen zu finden als auf den Nadelzweigen, die viel bessere Versteckmöglichkeiten bieten. Ich glaube, dass dieser Faktor bei der von Diagramm 1 beleuchteten grösseren Vogeldichte unserer Laubwälder mitspielt.

Ich habe in meinen ersten quantitativen Untersuchungen über die Waldvogelfauna (PALMGREN 1930) die Bedeutung der Nahrungsproduktion vielleicht zu einseitig betont, indem ich mich auf die gute Uebereinstimmung zwischen forstlicher Ertragsfähigkeit und Vogeldichte der verschiedenen Waldtypen stützte. Freiherr von VIETINGHOEF-RIESCH hat sich dagegen ausgesprochen¹⁾ und weist auf die Bedeutung der „psychologischen“ Faktoren hin. Im Grunde dürften bezüglich der Bewertung dieser Faktoren keine prinzipiellen Differenzen zwischen uns bestehen. Ich habe die Bedeutung der Physiognomie des Waldbestandes schon von Anfang an betont und diese Fragen haben mich mehr und mehr gefesselt. Die Bodenbonität drückt sich natürlich nicht nur in der Holzproduktion oder der Kleintiermenge aus, sondern auch in einer reicheren Gliederung aller Schichten des Waldes, namentlich der Gebüschschichten, die für das Brutgeschäft hervorragend wichtig sind. Aber ich möchte doch noch ein Beispiel anführen, das meiner Meinung nach stark für die Bedeutung des Nahrungsfaktors spricht. Der Buchfink ist ja bekanntlich ausserordentlich vielseitig in seinem Nestbautrieb (PALMGREN 1932 a). Die Nestbaumöglichkeit kann weder im Laub- noch im Nadelwald für ihn einen begrenzenden Faktor darstellen. Dennoch ist die Buchfinkendichte übereinstimmend nach allen bei uns ausgeführten Untersuchungen in Laubwäldern von guter Bonität 2—3 Mal grösser als in den dunklen Fichtenwäldern und am geringsten in den Kiefernwäldern, trotz ihrem bedeutend lichterem, physiognomisch sozusagen laubwaldähnlicheren Charakter. Dafür möchte ich in erster Linie die Nahrungsverhältnisse verantwortlich machen.

Es ist allgemein bekannt, dass während der grossen Massenvermehrungen des Lemmings die nordischen Raubvögel und Eulen bedeutend stärkere Gelege zeitigen als in nahrungsärmeren Jahren.

1) z. B. in seiner oben zitierten und auch in späteren Studien. Vgl. auch H. KRÄTZIG's oben zitierte Arbeit.

Hier wirkt also der Nahrungsfaktor nicht nur auf die landschaftliche Verteilung der Vögel ein, sondern beeinflusst auch in hohem Grade die Vermehrungsstärke. Wir sind wahrscheinlich berechtigt, eine solche Einwirkung ganz allgemein bei allen Vogelarten vorauszusetzen, obwohl bei den meisten Vögeln die Differenzen zwischen verschiedenen Jahren oder verschiedenen Biotopen nur an Hand eines sehr grossen Materials sicher festzustellen sind. Ich möchte hier nur auf die schönen Untersuchungen von WOLDA (1923) und BERNDT (1938) hinweisen, welche tatsächlich auffallende Differenzen in der Anzahl der Bruten und der Gelegestärke zwischen Meisenpopulationen in verschiedenen Waldformen nachgewiesen haben.

Die räumliche Struktur des Standortes — im weitesten Sinne gefasst: als Bodenstruktur, z. B. der Ufer, Struktur der verschiedenen Pflanzenschichten usw. — beeinflusst in bedeutungsvollster Weise die Aufschliessbarkeit des Standortes durch verschiedene Vogelarten. Es können zunächst rein bewegungsmechanische Umstände mitspielen, wodurch die wahrscheinlich an und für sich fast überall ausreichend vorhandene Nahrung in verschiedenem Maße erreichbar ist. Ich möchte als erstes einfaches Beispiel eine Beobachtung SCHIERMANN'S (1934) in Erinnerung bringen: die Amseln besuchten die Grasflächen in einem Park nur solange, als das Gras kurzgeschoren war. Ganz entsprechende Beobachtungen kann man bei der Weissen Bachstelze machen, die ja für nichtbewachsenes, offenes Gelände Vorliebe hat. Warum aber besitzt die Schafstelze nicht dieselbe Abneigung? Gerade ein Vergleich der Vögel der unbewachsenen, offenen Standorte, der Ufer usw., mit den Vögeln der reich bewachsenen Wiesen und Moore würde eine ansprechende Forschungsaufgabe bieten.

In einer Arbeit über das Goldhähnchen habe ich auf die Bedeutung solcher bewegungsphysiologischer Faktoren auch für die baumlebenden Vögel hingewiesen (PALMGREN 1932 d). In zwei anderen Studien habe ich weitere Beispiele für den Einfluss der anatomischen Konstruktion auf die Bewegungsmöglichkeit gebracht, zum Teil mit Hilfe von Käfigversuchen (PALMGREN 1933 a, 1936 a). Wenn ich auch keineswegs derartigen Laboratoriumsversuchen allzu grossen Beweiswert zumessen will, so wird durch sie doch einiges ausgesagt. Der Mensch ist wohl nicht das einzige Tier, das die Bequemlichkeit bei seinen Ortsbewegungen berücksichtigt.

Die Bedeutung der Strukturverhältnisse der Vegetation oder gegebenenfalls des nackten Bodens für die Entfaltungsmöglichkeit des Nestbautriebes ist so in die Augen fallend, dass ich sie hier

nur kurz zu streifen brauche. Wir brauchen als Typen bloss den Nestbau des Goldhähnchens und den des Buchfinken gegeneinander zu stellen (PALMGREN 1932 a). Dem stark spezialisierten Trieb des ersteren entspricht in den meisten Teilen Europas nur das Fichtengeäst mit herabhängenden Seitenzweigen als „Rezeptor“, wie ich es genannt habe; der Buchfink dagegen kann fast überall einen Nestplatz finden. Der Sperber bietet uns ein anderes hübsches Beispiel (PALMGREN 1932 a). In Südfinnland brütet er mit auffallender Vorliebe in kleinen Bruchwaldstreifen inmitten anderer Waldtypen. Die Ursache liegt offenbar in der Struktur der Fichte. Während auf normalem Waldboden die Astquirle schön symmetrisch sind, wird auf anmoorigem Boden die Aststruktur abnorm, die Aeste knotig und ineinandergeflochten. Hier ist das Nest leichter unterzubringen. Der Sperber könnte sicher in jeder normalen Fichtenwaldung einen Nestplatz finden, wenn er andere Nestgelegenheiten nicht hätte, aber in den überall häufigen Bruchwaldstreifen findet er solche Plätze leichter und schneller und wird von diesem arealmässig zurücktretenden Geländetyp zum Nisten angelockt, sozusagen „absorbiert“.

Wir müssen aber offenbar noch mit anderen, bis jetzt weniger greifbaren Einwirkungen der landschaftlichen Struktur, der Landschaftsphysiognomie rechnen. Auf eine triebhafte Vorliebe für bestimmte Landschaftstypen, die wir wenigstens vorläufig als „psychologisch“ bezeichnen müssen, haben schon SCHNURRE (1921), SUNKEL (1928), LORENZ (1932) und, wie ich schon erwähnte, Freiherr VIETINGHOFF-RIESCH (l. c.) und KRÄTZIG (l. c.) in der deutschen Literatur hingewiesen, in England hat LACK (1937 b) dieselben Momente betont. Als gutes Beispiel sei auf die vielen gemeinsamen Elemente der Tundra- und Steppenfauna hingewiesen. Hoffentlich werden wir diese sicher sehr komplexe Faktorengruppe allmählich weiter analysieren können und davon vielleicht noch bewegungsphysiologische Voraussetzungen, Sehschärfeunterschiede in verschiedener Beleuchtung usw. abspalten können.

Schliesslich haben die Untersuchungen der letzten Jahre über die Physiologie der inneren Sekretion die Möglichkeit einer rein psychischen Beeinflussung des Fortpflanzungsgeschäfts dargelegt. Wir wissen, dass die Hypophyse die Geschlechtsfunktionen weitgehend regelt, z. B. die Brunst bei Säugern und den Follikelsprung bei den Vögeln auslöst. Andererseits steht die Hypophyse auf nervösem Wege unter dem Einfluss des Gesichtssinnes, wie z. B. die bekannten Untersuchungen von BISSONNETTE und BENOIT an Vögeln gezeigt haben. Es scheint nun

nicht unmöglich, dass hier die Erklärung zu der oft staunenswert empfindlichen Vorliebe der Vögel für besondere landschaftliche Züge steckt; die Ansiedlung, Revierbesetzung sind ja die ersten Glieder des Fortpflanzungsgeschäfts.

Eine prinzipiell gleichartige Beeinflussung der Physiologie der Fortpflanzungsfunktionen durch Gesichtseindrücke hat LACK (1933b) in der Arktis konstatiert, wo er fand, dass z. B. eine Kolonie Küstenseeschwalben alsbald zur Brut schritt, als im Frühsommer ihr Brutgelände von Schnee frei wurde. Ähnliche Beobachtungen hat in Finnland BERGMANN (1939) über die Brutzeit einiger Küstenvögel in der Gegend von Helsingfors gemacht: Er fand die Zeit des Eierlegens bei Silbermöwe, Sturmmöwe und Eiderente stark von der Zeit des Eisfreiwerdens der Schärengewässer abhängig, dagegen unabhängig von der Temperatur. Die Mantelmöwe dagegen bezog die Brutplätze auch wenn das Eis noch lag; die Heringsmöwe traf wiederum so spät ein, dass die Eisverhältnisse nicht mehr in Betracht kamen. Nahrungsverhältnisse können nicht einwirken, denn die Möwen suchen zu allen Zeiten ihre Nahrung hauptsächlich im Hafen von Helsingfors.

Zur Gruppe der psychischen Faktoren gehört auch die gegenseitige Beeinflussung. Das Hauptinteresse der ornithologischen Forschung hat sich diesbezüglich auf die Balzphänomene gerichtet, deren physiologische Wirkungsweise auch durch die Untersuchungen über die Wirkungsweise der Hypophyse dem Verständnis näher gebracht wurde. Neuerlich hat DARLING (1938) in einer geistreichen, aber vielleicht noch nicht ganz überzeugend dokumentierten Darstellung die Auffassung vertreten, daß die Möwen bloß durch ihr massenhaftes Auftreten einander gegenseitig beeinflussen, sodaß die Zeit der Eiablage sozusagen synchronisiert wird, was angesichts der Bedeutung der Hypophyse für die Follikelsprengung wohl nicht unwahrscheinlich ist.

Vor kurzem haben FABRICIUS (1937), v. HAARTMAN (1937) und BERGMANN (1939) Beobachtungen veröffentlicht, die eine Beeinflussung des Brutgeschäfts verschiedener Entenvögel (besonders der Reiherente) durch die Anwesenheit von Laridenkolonien, in erster Linie Seeschwalben, überzeugend nachweisen. FABRICIUS hat die Verteilung der Flusseeeschwalben- und Reiherentenpaare auf verschiedenen Inselchen in einem Schärengelände mehrere Jahre hindurch verfolgt (Tabelle 2). Wenn die Seeschwalben verschwinden, brütet die Reiherente nicht mehr allein dort (eine einzige Ausnahme); beziehen die Seeschwalben hingegen ein Inselchen, so folgt die Reiherente sehr regelmässig nach. Nach v. HAARTMAN verlassen die Reiherenten für die Brutzeit die seichten,

Tabelle 2.

Anzahl der brütenden Flussseseschwalben (F) und Reiherenten (R) auf 9 kleinen Schären an der Küste SW-Finlands in den Jahren 1933—37. (Nach FABRICIUS 1937).

Inselchen	1933		1934		1935		1936		1937	
	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R
A	3	1	—	—	—	—	—	—	1	2
B	3	—	3	1	1	2	—	—	—	—
C	7	2	—	—	—	—	—	—	—	—
D	—	—	—	—	2	2	1	—	—	—
E	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—
F	—	—	—	—	17	1	—	—	—	—
G	3	1	24	2	15	4	8	2	—	—
H	—	—	2	2	1	—	—	—	—	—
I	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—

nahrungsreichen inneren Wieke, wo sie den Frühling zugebracht haben, und ziehen ins Gebiet der Schären hinaus, um dort in Kolonien von Seeschwalben und Möwen zu brüten. Entsprechende Beobachtungen hat BERGMANN gemacht, und er hat durch Korrelationskoeffizienten die relative Abhängigkeit der Reiherente, Samtente und Eiderente von den Möwenvögeln ausgedrückt. Diese Verhältnisse sind nach der Ueberzeugung der genannten guten Kenner der Schärenornis nicht durch identische Standortsansprüche und auch nicht durch direkten Schutz der Enten durch die Lariden (etwa gegen die Krähen) zu erklären.

Ehe ich zu dem zweiten, und zwar kürzeren, Hauptteil meines Vortrages übergehe, will ich noch die klimatischen Bedingungen der Verbreitung und die mikroklimatischen Bedingungen der Standortsverteilung der Vögel berühren.

Es ist natürlich oft sehr schwer zu entscheiden, ob eine Verbreitungsgrenze klimatisch bedingt ist, oder ob sie mit einer klima-bedingten Vegetationsgrenze bzw. einer allmählichen Veränderung des Vegetationstypes zusammenhängt. Es ist aber doch ganz klar, dass z. B. die Nordgrenzen der Vögel, insofern sie nicht die Waldgrenze

erreichen, im allgemeinen klimatisch bedingt sind. Darauf deutet besonders deutlich der Umstand, dass man einen ganz unzweideutigen Zusammenhang zwischen der Klimaverbesserung der letzten 50 Jahre und der Verschiebung von Verbreitungsgrenzen feststellen kann, wie KALELA (1938) sowie SIIVONEN und KALELA (1937) nachgewiesen haben: südliche Arten sind vorgerückt, nördliche haben sich zurückgezogen. Diese Verbreitungs-Veränderungen können kaum mit Vegetationsverschiebungen in Zusammenhang gebracht werden. Das Klima muss direkt gewirkt haben, und wohl teils durch Verstärkung des Zugtriebes im Frühling, also Zugprolongation, teils durch Veränderung der Vermehrungsziffer, und zwar bei nördlichen und südlichen Arten in einander entgegengesetzter Richtung. Es genügt ja in der Tat eine zahlenmässig sehr geringe Verschiebung im Verhältnis Fortpflanzung — Mortalität, um kräftige Bestandszunahme oder Abnahme zu bewirken. KENDEIGH (1934) hat bekanntlich einen interessanten Versuch gemacht, die Wirkung der Klimafaktoren bei *Troglodytes aedon* zu analysieren und ist auch zu gewissen ziemlich überzeugenden Schlussfolgerungen gekommen; ich erinnere auch an Mrs. NICE's *Melospiza*-Arbeit (1937). Aber nicht einmal in Bezug auf diese sehr gründlich durchforschten Arten sind die Akten schon geschlossen. Man braucht eben ein sehr grosses Material, wirklich zuverlässige Statistiken, aus möglichst weiten Gebieten, um lokale Verhältnisse auszuschalten. Das zum grössten Teil in den Notizbüchern der Feldornithologen steckende brutphänologische Beobachtungsmaterial (Funddaten, Eier- bzw. Jungenzahl, Schlüpfprozent und Prozentsatz der glücklich hochgekommenen Bruten) ist von grossem wissenschaftlichen Wert und sollte ausgiebiger als bisher ausgenutzt werden.

Schliesslich möchte ich noch darauf hinweisen, dass mikroklimatische Faktoren vielleicht stark das Brutgeschäft beeinflussen können (KALELA 1938). Meine Frau und ich haben einige einfache Versuche über das Wärmeisolierungsvermögen verschiedener Kleinvogelnester angestellt und sehr grosse Unterschiede zwischen verschiedenen Arten gefunden (PALMGREN, M. & P. 1939). Wie zu erwarten, sind die Sylviiden-Nester am schlechtesten gegen Wärmeverluste isoliert. Dies steht in guter Uebereinstimmung damit, dass die Grasmücken nicht sehr weit nach Norden vordringen und nur in windgeschützter, tiefer Lage bauen. Es ist auffallend, dass das Nest von *Acrocephalus schoenobaenus* viel besseren Wärmeschutz bietet als die Grasmückennester; diese Art brütet als einziger von den über dem Boden nistenden Sängern bis zum Eismeer. Ebenso ist das Nest des Gelbspötters, der bekanntlich in höheren, dem Wind aus-

gesetzten Teilen des Waldes nistet, durch die Flechtenbekleidung gut wärmeisoliert. Es wäre von grossem Interesse nachzuprüfen, wie die Bruttemperatur in Nestern von verschiedenen Freibrütern besonders von tieferen Aussentemperaturen beeinflusst wird, und wie etwaige starke Temperaturabnahme zur Nachtzeit auf das Schlüpfen der Jungen einwirkt.

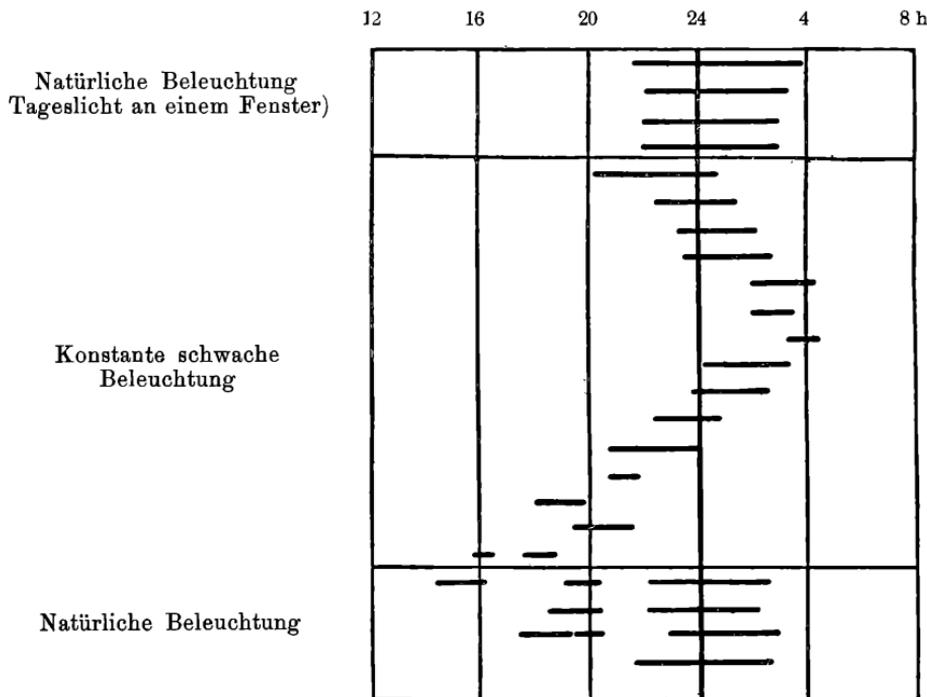
Das zweite Hauptthema meines Vortrags, die Lebenserscheinungen der Vögel in ihrer Verknüpfung mit der Zeit, werde ich nur ganz kurz durch einige Stichproben beleuchten. Die mit dem Wandel der Jahreszeiten verbundenen Erscheinungen lasse ich beiseite, denn hier würde man doch sofort auf das weite Gebiet der Zugforschung hinübergreifen müssen. Ich werde mich auf einige wenige Fragen der Tagesrhythmik beschränken.

Das klassische Beispiel tagesrhythmischer biologischer Erscheinungen ist bekanntlich — ausser dem Schlaf — der tägliche Temperaturgang, der sowohl beim Menschen wie bei den Tieren, u. a. auch bei Vögeln, in Erscheinung tritt. Schon früh ist man dazu übergegangen, die Beweglichkeit von Versuchstieren zu verschiedenen Tageszeiten mit Hilfe von sog. Aktographen zu registrieren, eine Methode, die bekanntlich jetzt bei Versuchen über die Physiologie der Zugescheinung von hervorragender Wichtigkeit ist.

Ausserhalb der Zugzeit findet man fast immer eine sehr typische Aktivitätsverteilung: Aktivitätsmaxima morgens und abends. Es wurde schon von SZYMANSKI (1914) festgestellt, dass Versuchsvögel in gleichmässiger Beleuchtung die alte Aktivitätsrhythmik mehr oder weniger lange Zeit erkennen lassen. Wenn durch künstliche Beleuchtung die dunkle bzw. die helle Zeit gegenüber den natürlichen Beleuchtungsphasen verschoben wird, passen die Tiere indessen bald ihre normale Tagesrhythmik den neuen Verhältnissen an. Wir haben es hier mit zwei Hauptzügen der tagesrhythmischen Erscheinungen zu tun: Die Rhythmik besitzt eine gewisse, mehr oder weniger ausgeprägte Autonomie, die sie verschieden lange aufrecht halten kann; andererseits wird sie aber doch durch den Tageszeitenwechsel, dem sie ohne Zweifel ihren Ursprung verdankt, geregelt. Dafür bietet Diagr. 3 ein hübsches Beispiel: bei konstanter Beleuchtung findet eine allmähliche „Entgleisung“ der Schlafzeit statt. Bei Wiederherstellung des natürlichen Tag-Nachtwechsels stellt sich der Schlaf zur normalen Zeit sofort ein, aber auch die „entgleiste“ Schlafzeitgewohnheit macht sich noch einige Tage geltend.

Eine bestimmte Tagesrhythmik ist auch in vielen Lebensäusserungen der freilebenden Vögel leicht zu beobachten. Am auffallendsten ist die

Variation in der Gesangsintensität. Man kann diese statistisch erfassen, indem man z. B. zählt, wieviel Male ein Buchfink oder die Finken eines beschränkten Gebietes innerhalb einer bestimmten Zeit singen. Wenn der Gesang nicht aus Einzelschlägen besteht, muss man sich mit der Angabe begnügen, wieviele Minuten, sagen wir von einer Viertelstundenperiode, der Vogel singt, oder wieviele der im Beobachtungsraum vorhandenen Männchen während der Einheitszeit gesungen haben. Auch in der Gesangsrythmik besteht bekanntlich bei den meisten

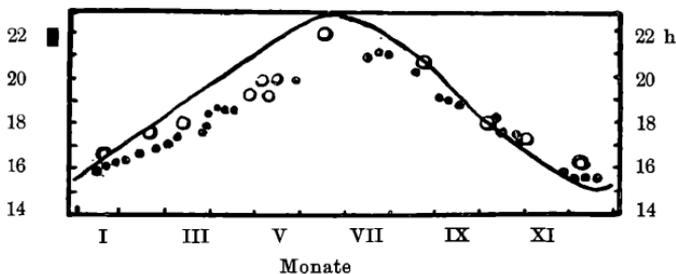


Diagr. 3. Schlafzeiten eines gekäfigten Bergfinken an aufeinanderfolgenden Tagen in natürlicher Beleuchtung (an einem Fenster gegen W, daher die Verlagerung der Schlafzeit gegen den Morgen) sowie während einer Periode mit konstanter, sehr schwacher künstlicher Beleuchtung. Nach noch unveröffentlichten Versuchen.

Singvögeln ein starkes morgendliches und ein schwächeres abendliches Maximum (PALMGREN 1932 b). Es muss indessen hervorgehoben werden, dass sowohl Feldbeobachtungen von mehreren meiner Schüler wie noch unveröffentlichte Aktographenregistrierungen von einer grossen Individualität der tagesrhythmischen Erscheinungen zeugen; andererseits können sich bei demselben Individuum auch ganz unbedeutende Eigenheiten der Tageskurve mit erstaunlicher Regelmässigkeit von Tag zu Tag wiederholen.

Noch unveröffentlichte Untersuchungen von meinem Schüler KLOCKARS haben schön gezeigt, wie auch die Gesangsrythmik eine beträchtliche Autonomie besitzt, wenn sie auch sehr stark durch äussere Einflüsse verändert werden kann. Eine unbedeutend gesteigerte Luftfeuchtigkeit vermag den Gesang zur Zeit der Nachmittagsruhe neu zu beleben, und besonders unnormal trockene Luft und starker Wind können das Abendmaximum ganz auslöschen.

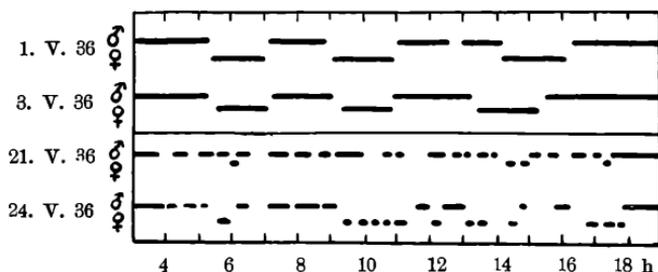
Man hat bis jetzt das Aufwachen und das Zurruhegehen der Vögel fast als eine starre Funktion der Helligkeit aufgefasst, geradezu von Weckhelligkeit der verschiedenen Arten gesprochen. Unzweifelhaft spielt hier doch die Autonomie der Rhythmik sehr stark mit hinein. Das haben Untersuchungen von PYNNÖNEN (1939) ausgezeichnet bestätigt. Er verfolgte das Zurruhegehen des Schwarzspechts und des Grossen Buntspechts im Verlaufe des Jahres und fand folgende Abhängigkeit von der Zeit des Sonnenuntergangs (Diagr. 4): Im Frühling, wenn



Diagr. 4. Zeit des Schlafengehens des Schwarzspechts (●) und des Grossen Buntspechts (○) im Lauf des Jahres. — Zeit des Sonnenuntergangs. (Nach PYNNÖNEN 1939).

die Tage im hohen Norden sehr schnell länger werden, kommt der Vogel nach seiner winterlichen Gewohnheit konstant zu früh zur Uebernachtungshöhle, im Herbst wieder ebenso regelmässig zu spät, mit der Zeit des Sonnenuntergangs verglichen. Auch die Verhältnisse im hohen Norden zeugen davon, dass die „Weckhelligkeit“ keine grössere Bedeutung hat, hier erwachen die Vögel häufig schon vor Mitternacht (PALMGREN 1935). Wie allen bekannt sein dürfte, finden wir ebenso eine ausgesprochene Tagesrhythmik der Bebrütung. Bei den Spechten z. B. brütet nur das Männchen des Nachts; bei einigen Arten verlassen die brütenden Vögel das Nest zum Füttern mit kürzeren, bei anderen mit grösseren Zwischenzeiten (Diagr. 5). Ebenso kann das Füttern der Nestjungen sehr beträchtliche tagesrhythmische Variationen zeigen, wie FRANZ (1937) hervorgehoben hat.

Schliesslich sei noch daran erinnert, dass die Eiablage regelmässig früh morgens stattfindet, wenigstens bei den meisten Arten.



Diagr. 5. Brutrhythmik eines Schwarzspechtpaars (oben) und eines Großen Buntspechtpaars (unten). Nach A. PYNNÖNEN 1939.

Die Forschungen der letzten Jahre haben nun nachgewiesen, dass auch die Tagesrhythmik offenbar von der Hypophyse her geregelt wird, wodurch auch die intime Verknüpfung mit dem Licht leicht verständlich wird. Ueberhaupt hat sich das Interesse der Physiologen für die rhythmische Funktion der verschiedensten inneren Organe stark belebt. Wir können noch nicht die Intensitätsvariation des Gesanges oder anderer solcher Triebhandlungen mit bestimmten zeitlichen Funktionsveränderungen des nervösen und hormonalen Systems genau verknüpfen, von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen; das zu entscheiden muss dem Laboratoriumsversuch überlassen werden. Aber wir dürfen annehmen, dass die von uns leicht zu beobachtenden rhythmischen, nicht nur tagessondern auch jahresrhythmischen Erscheinungen empfindliche Indikatoren für solche innere Prozesse sind, und ihre Untersuchung gewinnt dadurch erheblich an Interesse auch für die auf allgemeinbiologische Fragen eingestellte Forschung. Wir können also die Oekologie gewissermaßen als Feldphysiologie gestalten.

So ist es überhaupt für uns an Freibeobachtungen interessierten Ornithologen eine erfreuliche Erscheinung, dass durch solche Arbeiten die Kluft zwischen der sogenannten „wissenschaftlichen“ Zoologie und der Feldzoologie jetzt weitgehend überbrückt worden ist. Die Korrelation zwischen den Lebensäusserungen der Tiere und ihrer Umwelt ist eine bedeutungsvolle Forschungsaufgabe, die sich nur draussen in der freien Natur vollständig erschliessen lässt.

Schrifttum.

- BERGMANN, G. (1939), Untersuchungen über die Nistvogelfauna in einem Schärengebiet westlich von Helsingfors; Acta Zool. Fennica 23, 1939, S. 1—134.
- BERGHOTH, S. & BRUUN, H. (1939), Bidrag till kännedom om vinterfågelbeståndet i Åbo-traktens skogar; Ornis Fennica 16, 1939, S. 41—45.
- BERNDT, R. (1938), Ueber die Anzahl der Jahresbruten bei Meisen und ihre Abhängigkeit vom Lebensraum, mit Angaben über Gelegestärke und Brutzeit; Deutsche Vogelwelt 63, 1938, S. 140—151, 174—181.
- DARLING, F. F. (1938), Bird flocks and the breeding cycle. A contribution to the study of avian sociality. Cambridge 1938.
- ELTON, CH. (1935), A reconnaissance of woodland bird communities in England and Wales; Journ. Animal Ecol. 4, 1935, S. 127—131.
- FABRICIUS, E. (1937), Några iakttagelser rörande viggens, *Nyroca fuligula* (L.), beromnde av mäsåglarna såsom häckfågel i skärgården; Ornis Fennica 14, 1937, S. 115—125.
- FORBES, S. A. (1907), An ornithological cross-section of Illinois in autumn; Bull. Illinois State Lab., Nat. Hist. Surv. Div. 7, 1907, S. 305—335.
- (1913), The midsummer bird life of Illinois; Ebenda 9, 1913, S. 373—385.
- & GROSS, A. O. (1922), The numbers and local distribution in summer of Illinois birds of the open country; Ebenda 14, 1922, S. 187—218.
- (1923), On the numbers and local distribution of Illinois land bird in winter, spring and fall; Ebenda 14, 1923, S. 397—453.
- FRANZ, J. (1937), Beobachtungen über das Brutleben des Weissrückenspechtes; Beitr. z. Fortpfl. biol. 13, 1937, S. 165—174.
- GLASEWALD, K. (1933), Die Vogelwelt eines fiskalischen Kiefernforstes der Mark Brandenburg; Beitr. zur Naturdenkmalpfl. 15, Heft 3, 1933, S. 137—157.
- VON HAARTMANN, L. (1937), Till kännedom om viggens, *Nyroca fuligula* (L.), häckningspsykologi i skärgården; Ornis Fennica 14, 1937, S. 125—134.
- KALELA, O. (1938), Ueber die regionale Verteilung der Brutvogelfauna im Flussgebiet des Kokemäenjoki; Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo 5, No. 9, 1938, S. 1—291.
- KENDEIGH, S. C. (1934), The role of environment in the life of birds; Ecol. Monographs 4, 1934, S. 299—417.
- KLOCKARS, B. (1936), Försök till kvantitativ undersökning av vinterfågelbeståndet; Ornis Fennica 13, 1936, S. 139—147.
- KRÄTZIG, H. (1939), Untersuchungen zur Siedlungsbiologie waldbewohnender Höhlenbrüter; Orn. Abhandlungen Heft 1 (Beihefte zu „Deutsche Vogelwelt“) 1939, S. 1—96.
- LACK, D. (1933a), Habitat selection in birds, with special reference to the effects of afforestation on the Breckland Avifauna; Journ. Anim. Ecol. 2, 1933, S. 239—262.
- (1933b), Nesting conditions as a factor controlling breeding time in birds; Proc. Zool. Soc. London, 1933, S. 231—237.
- (1937a), A review of bird census work and bird population problems; Ibis, Ser. 14, Bd. 1, 1937, S. 369—395.

- LACK, D. (1937 b), The psychological factor in bird distribution; Brit. Birds 31, 1937/38, S. 130—136.
- LORENZ, K. (1932), Betrachtungen über das Erkennen der artigenen Triebhandlungen der Vögel; J. f. O. 80, 1932, S. 50—98.
- NICE, M. M. (1937), Studies in the life history of the Song Sparrow. I. A population study of the Song Sparrow; Trans. Linn. Soc. New York, 1937, S. 1—247.
- PALMGREN, P. (1930), Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Süd finnlands mit besonderer Berücksichtigung Ålands; Acta Zool. Fennica 7, 1930, S. 1—218.
- (1932 a), Zur nistökologischen Analyse dreier Waldvogelarten, *Fringilla coelebs* L., *Regulus regulus* (L.) und *Carduelis spinus* (L.); Ornis Fennica 9, 1932, S. 33—37.
- (1932 b), Ein Versuch zur Registrierung der Intensitätsvariation des Vogelgesangs im Laufe eines Tages; Ebenda, S. 68—74.
- (1932 c), Der Nistbiotop des Sperbers, *Accipiter n. nisus* (L.), auf den Ålandsinseln; Ebenda, S. 74—78.
- (1932 d), Zur Biologie von *Regulus r. regulus* (L.) und *Parus atricapillus borealis* Selys. Eine vergleichend-ökologische Untersuchung; Acta Zool. Fennica 14, 1932, S. 1—113.
- (1933), Ueber die Leistungsfähigkeit der hinteren Extremitäten bei *Muscicapa s. striata* (Pall.) und *Hippolais icterina* Baldenst., sowie ihre Einwirkung auf die Oekologie dieser Arten; Ornis Fennica 10, 1933, S. 19—27.
- (1933 b), Die Vogelbestände zweier Wäldchen, nebst Bemerkungen über die Brutreviertheorie und zur quantitativen Methodik bei Vogelbestandsaufnahmen; Ebenda, S. 61—94.
- (1935), Ueber den Tagesrhythmus der Vögel im arktischen Sommer; Ebenda 12, 1935, S. 107—121.
- (1936 a), Bemerkungen über die ökologische Bedeutung der biologischen Anatomie des Fusses bei einigen Kleinvogelarten; Ebenda 13, 1936, S. 53—58.
- (1936 b), Ueber den Massenwechsel bei *Regulus r. regulus* (L.); Ebenda, S. 159—164.
- , AHLQVIST, H. & LUTHER, F. (1938), Der Vogelbestand auf dem Grundstück der zoologischen Station Tvärminne; Ebenda 15, 1938, S. 120—124.
- PALMGREN, M. & P. (1939 a), Ueber die Wärmeisolationsekapazität verschiedener Kleinvogelnester; Ebenda 16, 1939, S. 1—6.
- PYNNÖNEN, A. (1939), Beiträge zur Kenntnis der Biologie finnischer Spechte I; Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo 7, Nr. 2, 1939, S. 1—166.
- REINIKAINEN, A. (1937), The irregular migrations of the Crossbill, *Loxia c. curvirostra*, and their relation to the cone-crop of the Conifers; Ornis Fennica 14, 1937, S. 55—69.
- RUBNER, K. (1934), Das natürliche Waldbild Europas; Zeitschr. f. Weltforstwirtschaft 2, 1934, S. 68—155.
- SCHIERMANN, G. (1930), Studien über Siedlungsdichte im Brutgebiet; J. f. O. 78, 1930, S. 137—180.
- (1934), Studien über Siedlungsdichte im Brutgebiet II. Der brandenburgische Kiefernwald; Ebenda 82, 1934, S. 455—486.
- SCHNURBE, O. (1921), Die Vögel der deutschen Kulturlandschaft. Marburg 1921.

- SIIVONEN, L. (1939), Zur Oekologie und Verbreitung der Singdrossel (*Turdus ericetorum philomelos* Brehm); Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fennicae Vanamo 7, Nr. 1, 1939, S. 1—289.
- SIIVONEN, L. & KALELA, O. (1937), Ueber die Veränderungen in der Vogelfauna Finnlands während der letzten Jahrzehnte und die darauf einwirkenden Faktoren. (Vorläufige Mitt.); Acta Soc. pro F. et Fl. Fenn. 60, 1937, S. 606—634.
- SOVERI, J. (1940), Die Vogelfauna von Lammi, ihre regionale Verbreitung und Abhängigkeit von den ökologischen Faktoren; Acta Zool. Fenn. 27, 1940, S. 1—176.
- STEGMANN, B. (1938), Faune de l'URSS. Oiseaux. Vol. 1, Nr. 2. Moscou/Leningrad 1938.
- SUNKEL, W. (1928), Bedeutung optischer Eindrücke der Vögel für die Wahl ihres Aufenthaltsortes; Zeitschr. f. wissensch. Zool. 132, 1928, S. 171—175.
- SZYMANSKI, J. S. (1914), Eine Methode zur Untersuchung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei Tieren; Arch. f. d. ges. Physiol. 158, 1914, S. 343—385.
- VÄLIKANGAS, I. (1937), Qualitative und quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna der isolierten Insel Suusaari (Hogland) im Finnischen Meerbusen. I. Die Landvogelfauna; Ann. Acad. Scient. Fenn., Ser. A, 45, Nr. 5, S. 1—236.
- v. VIETINGHOFF-RIESCH, A. (1932), Vogelschutz und Waldhygiene; Tharandter Forstl. Jahrb. 1932, S. 354—388.
- WOLDA, G. (1923), Akklimatisierung und Deklimatisierung; Genetica 5, 1913, S. 497—526.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1941

Band/Volume: [89 1941](#)

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

Artikel/Article: [Oekologische Probleme der Ornithologie 103-123](#)