© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Oekologische Sippen-, Rassen- und Artunterschiede bei Vögeln.

Von **Erwin Stresemann.**

Vortrag, gehalten auf der 61. Jahresversammlung der D. O. G. am 3. Juli 1943.

Inhalt:

Die „geographische" Definition der Spezies S. 304. — Begriff der oekologischen Sippe S. 306. — Unterscheidung von chorologischer und oekologischer Isolation S. 307. — Entwicklung von Rassen und Arten aus oekologischen Sippen S. 310. — Etappen der oekologischen Isolation S. 313. — Morphologische Merkmale oekologischer Rassen S. 316. — Die oekologische Beharrlichkeit S. 318. — Unterschiede im oekologischen Verhalten als taxonomisches Kriterium S. 320.

Die „geographische" Definition der Spezies.

Die ornithologische Systematik, die ihre Aufgabe nicht allein darin sieht, die körperlichen Unterschiede der Formen möglichst vollständig festzustellen, sondern auch den Verwandtschaftsgrad der letzteren zu ermitteln trachtet, ist mehr und mehr davon abgekommen, ihre Schlussfolgerungen allein auf die Morphologie aufzubauen. Als die Systematiker um die Jahrhundertwende allgemeiner damit begannen, ihre nomenklatorische Terminologie durch Einführung des Begriffes der Subspezies zu verfeinern, sahen sie sich veranlasst, den bisherigen Verwandtschaftskriterien ein weiteres hinzuzufügen: das geographische Moment. Darüber, ob zwei verglichene Formen als Spezies oder als Subspezies auseinandergehalten wurden, entschied hinfort nicht mehr das Maß der morphologischen Unterschiede allein, sondern es wurde nach folgendem Grundsatz verfahren:

Vertreten sich zwei einander ähnliche Formen im Raum, dann wurden sie als Subspezies derselben Spezies betrachtet. Kommen sie aber im gleichen Wohngebiet vor, dann galten sie den Systematikern als vollwertige Spezies. Demgemäss wurden hinfort unsere beiden Baumläufer und unsere beiden Graumeisen als Spezies unterschieden, hingegen Nebel- und Rabenkrähe oder englische und deutsche Schafstelze auf Grund ihrer räumlichen Vikarianz nur subspezifisch getrennt.

Die Befolgung dieses Grundsatzes ist der Uebersichtlichkeit unseres Namengebäudes sehr zustatten gekommen; sie hat es ausserordentlich erleichtert, die Formenfülle zu überblicken und nur wirklich

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Vergleichbares zu vergleichen. Aber es war nicht allein dieser Vorteil, der dem neuen nomenklatorischen Verfahren rasch eine grosse Schar von Anhängern zuführte; hinzu kam nämlich, dass sich eine naturphilosophische Richtung seiner zum Ausdruck grundsätzlicher Anschauungen bediente. KLEINSCHMIDT lehrte, dass es von ihm so genannte Naturarten oder Realgattungen oder Formenkreise gebe, die an ihrer Wurzel nicht zusammenkämen, sondern, eine jede unter ihnen einer eigenen Schöpfungsidee entsprossen, von Anbeginn an ihre selbständige Entwicklung genommen hätten. Nach KLEINSCHMIDT bilden diese Formenkreise Rassen aus, aber keine Rasse trägt in sich den Keim zu einer neuen Naturspezies. Die Aufgabe der „neuen Systematik" bestehe vor allem darin, die wahren Grenzen solcher Naturspezies zu erforschen, deren Rassen man daran erkennen könne, dass sie sich „geographisch ausschliessen" und „einander ersetzen". Die Vorkämpfer der ternären Nomenklatur, an ihrer Spitze ERNST HARTERT, sahen nun in KLEINSCHMIDT, auch ohne sich dessen Naturphilosophie zu eigen zu machen, einen willkommenen Bundesgenossen und tatkräftigen Schrittmacher. Sie taten also so, als glaubten sie an „natürliche Arten", obwohl sie von der Gültigkeit der von KLEINSCHMIDT heftig befehdeten Deszendenz-Theorie völlig überzeugt waren, und freuten sich daran, auf KLEINSCHMIDTS Weise und durch ihn ermutigt die Rassenkreise ständig zu vergrössern. So konnte es gar dahin kommen, dass die Begründung und der Ausbau der „Formenkreislehre" nächst KLEINSCHMIDT auch HARTERT zugeschrieben wurde. (GÖRNITZ 1923, p. 458). Auch meine systematischen Arbeiten aus den Jahren 1913—1928 zeigen deutlich diesen Einfluss. Der praktische Zweck, der mit der Einführung der ternären Nomenklatur ursprünglich angestrebt wurde, nämlich die nächstverwandten vikariierenden Formen als zusammengehörig zu kennzeichnen, ist dadurch schliesslich in vielen Fällen durchaus verfehlt worden, und die grossen Rassenkreise mancher „modernen" ornithologischen Systematiker sind ein ebensolches Sammelsurium von Formen sehr unterschiedlicher Verwandtschaftsgrade geworden, wie es die nur in Spezies gegliederten Gattungen der älteren Systematik waren. Was veranlasst uns z. B., den Girlitz als Subspezies des Kanarienvogels zu bezeichnen, ihn *Serinus canaria serinus* zu nennen? Nichts als die Tatsache, dass beide nicht im gleichen Gebiet leben! Färbung, Zeichnung, Schnabelgestalt, Lockruf, Gesang, Eier usw. beider sind so verschieden, wie es bei zwei guten Arten einer Gattung, d. h. bei entfernten Verwandten, nur sein kann. Und warum hat HARTERT den Azorengimpel *Pyrrhula murina*, der keinen

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

weissen, sondern einen graubraunen Bürzel hat und in beiden Geschlechtern weibchenfarbig ist, als Subspezies zu *P. pyrrhula* gezogen? Gleichfalls nur dem „geographischen Prinzip" und letzten Endes der Formenkreislehre zuliebe!

Im Folgenden soll untersucht werden, inwieweit das „geographische Prinzip" geeignet ist, uns über die Schwierigkeiten hinwegzuhelfen, die dem Erkennen des Verwandtschaftsgrades einander ähnlicher Formen entgegenstehen, und inwieweit ihm lediglich die Bedeutung eines conventionellen Ordnungsprinzipes innewohnt, das wie alle anderen mit gewissen Mängeln behaftet bleiben muss. Wir wollen uns diesmal dabei nur mit solchen Beispielen näher beschäftigten, in denen die Artbildung den Weg über die oekologische Sippenbildung einschlägt oder eingeschlagen hat.

Begriff der oekologischen Sippe.

Auch diejenigen Formen, die in morphologischer Hinsicht über weite Räume hinweg nicht merklich abzuändern scheinen, sind in Wirklichkeit aus einer Vielzahl von Populationen mit (geringen) Besonderheiten zusammengesetzt. Wer sich bei der Rassenunterscheidung nicht an die Gefiederfärbung oder die Flügellänge hält, sondern an Eifärbung oder Stimme oder Standort und Konstruktion des Nestes usw., wird nicht selten zu einer anderen Unterteilung der Art kommen als der Balgsystematiker. Nur weil dessen Beweismaterial der Nachprüfung besonders leicht zugänglich ist, und weil morphologische Unterschiede meist eine genotypische Grundlage haben, sog. „biologische" aber vielfach nicht, wird ihm allein das Recht zugestanden darüber zu entscheiden, ob eine irgendwie unterschiedene Population benannt zu werden verdient.

Wir wollen hier gleich zwei in den folgenden Darlegungen oft wiederkehrende Begriffe festlegen, deren Trennung nur für die nomenklatorische Praxis, nicht aber für die phylogenetische Theorie von Belang ist. Durch gemeinsamen Besitz biologischer oder physiologischer Eigenarten charakterisierte Populationen nenne ich dann, wenn sie morphologisch nicht oder nicht deutlich gekennzeichnet sind, Sippen. Dieser Ausdruck ist gleichbedeutend mit Noll's Bezeichnung „Stammesgenossenschaften". — Unter Rasse verstehe ich die geographische Rasse oder Subspezies der Systematiker, gekennzeichnet durch deutliche morphologische Merkmale und daher eines eigenen Namens (des Subspezies-Namens) teilhaftig. Viele, aber durchaus nicht alle Arten, lassen sich in Rassen gliedern; wohl alle Grosspopulationen (Arten

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

bezw. Rassen) sind in viele Sippen zerfallen. Die Sippen bilden jene Keime, aus denen die Entwicklung schliesslich neue Arten werden lassen kann. Das hat unter den Ornithologen als einer der ersten H. NOLL (1934) klar ausgesprochen, wenn er sagte, „dass die Annahme der Aufspaltung der Vogelbevölkerung eines Landes in Stämme, besser in die kleinen Einheiten der Stammesgenossenschaften, uns Wege weisen kann für die grösseren, schwierigeren Probleme der Artbildung".

Es ist daher eine lohnende Aufgabe des Feldornithologen, den Sippenunterschieden, die sich im Verhalten äussern, möglichst genau nachzugehen, wie das ja auch schon in ständig zunehmendem Maße geschieht. NOLL hat hierzu bemerkt: „Je gegliederter ein Land ist nach Bodengestalt, Nährräumen usw., und je verschiedener es ist nach Höhenlage und hydrographischen Verhältnissen, umso stärker werden diese Neigungen zur Auflösung der Gesamtbevölkerung in Stämme auftreten. Wo aber grosse gleichförmige Ländereien sind (z. B. norddeutsche Tiefebene, Marschen usw.), da wird auch diese Stammesgenossenschaft grösser sein und die Gleichartigkeit der Vögel untereinander ausgeprägter und stärker".

Unterscheidung von chorologischer und oekologischer Isolation.

Für das Erhaltenbleiben von Sondereigenschaften der einzelnen Populationen ist es erforderlich, dass sie sich von anderen Populationen mehr oder weniger vollkommen absetzen und eigene Paarungsgemeinschaften bilden. Diese Sonderung ist bei Vögeln so gut wie immer eine räumliche; Populationen vertreten sich somit bei ihnen nahezu stets geographisch [1]). Die geographische Isolation kann unterteilt werden in die chorologische und die oekologische Isolation.

Mit dem neuen Ausdruck chorologische Isolation wollen wir den unhandlichen Terminus „territorial-geographische Isolation" ersetzen. Diese besteht nach BAUER & TIMOFÉEFF (1943, p. 391) darin, „dass durch ungleichmäßige Verteilung der Individuen, durch Zerrissenheit des Verbreitungsareals oder durch schwer überwindbare Hindernisse innerhalb des Areals, einzelne Teile der Artpopulationen rein mechanisch in gewissem Grade oder vollkommen an einer Vermischung verhindert werden".

1) Die einzige mir bekannte Ausnahme bilden die „Wirtsrassen" einiger parasitärer Kuckucke, zu denen auch *Cuculus canorus* gehört. Welche Isolationsmechanismen dazu dienen, die Panmixie zwischen den Wirtsrassen zu verhindern, ist noch durchaus ungeklärt.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Die oekologische Isolation hingegen hat zur Voraussetzung, dass Individuengruppen in Biotopen sich festgesetzt haben, die von ihresgleichen bisher gemieden wurden, und dabei oekologisch sich umgestellt haben. Es sind dann also nicht mehr rein mechanische Ursachen, die der Panmixie zwischen den Isolaten entgegenstehen, sondern obendrein noch, oder gar ausschließlich, biologische Ursachen.

Die oekologische Sippenbildung führt dazu, dass aus einer ursprünglich stenoeken Form eine zunehmend euryoeke wird, und PEITZMEIER (1942, p. 319) hat an diese Ueberlegung die wahrscheinlich positiv zu beantwortende Frage geknüpft, „ob die Euryoekie mancher Arten nicht auf einem Nebeneinander verschiedener Populationen mit eigener individueller Stenoekie beruht." Als Beispiel führt er an, dass der Heuschreckensänger (*Locustella naevia*) in Westfalen drei oekologische Gruppen (Flachmoor, Nadelholzschonung, Trockenhänge) bildet, die „sich fast wie geographische Rassen ausschliessen". Beispiele solcher Art wird der aufmerksame Feldornithologe aus jeder Gegend nennen können. Wäre die Plastizität der oekologischen Ansprüche, also die Fähigkeit, auf neue milieubedingte Situationen zweckmässig zu reagieren, bei Vogelarten allgemein gering, dann gäbe es keine weit verbreiteten Formen.

Längerer Fortbestand der oekologischen Isolation wird in der Regel dazu führen, dass die so abgesonderte Sippe genotypische Veränderungen erfährt, sei es, weil im neuen Milieu die Selektion andere konstitutionelle Typen begünstigst bezw. ausmerzt als im bisherigen, sei es, weil neue Mutationen im „Oekoisolat" (PROMPTOV 1934) aufgetreten sind, an denen die Selektion angreifen kann. In der Regel aber bilden dabei — darin wird man PROMPTOV zustimmen dürfen — „die Oekoisolate das Anfangstadium der Isolation, und erst über sie geht die Isolation mit der Zeit ins Stadium genetischer Absonderung der Population über. (Stadium der Oekogenotypen.)"

Ich beschränke ausdrücklich den Begriff der oekologischen Rasse nicht auf die wenigen Fälle, in denen zwei (oder mehr) Rassen „bei gleichem geographischen Areal im speziellen Biotop getrennt sind" (RENSCH 1943), sondern wende ihn ganz allgemein beim Vorliegen oekologischer Vikarianz an, denn es erscheint für die Merkmalausbildung nicht wesentlich, ob die neu eroberten Biotope innerhalb oder ausserhalb der Verbreitungsgrenzen der Ausgangspopulation lagen. Obendrein lässt es sich ja vielfach nicht entscheiden, ob die Wohngebiete der verglichenen Formen von Anfang an ihre 'gegenwärtige Lage hatten, oder ob sie sich später zueinander verschoben haben.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Die Mehrzahl der „geographischen Rassen" ist sowohl chorologisch als auch oekologisch isoliert. Es kommen jedoch beide Typen der Isolation auch für sich allein vor. Beispiel für den ersten: die britische Rasse der Schafstelze, für den zweiten: die nordafrikanischen Rassen der Haubenlerche (s. S. 311). Wenn eine räumliche Schranke wieder fällt, tritt im Grenzgebiet Panmixie ein, sofern es sich um chorologisch isolierte Sippen oder Rassen gehandelt hat. (Beispiele: Raben- und Nebelkrähe, östlicher und westlicher Kleiber in einem von Ostpreussen bis Südrussland verlaufenden Streifen); waren dagegen zwei Populationen bisher nicht nur chorologisch, sondern auch oekologisch isoliert, dann tritt nun die oekologische Isolation in Erscheinung und verzögert die Anfänge einer Panmixie, sofern sie sie nicht sogar ganz verhindert. (Beispiele: Nordische und Mitteleuropäische Schafstelze in manchen Gebieten Schwedens[1]); Gelbfüssige und Rosafüssige Silbermöwe in Nordfinnland; *Calandrella rufescens heinei* und *leucophaea* in Nordost-Turkestan[2]); siehe auch DEMENTIEV 1939).

Mit welch verwickelten Verhältnissen sich das Ordnungsbedürfnis des Systematikers bisweilen abmühen muss, wenn die kombinierte chorologisch-oekologische Isolation zweier Populationen wieder aufgehoben wird, sei an folgendem Beispiel gezeigt. Der Weidensperling, *Passer hispaniolensis*, und der Haussperling, *Passer domesticus*, sind ohne jeden Zweifel auf eine gemeinsame Stammform zurückzuführen, die unter der Mitwirkung von chorologischer Isolation in zwei Rassen zerfallen war. Der Weidensperling ist ursprünglich alleiniger Bewohner der ans Mittelmeer angrenzenden Länder und seiner Inseln gewesen. Später ist die chorologische Schranke zwischen ihnen gefallen, denn zugleich mit dem Getreidebau ist der Haussperling tief in das Weidensperling-Gebiet eingedrungen, und die Panmixie zwischen beiden wäre nicht aufzuhalten gewesen, wenn sich nicht während der räumlichen Trennung zu den morphologischen auch noch oekologische Unterschiede herausgebildet hätten. Diese oekologischen Unterschiede sind indessen nicht durchgängige oder doch wenigstens nicht tief verwurzelte, sondern sie sind nur bei einzelnen Sippen deutlich ausgeprägt. Es gibt beim Weidensperling Sippen, die nur in Wäldchen und im Gebüsch an Flussufern leben und dort Nesterkolonien in den Zweigen errichten, z .B. in Kleinasien, Macedonien, Dalmatien, Spanien. Diese Sippen halten sich von der Vermischung mit ihrem später ein-

1) LÖNNBERG, J. f. Orn. 1929, Hartert-Festschr.

2) STACHANOW & SPANGENBERG 1934.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

gewanderten nahen Vetter, dem Haussperling, rein. Andere Sippen dagegen haben ganz das Verhalten unseres Haussperlings angenommen, z. B. auf Sardinien, wo der Weidensperling genau so wie anderwärts der Haussperling sich auch in den Dörfern und Städten aufhält und sein Nest unter den Dächern baut (Giglioli, Avif. Ital., Primo Resoc. II, 1890, p. 611). Trifft der Haussperling bei seinem Vordringen auf eine solche Sippe, dann entsteht eine Bastardrasse, wie sie z. B. ganz Italien, Sizilien, Kreta, die meisten ägäischen Inseln und einen Teil Nordafrikas bevölkert (Meise 1936).

Entwicklung von Rassen und Arten aus oekologischen Sippen.

Selbst nach langem Bestehen der oekologischen Umstellung einer Population ist ihr Aussehen mitunter unverändert geblieben. Der Alpen-Leinfink (*Carduelis flammea cabaret*) zerfällt in zwei Sippen. Die eine wohnt (als Eiszeitrelikt) an der oberen Nadelholzgrenze der Alpen, von etwa 1600 m an aufwärts, die andere, morphologisch nicht unterscheidbare (obwohl vermutlich schon seit dem Ausgang der letzten Eiszeit isolierte) dagegen nistet in England in grossen Gärten, Obstplantagen und Birkenwäldern.

Sehr viele Beispiele zeigen uns aber, dass die oekologische Umstellung einzelner Sippen von morphologischer Umprägung gefolgt werden kann.

Besonders auffällig ist diese Umprägung bei den oekologischen Rassen mancher Lerchenarten. Bodenvögel, wie die Lerchen es sind, lieben es vielfach, auf einem ganz spezifischen Untergrund zu laufen. Sie machen nicht nur die Unterscheidung felsig oder sandig (*Galerida theklae* vielerorts nur auf grobem, besonders felsigem Untergrund, *Galerida cristata* dagegen auf sandigem oder weichem [1]), sondern auch grobkörnig oder feinkörnig (in Chines. Turkestan *Podoces hendersoni* nur in der Kieswüste, *Podoces biddulphi* nur in der Sandwüste, nach Ludlow & Kinnear, Ibis 1933, p. 447). Ja, es werden von manchen Lerchen sogar noch feinere Qualitätsunterschiede des Bodens genauestens beachtet. Ueber seine Beobachtungen in Südwestafrika berichtet Niethammer (1940): „*Mirafra sabota hoeschi* hielt sich nur auf dem dunklen Boden auf, obwohl nur wenige 100 m von ihren Revieren das rote Sandfeld begann, und umgekehrt traf ich *Mirafra africanoides* auf rotem Sand bis hart an die Grenze, aber niemals auf dem dunklen Boden, der

1) Vergl. Meinertzhagen, Birds of Egypt, 1930, p. 145; Rothschild & Hartert, 1912, p. 488—496.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

allein von *Mirafra sabota hoeschi* bewohnt wurde. Aehnlich lagen die Verhältnisse auf der Farm Spatzenfeld, nur dass hier an das rote Sandfeld helle Kalkpfannen grenzen, auf denen *Spizocorys starki* heimisch war. Ich unternahm nun den Versuch, kleine Trupps von *Spizocorys starki* auf das rote Sandfeld zu treiben. Vergeblich — sie schwenkten vor Beginn des roten Bodens ab und flogen unbeirrt, als ob sie es wüssten, auf den ihnen gemässen hellen Kalkboden zurück". Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass die Entscheidung bei solcher Wahl primär nicht durch die Färbung des Bodens bestimmt wurde, sondern durch dessen vom Tastsinn wahrgenommene mechanische Qualitäten — ob hart oder weich, grobkörnig oder feinkörnig. Ursprünglich mag also die Sonderfärbung des adäquaten Untergrundes als ein Lockmittel gewirkt haben, vergleichbar den Blüten- und Fruchtfarben, die gewissen Tieren die Nahrungsquelle signalisieren; aber das jetzige Verhalten schutzfarbiger Lerchen lässt sich schwerlich mit der Annahme erklären, dass sie immer wieder durch „Versuch und Irrtum", also durch Selbstdressur, zur Kenntnis des ihnen gemässen Untergrundes gelangen. Vielmehr muss angenommen werden, dass ihr angeborenes Schema nur noch auf diesen und keinen andersfarbigen Boden anspricht, infolge einer durch Selektion bewirkten Einengung des Schemas, mit der die ebenfalls durch Selektion herbeigeführte Farbanpassung des Gefieders an den Biotop einherging. So ist wohl zu erklären, dass manche Lerchenarten in geologisch wechselvollem Gelände zur Bildung von oekologischen Rassen neigen, die sich zuweilen mit einem sehr kleinen Areal zufrieden geben müssen oder, bei räumlich getrennter Wiederkehr gleicher Bedingungen, an mehreren Stellen in das Areal einer anderen Rasse eingesprengt sind. Aus Nordafrika haben viele Rassen von *Galerida cristata* und *Galerida theklae* beschrieben werden können.[1] Am sorgfältigsten untersucht wurden die 3 Rassen unserer Haubenlerche, *Galerida cristata*, die sich in den Raum von Unterägypten teilen (MOREAU 1930). Im zentralen Nildelta, dessen alluvialer feuchter Boden am dunkelsten ist, lebt die weitaus dunkelste Rasse *Galerida c. nigricans*; zu beiden Seiten, im Gebiet des trockenen, düster schwärzlichgrauen, vom Flugsand etwas aufgehellten Alluvium des Nils wird der Wohnraum von *nigricans* eingefasst von demjenigen der düsteren, aber im Vergleich zu *nigricans* weit helleren Rasse *maculata*, der sich als

1) Ueber die Beziehungen der Merkmale dieser Rassen zur Bodenfärbung vergl.: KLEINSCHMIDT, Falco 1905, 1907, 1912; ROTHSCHILD & HARTERT, 1912; HARTERT, Bull. Brit. Orn. Club XXXV, p. 132—133 (1915); TICEHURST & WHISTLER, Ibis 1938, p. 728—731, sowie vor allem: BANNERMAN, Ibis 1927, Suppl., p. 77—99

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

2 schmale Streifen erstreckt. Auf dem sand- oder lehmfarbenen Boden des unbewässerten Streifens, der sich längs der Nordküste von Aegypten hinzieht, lebt die sehr helle, sandfarbene Rasse *brachyura*. Jede dieser drei Rassen hält sich genau an den Untergrund, mit dem ihre Färbung harmoniert.

Wie bei den Lerchen der Untergrund, auf dem sie sich fortbewegen, so ist bei den Kreuzschnäbeln (*Loxia*) die Nahrung zu dem Faktor geworden, der die Differenzierung der Rassen herbeigeführt und ihr Aussehen bestimmt hat. Die Gattung *Loxia* besteht aus Formen, deren Schnabel ein Spezialwerkzeug zum Aufbrechen der Schuppen von Koniferenzapfen bildet (Stresemann 1934, p. 440 und Figur 451). Bei ihrer geographischen Ausbreitung über die ganze paläarktische Region und über Nordamerika bis nach Guatemala haben sich die Kreuzschnäbel nicht an die Verbreitung einer speziellen Koniferenart halten können, sondern sich örtlich umstellen müssen. Als Spezialistin für die Zapfen der Schwarzkiefer bildete sich in einem kleinen Gebiet von Nordwesteuropa die sehr starkschnäblige *Loxia pytyopsittacus* aus; *Loxia curvirostra curvirostra* dagegen besitzt in ihrem schlankeren Schnabel ein Universalwerkzeug, sie hält sich möglichst an Fichte (*Picea*) und Tanne (*Abies*), vermag aber auch mit den Zapfen der Kiefer (*Pinus*) fertig zu werden, was die feinschnäblige *Loxia c. altaiensis*, die in monotonen Fichtenwäldern des Altai haust, wohl nicht mehr zu Wege bringt. Wo das Fehlen der Fichte im Mittelmeergebiet dazu zwang, sich ausschliesslich Kiefernarten zuzuwenden (wie in Nordwestafrika, auf den Balearen und Cypern: *Pinus halepensis*, auf Corsika: *P. pinaster* und *P. laricio corsicana*), ist der Schnabel von *Loxia curvirostra* gedrungener geworden, ohne freilich den kräftigen Bau des *pytyopsittacus*-Schnabels zu erreichen (Stresemann 1934; Kirikov 1940).

Den Anstoss zur Rassenbildung gab bei den Kreuzschnäbeln genau wie bei den Haubenlerchen die oekologische Isolation. und so wie auf dieser Grundlage schliesslich zwei Arten von Haubenlerchen entstanden sind, nämlich die ursprünglich felsliebende *Galerida theklae* und die weicherem Boden zugewandte *Galerida cristata*, die beide in Spanien und Nordwestafrika dicht und mancherorts sogar im gleichen Biotop beisammen leben, ohne sich umeinander zu kümmern, so verhalten sich auch die spezialisierten Kreuzschnabelformen teilweise zueinander wie Arten. Der Kiefernkreuzschnabel verbastardiert sich in Freiheit nicht mit dem Fichtenkreuzschnabel, obgleich beide oft nahe nebeneinander brüten, wie in Estland, wo *Loxia pytyopsittacus* auf der

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Insel Oesel, *Loxia curvirostra* in den Festlandswaldungen beheimatet ist. Obendrein gibt es noch lokale Rassen, von denen man nicht mit Sicherheit angeben kann, welcher dieser beiden „Arten" sie näherstehen. Der schottische Kreuzschnabel (*Loxia scotica*) z. B. ist nur so gross wie *Loxia curvirostra*, hat aber fast den klobigen Schnabel von *Loxia pytyopsittacus* und ist sichtlich für Kiefernzapfen spezialisiert. Die Systematiker scheuen sich begreiflicherweise, ihm Speziesrang einzuräumen, und erklären ihn je nach Gutdünken für einen dickschnäbligen Fichtenkreuzschnabel oder für einen kleinen Kiefernkreuzschnabel[1]).

Etappen der oekologischen Isolation.

Die oekologische Umstellung einer Population oder von Teilen derselben kann zweierlei Ursachen haben:

1.) Es geht ihr die chorologische Isolation voraus. Eigenschaften des abgesonderten Milieus, die sich erst nach seiner Besiedeluug herausgebildet haben, nötigen dann zum Aufgeben des ursprünglichen oekologischen Verhaltens (Beispiel: *Acanthis linaria cabaret* in England).

2.) Sie ist die unmittelbare Folge des Bevölkerungsdruckes, unter dessen Zwang einzelne Paare oder ganze Gruppen jugendlicher (und daher zur Kolonisation neuer Räume besonders geeigneter) Individuen den Versuch machen, sich in einer nicht artgemäßen Umwelt anzusiedeln. Sekundär kann sich dann die chorologische Isolation solcher Oeko-Isolate herausbilden (Beispiel: Die Rassen von *Loxia curvirostra*, KIRIKOV 1940).

Im zweiten Falle scheint das Eindringen in neue Biotope in der Regel auf dem Weg des geringsten biocoenotischen Widerstandes zu erfolgen. Die Kolonisten lösen sich also vom bisherigen oekologischen Milieu in möglichst ungefährdeten und sozusagen bequemen Schritten.

---

1) Der Fall der Kreuzschnäbel steht unter den Vögeln in seiner Art gewiss nicht einzig da. Bei den afrikanischen Webervögeln der Gattung *Pyrenestes* bewohnen die kleinschnäbligsten (und zugleich kleinsten) Rassen, mit einer Mandibelweite bis zu 14,5 mm, die Regenwaldgebiete. Im Halbring wird diese Zone umschlossen von grossschnäbligen Rassen (Mandibelweite über 17,5 mm), deren Biotop die offenen Savannen bilden. Eingeschaltet zwischen beide ist ein Gürtel intermediärer Formen (Mandibelweite 14,5 bis 17,4 mm). In diesem Fall hat CHAPIN (1924) die Vermutung geäussert, dass eine Wechselbeziehung besteht zwischen der Grösse des Schnabels und den örtlich bevorzugten Samenkörnern (in der Grassteppe: Spezialisierung von *Pyrenestes* auf bestimmte harte Samen von Riedgräsern).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Folgendes Beispiel möge das zeigen. *Passer montanus*, *Passer rutilans*, *Parus major*, *Corvus macrorhynchos*, *Lanius schach* kommen in (meist zwergigen) Rassen sämtlich im tropischen und subtropischen Gebiet von Sikkim und Westchina vor und treten in anderen, meist viel grösseren Rassen in der oberen Waldzone von Sikkim bezw. auf dem unbewaldeten tibetischen Hochplateau wieder auf. Eine breite Zwischenzone am Steilhang des Himalaya ist, wie die Forschungen von Ernst Schäfer erwiesen haben, von diesen Arten unbesiedelt geblieben Wenn sich nämlich Tieflandformen mit der Zeit bis in die oberen Regionen der Gebirge ausbreiten, dann dienen dazu die sanftesten Gebirgsabdachungen, nicht etwa die steilen Hänge, an denen die Klima- und Vegetationszonen in dichter Folge übereinander gestaffelt sind. In unserem Falle sind *Passer rutilans* und *Lanius schach* vom westlichen Himalaya her, wohl dem Industal aufwärts folgend, allmählich auf das Hochplateau gelangt, *Passer montanus* und *Parus major* dagegen sind aus Westchina emporgestiegen und haben dabei offenbar das langgestreckte Tal des oberen Jangtsekiang als Einfallpforte benutzt, in möglichst gutem Einklang mit den ursprünglichen oekologischen Ansprüchen dieser Formen.

Aehnlich liegen die Dinge bei der Weidenmeise (*Parus atricapillus*) im Alpengebiet. Die grosse Alpenrasse (*montanus*) geht lediglich im Gebiet der oberbayrischen Alpen allmählich in die Niederungsrasse (*salicarius*) über; anderwärts, nämlich in der Schweiz und in den französischen Westalpen, sind die alpine (*montanus*) und die Tieflandrasse (dort *rhenanus* bezw. *subrhenanus*) oekologisch und morphologisch scharf voneinander abgesetzt.[1]) Der Aufstieg aus der Niederung bis zur oberen Waldregion der Alpen und die nachfolgende Ausbreitung der dort entstandenen oekologischen Rasse lässt sich also hier noch deutlich verfolgen. Manchmal ist es nicht mehr so. Die Zwischenpopulationen sind ausgestorben, und man hat es nun mit zwei deutlich unterschiedenen Formen zu tun, die vertikal vikariieren und nirgendwo weder morphologisch noch räumlich miteinander im Zusammenhang stehen. Bei längerer Dauer der Isolation häufen sich die Verschiedenheiten dermaßen, dass es sich empfiehlt, die Vikarianten als Spezies zu unterscheiden. Beispiele sind in Central-Asien *Gyps fulvus* und *Gyps himalayensis*; in Neu Guinea *Peltops blainvillei* und *Peltops montanus*,

1) Tandisque en Bavière on passe de *salicarius* à *montanus* par une gradation continuère, dans la region de Lucerne deux rasses bien distincts, l'une de plaine et l'autre alpestre, donnent, là ou elles se rencontrent, des produits bastards très hétérogènes. (H. Jouard, Schweiz. Arch. f. Orn., I, 12, 1941, p. 532).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Syma torotoro und *Syma megarhyncha*, *Ptiloprora g. guisei* und *Ptiloprora g. perstriata*; in den Anden *Buteo polyosoma* und *Buteo poecilochrous*.

Es führt dies zu der Frage, wie das Aussterben theoretisch zu erwartender Zwischenformen in solchen Fällen wohl zu erklären sei. Darauf hat neuerdings HUXLEY (1938, 1939b) unter Berufung auf TIMOFÉEFF's Untersuchungen an *Drosophila* und Käferrassen zu antworten getrachtet, indem er folgendes auseinandersetzte. Bei optimaler Einpassung des Organismus in sein oekologisches Milieu bilden die Gene eine Gesamtheit, deren Teile genau aufeinander abgestimmt sind. Aenderungen des Milieus führen zu einer Herabsetzung des Vitalitätswertes dieser Genkombination; andere Genkombinationen rücken an ihre Stelle. Um die Einpassung in die neue Umwelt herzustellen, genügt nämlich durchaus nicht immer die Auslese einer speziellen Mutation, denn „die relative Vitalität einer bestimmten Mutation kann durch Kombination mit anderen bestimmten Mutationen bezw. das Hineinkreuzen in verschiedene Genotypen geändert werden" (BAUER & TIMOFÉEFF 1943). Bei der Bevorzugung einer Mutation wird also oft eine ganze Gruppe anderer Gene mitselektioniert. Die ungünstigen intermediären Konstellationen werden dann von der Selektion ausgemerzt. Daher kann die Ausbreitung einer Rasse in ein neues oekologisches Milieu vielleicht auch ohne die Mitwirkung chorologischer Isolation dazu führen, dass diese Rasse an einer „Bruchstelle" in zwei Rassen zerfällt, und dass die schmale Uebergangszone, in der beide noch räumlich miteinander zusammenhängen, sich nicht verbreitert, weil sie bevölkert wird von ständig neu erzeugten Trägern intermediärer Kombinationen, deren relative Vitalität gering ist. Dieser Zustand müsste sich ebenso auswirken wie eine vollkommene chorologische Isolation, könnte also zu fortschreitend divergenter Entwicklung der Isolate und schliesslich zu dem Zustand führen, in dem ihre erfolgreiche Kreuzung (im Grenzgebiet) nicht mehr möglich ist. Oekologische Isolation hätte in solchen Fällen die Vorbedingung für genetische Isolation geschaffen. — Es ist freilich noch zweifelhaft, ob die Artbildung bei Vögeln diesen Weg je beschritten hat. Die Mehrzahl der Autoren (so auch MAYR 1940) sucht das Bestehen schmaler Uebergangszonen zwischen zwei in sich wenig variablen und weitverbreiteten Rassen, und ebenso auch das übergangslose Nebeneinander zweier sehr ähnlicher Arten, mit der Annahme vorausgegangener chorologischer Trennung zu erklären. Die Frage wird vielleicht durch Untersuchungen im Kontaktgebiet gewisser afrikanischer Lerchenrassen ihrer Lösung näher gebracht werden können.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Zur Stütze seiner Theorie führt Huxley noch folgendes an: In vielen Fällen hält die Progression von Merkmalen, die ganz offenbar der Selektion durch oekologische (insbesondere klimatische) Faktoren unterliegen, nicht gleichen Schritt mit der gleitenden Progression dieser Faktoren, sondern sie begleitet sie sozusagen in Sprüngen. Man kann in solchen Fällen die Progression der Aussenfaktoren mit dem gleichmäßigen Anstieg auf einer schiefen Ebene, die Progression der Merkmale dagegen, die zur oekologischen Rassenbildung führt, mit der Vorwärtsbewegung auf einer breitstufigen Treppe vergleichen. Daraus folgert Huxley, dass die für jede dieser oekologischen Rassen bezeichnende Gen-Konstellation sich innerhalb eines ziemlich weiten oekologischen Spielraumes günstig auswirkt, und dass erst bei Ueberschreitung der Grenze des Tragbaren eine neue Gen-Kombination zur herrschenden wird, so, wie wenn eine breite Platte bei allzu starker Biegung bricht. Beispiele zu nennen hat Huxley leider unterlassen und so der Kritik, die solche Beispiele vielleicht in anderem Sinn gedeutet hätte, keine Angriffspunkte geboten.

Die Untersuchung der geographischen Variabilität der Vögel zeigt folgendes:

Die Progression des klimatisch beeinflussten Merkmals „Körpergrösse" ist bei Vögeln manchmal eine ganz allmähliche, wofür E. Mayr aus dem Gebirge von Neu-Guinea gute Beispiele nennt. Andererseits lassen sich auch Rassensprünge in Bezug auf Körpergrösse in nicht wenigen Fällen feststellen. Solche sind z. B. bekannt geworden aus den Gebirgen von Westchina (*Riparia riparia*, *Saxicola torquata*, *Passer montanus*), wozu noch einige von Mayr zusammengestellte Fälle aus Neu-Guinea kommen. Angesichts der verwickelten Besiedlungsgeschichte dieser zerklüfteten Gebirge gebe ich der Annahme, dass solche Rassenabstände sich im Verlauf chorologischer Isolation entwickelt haben, den Vorzug vor der von Huxley angeregten Deutung, ohne damit schon ein abschliessendes Urteil fällen zu wollen.

Die morphologischen Merkmale oekologischer Rassen.

Wir haben uns oben veranlasst gesehen, zwei Typen der räumlichen Isolation zu unterscheiden: die chorologische und die oekologische Isolation. Zwei Populationen, die sich chorologisch vertreten, leben unter praktisch gleichen Umweltbedingungen, etwa in zwei Waldinseln eines Steppenlandes oder auf zwei Atollen einer Inselgruppe oder (wie die Salanganen, *Collocalia*) in zwei Felshöhlen. Oekologische

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Vertretung dagegen liegt immer dann vor, wenn die Besiedlung des neuen Raumes eine oekologische Umstellung erforderlich gemacht hat.

Im folgenden wollen wir Populationen, die nicht unter praktisch gleichen klimatischen Einwirkungen stehen oder nicht in praktisch gleichen Biotopen leben, unter dem Gesichtspunkt ihrer oekologischen Vikarianz betrachten, auch dann, wenn sie obendrein chorologisch getrennt sind. Es zeigt sich dabei folgendes:

Bei rein chorologischer Vertretung ist die Merkmalsbildung ungerichtet, nicht adaptiv und bleibt dem Zufall überlassen.[1])

Bei oekologischer Vertretung wird die Einwirkung auslesender und ausmerzender Umweltseinflüsse deutlich, denn die Selektion steuert darauf hin, die Umsiedler in die neue Umwelt physiologisch und morphologisch einzupassen. Diese Umbildungen wirken sich teils unmittelbar, teils mittelbar auf die äussere Erscheinung aus und verlaufen nach Regeln, die für die Vögel ziemlich allgemeine Gültigkeit haben.[2]) Daneben können freilich auch hier wie bei allen Isolaten physiologisch-oekologisch bedeutungslose Mutationen ihre die ganze Population umprägende Wirkung entfalten.

Die Zeit, die bis zur Herausbildung einer gut kenntlichen oekologischen Rasse verstreicht, wird wesentlich von der Grösse der isolierten Population und ihrer Mutabilität sowie davon abhängen, an welchen Merkmalen die Selektion angreift. Daraus, dass das sehr dunkle Alluvium des Nildeltas nach geologischem Urteil erst vor etwa 10000 Jahren abgelagert ist, folgert MOREAU (1930) gewiss mit Recht, dass die diesem Boden so verblüffend gut angepasste Haubenlerche *Galerida cristata nigricans* ihre rassischen Kennzeichen im Laufe von 10000 Jahren erworben hat. Für die sandfarbene *Galerida cristata brachyura* des ägyptischen Küstenstreifens müssen nach MOREAU 5000 Jahre genügt haben, weil den post-glacialen Anhäufungen von Triebsand dort seitens der Geologen kein höheres Alter zugestanden

1) Einige Fälle g e r i c h t e t e r Merkmalsbildung bei chorologischer Vertretung nennt MAYR (1940), unter denen *Paradisaea apoda* in Neuguinea das auffälligste Beispiel abgibt.

2) Anpassung der Gefiederfärbung an die Umwelt, z. B. die Bodenfärbung bei Erdvögeln, Aufhellung des Gefieders in den Polarzonen, Verdunkelung des Gefieders unter dem Einfluss feuchteren, seine Aufhellung unter dem Einfluss trockeneren bezw. kälteren Klimas nach den von GÖRNITZ (1923) formulierten Regeln, Zunahme der Körpergrösse mit zunehmender geographischer Breite (BERGMANNsche Regel), Zunahme der Flügellänge mit steigender absoluter Höhe (teils in physiologischer Anpassung der Körpergrösse an die sinkende Aussentemperatur, teils als Anpassung an die verminderte Tragfähigkeit der Luft) usw.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

wird. Es kann uns nach diesen gut fundierten Zeitschätzungen nicht wunder nehmen, dass es in Nordafrika so viele lokale Lerchenrassen gibt.

Die Wirkung der Selektion tritt offenbar dort besonders stark und rasch in Erscheinung, wo sie zur Schutzfärbung führt. In jenen Fällen, in denen die Selektion auf die physiologische Einpassung hinarbeitet, mag sie ihr Ziel ebenso schnell erreichen, ohne dass sich dies im Phaenotypus bemerkbar macht. Die nördlichsten Populationen unseres Buchfinken, *Fringilla c. coelebs*, in Finnland bis zu 68 Grad N brütend, sind höchstwahrscheinlich von jenen genotypisch verschieden, die an den südlichsten Grenzen des Rassenareals, etwa auf Sizilien oder Griechenland, ihr Nest bauen, ohne dass die äussere Erscheinung dadurch beeinflusst wird. — Die Entwicklung der Phaeomelanine des Gefieders ist ein empfindlicher Indikator der Luftfeuchtigkeit und verläuft besonders häufig klimaparallel. Das zeigt sich deutlich u. a. auf der Oberseite unserer Singdrossel (*Turdus ericetorum*), die am Westrand Europas (England, West-Frankreich, Belgien, Holland) auffällig düsterer getönt ist als im Innern des Kontinentes, mit gleitendem Uebergang. Wahrscheinlich haben sich diese Unterschiede erst nach der letzten Vereisung herausbilden können. (Vergleiche hierzu auch Rensch 1943, p. 269.) Dem Einwand, derartige Rassenmerkmale seien möglicherweise nicht erblich und an die Anwesenheit der sie hervorrufenden klimatischen Bedingungen geknüpft, ist schon wiederholt begegnet worden; u. a. verwies Moreau (1930) darauf, dass ägyptische Haubenlerchen der Rassen *nigricans* und *brachyura*, jahrelang im Areal der Rasse *maculata* in Gefangenschaft gehalten, ihre bezeichnenden Färbungsmerkmale auch nicht im geringsten einbüssten.

Die oekologische Beharrlichkeit.

Viele Versuche zur Ansiedlung in einem bisher nicht „artgemässen" oekologischen Milieu schlagen ohne Zweifel nach kürzerer oder längerer Dauer fehl. Auch wenn sie erfolgreich bleiben, ist anzunehmen, dass die Kolonisten zunächst nur durch die sehr labile Tradition an die neuen Lebensstätten gefesselt werden. Mit der Zeit scheint aber die Standortstreue durch andere Faktoren gefestigt zu werden, darunter solchen, die als „seelische Strukturen" (K. Lorenz) im Erbgut verankert und der Selektion unterworfen sind. Es lässt sich diese Frage mit einiger Verlässlichkeit erst dann prüfen, wenn sich den oekologischen Differenzen zweier Populationen morphologische Differenzen beigesellt haben. Dann zeigt sich gewöhnlich, dass jede

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

von beiden Rassen an ihrer engen Umweltwahl zäh festhält, auch wenn sie ihnen nicht durch äussere Bedingungen aufgezwungen wird. Der Nordische Kormoran, *Phalacrocorax c. carbo*, brütet in seinem ganzen Wohngebiet, zu dem auch die Küsten der britischen Inseln gehören, auf Felsen und nicht auf Bäumen, die aus Asien bis an die atlantische Küste Europas brütende kurzschnäbligere Rasse *Ph. c. subcormoranus* dagegen brütet auf Bäumen und nicht auf Felsen. Ich wage daher vorauszusagen, dass die bisher noch ausstehende morphologische Untersuchung der Kormorane, die auf Felseninselchen vor der bretonischen Küste horsten, deren Zugehörigkeit zu *carbo* und nicht zu *subcormoranus* erweisen wird, trotz der geographischen Lage dieser Brutplätze. — Unsere Silbermöwe, *L. argentatus argentatus*, brütet nur an den Meeresküsten; ihre östliche Nachbarin, *L. a. omissus*, hauptsächlich durch gelbe statt fleischfarbene Füsse unterschieden, ist in ihren westlichen Sippen eine Bewohnerin versumpfter Seeränder in der Tundra. Dort, wo beide zusammenkommen, wie in Nordfinnland, bleiben sie ihren Eigenarten treu, *omissus* brütet an den Sümpfen, *argentatus* an der benachbarten Felsküste und an der sandigen Strandzone des Meeres. — Weitere Beispiele für oekologische Beharrlichkeit von Vogelrassen liefern, wie oben erwähnt, die Haubenlerchen und andere Alaudidae. Es ist gewiss angängig, daraus rückwärts auf die Sippen zu schliessen und auch bei diesen, allerdings nur dann, wenn sie schon lange bestehen, also zu „Oekogenotypen" geworden sind, die gleiche Eigenschaft vorauszusetzen. PEITZMEIER (1942) hat darauf hingewiesen, zu welch brauchbarem Mittel uns die Ergebnisse der oekologischen Forschung, unter diesem Gesichtspunkt benutzt, dort werden können, wo wir uns Einblicke in das geschichtliche Werden der Avifauna in einem bestimmten Gebiet verschaffen wollen. Es braucht dabei nur an die oekologischen Differenzen erinnert zu werden, die zwischen Heckenbraunelle, Gimpel, Misteldrossel, Teichhuhn Westdeutschlands und Ostdeutschlands bestehen, und die so bedeutend sind, dass sie in einem Mittelgebiet die reibungslose Coexistenz beider Sippen ermöglichen würde. Die Analyse der Differenzen zeigt gewöhnlich, dass solche Eigentümlichkeiten der Sippen mit den besonderen klimatischen und Vegetationsverhältnissen ihres Ausbreitungsherdes auf das engste verknüpft sind.

Das ist freilich nicht immer so. Wie ich aus eigener Erfahrung weiss, ist der Girlitz (*Serinus serinus*) auf Sizilien ein sehr gewöhnlicher Brutvogel in allen grösseren Gartenanlagen, auch in denen der Küstenniederung (Catania, Syrakus usw.); in Griechenland hingegen fehlt er in solchem Biotop, also etwa in den grossen

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Parks von Athen oder den Gärten von Kephisia, zur Brutzeit vollkommen und nistet allein in der höchsten Waldregion der Gebirge. Hier ist es offenbar nicht der Zwang örtlicher klimatischer Bedingungen gewesen, der die Populationsunterschiede des oekologischen Verhaltens hervorgerufen hat, sondern vielleicht der Bevölkerungsdruck. Er mag auf Sizilien grösser geworden sein als auf Griechenland und dort eine physiologische Umstellung einzelner Sippen auf „mediterranes" Klima erzwungen haben. Die gleiche Ursache, also der Bevölkerungsdruck, mag den ersten Anstoss zur raschen Ausbreitung des Girlitz über ganz Mitteleuropa gegeben haben (vergl. dazu Mayr 1926).

Unterschiede im oekologischen Verhalten als taxonomisches Kriterium.

Die Wahl dieses Themas hat mich in die Lage versetzt, die Anwendung nomenklatorischer Grundsätze seitens mancher Ornithologen kritisieren zu müssen. Ich will nun damit schliessen, dass ich meinen eigenen Standpunkt klarstelle.

Die zoologische Systematik muss bemüht bleiben, die Art scharf zu definieren, obwohl kein Zweifel mehr daran bestehen kann, dass es nur die menschliche Willkür ist, die die Grenzen zwischen den Arten zieht. Wir tun daher gut, an einer Definition festzuhalten, die das „geographische Moment" (die räumliche Vikarianz) zur Richtschnur macht, und nach der von Bauer & Timoféeff (1943) vorgeschlagenen Fassung wie folgt lautet: „Als Art bezeichnen wir eine solche Gruppe von morphologisch oder physiologisch ähnlichen, durch gemeinsame Merkmale charakterisierten Individuen bezw. geographisch oder oekologisch vikariierenden Rassen oder Populationen, die sich untereinander, soweit es die geographischen oder oekologischen Barrieren zulassen, mehr oder minder frei kreuzen und Mischpopulationen bilden, dagegen von anderen solchen Gruppen (Arten) unter natürlichen Bedingungen eine praktisch vollständige biologische Isolation erreicht haben." Da die strikte Befolgung dieser Definition unter Umständen dazu führen muss, sehr ungleiche Vikarianten als Subspecies einer Species zu führen (man denke nur an *Chloris sinica* und *Hypacanthis ambigua* oder an *Vermivora pinus* und *V. chrypoptera*!), scheint es mir praktischer, an den Anfang dieser Definition statt „Als Art bezeichnen wir" zu setzen: „Als Art oder Artenkreis" (vergl. dazu Rensch 1928). Es muss aber dabei bleiben, dass wir Fichten- und Kiefernkreuzschnabel, weil sie eine „praktisch vollständige biologische Isolation erreicht haben" als Arten voneinander sondern. Empfiehlt es sich doch, die nomenklatorischen Regeln unter allen Umständen zu befolgen! Die Zulassung einer einzigen Ausnahme führt, wie die Erfahrung gezeigt

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

hat, die Gefahr eines neuen Chaos herauf. — Weit bedenklicher als die nur von einem Ordnungsprinzip diktierte Erhebung des Kiefernkreuzschnabels zum Rang einer Spezies erscheint mir die „Degradation" vieler scharf unterschiedener Vogelformen zum Rang einer Subspezies, worin sich einige modern sein wollende Systematiker zu überbieten trachten. Dieses Vorgehen hat, wie ich anfangs zeigte, seine Wurzel im Glauben an die Existenz natürlicher Spezies, im Glauben an einen für jede Spezies eigens wiederholten Schöpfungsakt gehabt. Wer evolutionistisch denkt, wird sein Urteil nicht lediglich dadurch bestimmen lassen, ob einander ähnliche Formen geographisch voneinander getrennt leben oder nicht, sondern bei vorhandener räumlicher Trennung auch den morphologischen Abstand im Verein mit dem oekologischen und überhaupt „biologischen" zum Gradmesser machen. Dann wird er beispielsweise den Girlitz als Spezies vom Kanarienvogel trennen, er wird keine Bedenken tragen, die Gruppe der Ohrenlerchen (*Eremophila*) in zwei oder mehr Spezies zu gliedern, ja, er wird auch geneigt werden, die Felsenpieper der nordeuropäischen Küstengebiete als besondere Spezies (*Anthus petrosus*) von den Wasserpiepern (*Anthus spinoletta*) der weichen alpinen Matten abzusondern[1]) usw. Es kann aber zur Beruhigung hinzugesetzt werden, dass im Bereich der paläarktischen Vogelfauna HARTERTS Nomenklatur nicht viele Aenderungen erfahren würde. Das fruchtbarste Anwendungsgebiet der hier dargelegten Grundsätze ist in den Tropen, vor allem in der tropischen Inselwelt, zu finden. Im Zusammenhang mit diesem Hinweis möchte ich eine treffende Bemerkung ERNST MAYR's (1940, p. 278) anführen: „Wer die Artbildung studieren will, muss sich sowohl mit Gebieten ununterbrochener als auch solchen unterbrochener Verbreitung beschäftigen, wenn er sich daran wagen will, das dynamische Geschehen des Artbildungs-Vorganges verallgemeinernd zu behandeln. Gründet man alle seine Schlussfolgerungen auf die Verhältnisse in der paläarktischen und der nearktischen Region, dann gerät man unfehlbar auf Irrwege, denn diese beiden Regionen weisen besondere Bedingungen auf. Es gibt dort nur wenige wirksame geographische Schranken, und viele der gegenwärtigen Wohngebiete wurden erst vor verhältnismäßig kurzer Zeit besiedelt, nämlich erst nach dem Rückzug des Eises. Alle jene Autoren, die da glauben, dass geographische Variation nicht zur Artbildung führt, stützen sich bei ihrer Meinung auf Untersuchungen in der holarktischen Region".

1) STEGMANN, J. f. O. 1931, p. 172; HARTERT & STRESEMANN 1927.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Ich stehe damit am Ende meiner Ausführungen, in denen ich versuchte, Artbildung und oekologisches Verhalten in ihrem Zusammenhang zu zeigen. Jeder, der sich mit dem Vogel in freier Natur beschäftigt, kommt in die Lage, unser Wissen von den oekologischen Einpassungen des Tieres in seine Umwelt zu vertiefen und damit dem Evolutionsforscher zu genaueren Schlüssen zu verhelfen. Möge darum die Zusammenarbeit zwischen Systematikern und Biologen künftig immer enger werden!

Literatur.

Bauer, H. & Timoféeff-Ressovsky, N. W. (1943). Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren. In: Die Evolution der Organismen, herausgeg. v. G. Heberer. Jena (Gustav Fischer) (p. 335—429).

Chapin, J. P. (1924). Size Variation in *Pyrenestes*, a Genus of Weaver-Finches; Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 49, p. 415—441.

Chapman, F. M. (1924). Criteria for the Determination of Subspecies in Systematic Ornithology; The Auk 41, p. 17—29.

Dementiew, G. P. (1938). Sur la distribution géographique de certains oiseaux paléarctiques au point de vue de quelques questions générales de systématique; Proc. VIII th Internat. Orn. Congress Oxford 1934, Oxford.

Dobzhansky, Th. (1939). Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Uebers. aus d. Englischen. Jena (Gustav Fischer).

Geyr v. Schweppenburg, H. Frh. (1924). Anmerkungen zur Subspeciesfrage unter besonderer Berücksichtigung der Ornithologie; Zool. Jahrb. (Syst.) 49, p. 131—196.

Görnitz, K. (1923). Ueber die Wirkung klimatischer Faktoren auf die Pigmentfarben der Vogelfedern; J. f. Orn. 71, p. 456—511.

Hartert, E. & E. Stresemann (1927). Grenzfälle des Artbegriffes; J. f. Orn. 75, p. 433—443.

Herrick, F. (1939). The Individual vs. The Species in Behavior Studies; The Auk 56, p. 244—249.

Hoesch, W. (1940). Ueber den Einfluss der Zivilisation auf das Brutverhalten der Vögel und über abweichende Brutgewohnheiten; J. f. Orn. 88, p. 576—586.

Huxley, J. S. (1938). Species Formation and Geographical Isolation; Proc. Linn. Soc. London 1938, p. 253—264.

— (1939 a). Discussion on „Subspecies" and „Varieties"; Proc. Linn. Soc. London 1939, p. 105—114.

— (1939 b). Clines: an Auxiliary Method in Taxonomy; Bijdr. t. d. Dierkunde, 27, Feestnummer, p. 491—520.

Kirikov, S. V. (1940). On the connection between the Red Crossbills and the Coniferous Trees; Bull. Acad. Sci. URSS (Biol.) 1940, p. 359—376 (russ. mit engl. Zusf.).

Kleinschmidt, O. (1926). Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. Eine Reform der Abstammungslehre und der Rassenforschung zur Anbahnung einer harmonischen Weltanschauung. Halle a. S.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Mayr, E. (1926). Die Ausbreitung des Girlitz. Ein Beitrag zur Tiergeographie; J. f. Orn. 74, p. 571—671.

— (1940). Speciation Phenomena in Birds; Amer. Naturalist. 74, p. 249—278.

Meise, W. (1926). Zur Systematik und Verbreitungsgeschichte der Haus- und Weidensperlinge; J. f. Orn. 84, p. 631—672.

Moreau, R. E. (1930). On the Age of Some Races of Birds; The Ibis (12) VI, p. 229—239.

Niethammer, G. (1940). Die Schutzanpassung der Lerchen; J. f. Orn. 1940, Sonderheft p. 76—83, Farbtafeln II—IV.

Noll, H. (1934). Die Stammesgenossenschaften unserer Vögel; Schweiz. Arch. f. Orn. I, p. 176—191.

Peitzmeier, J. (1942). Die Bedeutuug der oekologischen Beharrungtendenz für faunistische Untersuchungen; J. f. Orn. 90, p. 311—322.

Promptov, A. N. (1934a). Die Bedeutung der Migration der Vögel für die Evolution derselben; Zool. Journ. (Moskau) 13, p. 409—436 (Russ. mit deutscher Zusf.).

— (1934b) Die Biologie der Weidenammer (*Emberiza aureola* Pall.) im Zusammenhang mit Fragen der Artausbreitung bei Vögeln; ibid. p. 523—539.

— (1934c). Ueber oekologische Faktoren der Isolation bei Vögeln; ibid. p. 616—628.

Reinig, F. W. (1939). Die genetisch-chorologischen Grundlagen der gerichteten geographischen Variabilität; Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererb. 76, p. 260—308.

Rensch, B. (1928). Grenzfälle von Rasse und Art; J. f. Orn. 76, p. 222—231.

— (1929). Das Prinzip der geographischen Rassenkreise und das Problem der Berlin. (Gebr. Bornträger).

— (1933). Zoologische Systematik und Artbildungsproblem; Verh. Deutsch. Zool. Artbildung. Gesellsch. 1933, p. 19—83.

— (1943). Die biologischen Beweismittel der Abstammungslehre. In: Die Evolution der Organismen. Herausgeg. von G. Heberer. Jena Gustav Fischer) (p. 57—85).

Rothschild, W. & E. Hartert (1912). Ornithological explorations in Algeria; Novit. Zool. 18, p. 456—550. [Ueber algerische Haubenlerchen, mit Farb. tafel X.]

Stachanow, W. S. & E. Spangenberg (1934). Ueber die Speciesbildung bei *Pseudalaudula*; Koszag IV, p. 59—65.

Stegmann, B. (1935). Unterschiede im oekologischen Verhalten als taxonomisches Kriterium; Orn. Mber. 43, p. 17—20.

Stresemann, E. (1934). Aves, in: Kükenthal-Krumbach, Handbuch der Zoologie, VII, 2. Berlin (Walter de Gruyter).

— (1936) The Formenkreis Theory; The Auk 53, p. 150—158.

Studnitz, G. v. (1935). Geographisch bedingte Unterschiede physiologischer und psychologischer Natur zwischen Vögeln einer Art bezw. Rasse; Schrift. Naturw. Verein Schleswig-Holsteins, 21, p. 58—67.

Wachs, H. (1933). Paarungsspiele als Artcharaktere. Beobachtungen an Möwen und Seeschwalben; Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1933, p. 192—207.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Diskussion.

O. Kleinschmidt bemerkt zu dem Vortrag, STRESEMANN habe ihn gebeten, hier zu seinen Ausführungen über den Artbegriff zu sprechen. Er wisse, wie unerquicklich Behandlung dieser Frage zwischen schönen Darbietungen aus dem Leben der Vögel vielen Besuchern erscheine. Er müsse aber (nicht nur im eigenen Interesse, sondern auch im Hinblick auf Vergangenheit und Zukunft der D. O. G.) Protest einlegen und drei Märchen zerstören. STRESEMANN habe behauptet, KLEINSCHMIDTS Formenkreislehre sei 1) Naturphilosophie, 2) Leugnung jedes Zusammenhangs zwischen Stammlinien und 3) deren Zurückführung auf primäre Schöpfungsideen. Das volle Gegenteil sei der Fall, denn 1) stelle er (KLEINSCHMIDT) dem skeptischen erkenntnistheoretischen, also philosophischen Artbegriff die Begegnung mit der Wirklichkeit eines Evolutionsvorganges entgegen, 2) rücke sein Becherstammbaum die Anfänge selbst bei Diametralevolution (Pfau und Argus) eng zusammen und 3) habe er in seinem „Kurzbuch" sich gegen den Präformationsgedanken, mithin auch gegen jede Theorie platonischer fertiger Urbilder erklärt. Was die „Schöpfung" betreffe, so habe seit Jahrhunderten ein seltsames Missverständnis geherrscht. An der maßgebenden Stelle, das könne er hier als Fachmann auf diesem Gebiet sagen, sei gar nicht über die Anfänge der einzelnen Art, sondern über die „Fülle" des Lebensreichtums neben dem Heer der Sterne nachgedacht.

STRESEMANN habe im letzten Journalheft einen früher von ihm selbst (nicht von KLEINSCHMIDT) begangenen Missgriff in der Systematik der australischen Krähen der Formenkreislehre aufgebürdet, während er nach seinem wörtlichen Zugeständnis auf „unvorsichtiger Anwendung" derselben beruhe. Es gelte doch der Satz: „Abusus non tollit usum".

Graf BERLEPSCH und REICHENOW hätten ihre Subspecies auf Difficilformen eingeengt, und noch heute suche man sie auf Mikroevolution zu beschränken. Man meine, Artbildung sei nur über Rassenbildung möglich. Aber in dem Werk: „Die Evolution der Organismen" (Seite 411) werde von HANS BAUER und TIMOFÉEFF-RESSOVSKY neben dem Weg über die geographische Isolation das Vorkommen eines anderen Weges der beginnenden Artdifferenzierung besprochen, der von biologischer Isolation seinen Ausgangspunkt nimmt. Schon WEIGOLD habe früher auf Grund seiner Beobachtungen in China die Frage aufgeworfen, ob es nicht Artanfänge ohne vorherige geographische Sonderung gäbe, also ohne chorologische oder oekologische Trennungsursachen. Es stünden sich somit vorläufig die beiden Theorien MAYR-STRESEMANN und WEIGOLD gegenüber. Bei Fällen wie *Prosopeia* seien die Angaben widersprechend. Man könne auf Grund von Insektenstudien später grössere Klarheit schaffen.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Zu REICHENOW sei die jüngere Generation in einen grossen Gegensatz getreten, aber der Nachruf für ihn im Journal werde ihm nicht ganz gerecht. Graf BERLEPSCH habe einmal auf einer Jahresversammlung in Berlin gesagt, die alten Ornithologen liessen sich nicht einfach zum alten Eisen werfen. Die D. O. G. und ihr Organ sollten nicht einseitig an REICHENOW, HARTERT, STRESEMANN oder ihre Artdefinitionen gebunden sein. Die Natur selbst müsse zu Worte kommen, und dann könne man sich friedlich-freundlich über das unterhalten, was sie sagt, wenn einmal mehr als 30 Minuten für die Aussprache über die wichtigste Centralfrage bereitgestellt würden.

N. W. Timoféeff-Ressovsky. Zunächst möchte ich mit grösster Befriedigung feststellen, dass zwischen den Ansichten der genetisch-evolutionistischen Arbeitsgruppe, die sich mit Fragen der Evolutionsmechanismen in der Artbildung mehr allgemeiner und theoretischer Form befasst, und den auf überreichem konkretem Vogelmaterial und Formenkenntnis beruhenden Ausführungen von Herrn STRESEMANN im grossen und ganzen volle Uebereinstimmung herrscht. Besonders auch in Bezug auf die Definitionen des Artbegriffes und der Formenkreise.

Es sind nur zwei Punkte, die meines Erachtens einer gewissen Klärung bedürfen.

Der erste betrifft die *Definition der Sippe im Gegensatz zur Subspezies.* Herr STRESEMANN möchte die Sippe, als unterste systematische Kategorie, im Gegensatz zur Subspezies nicht morphologisch, sondern vorwiegend ökologisch definiert wissen. Dazu muss man bemerken, dass man vom genetischen Standpunkte aus keinen grundsätzlichen Unterschied zwischen ökologischen und morphologischen Merkmalen und Eigenschaften machen kann; es ist sogar sehr wahrscheinlich, dass jeder erbliche morphologische bzw. ökologisch-physiologische Unterschied von ökologisch-physiologischen bzw. morphologischen Unterschieden begleitet wird, nur sind mal die morphologischen und mal die ökologisch-physiologischen Unterschiede augenfälliger. Sobald ein bestimmter Genotyp oder eine bestimmte Genotypenmischung systematische Realität erlangt haben, indem sie ein auch noch so kleines territoriales (chorologisches) oder ökologisches Areal besetzt haben, tritt die betreffende Form auf der Artbildungs-Arena auf, und es ist dann lediglich Sache der Untersuchungsmethoden, ob und nach welchen Merkmalen (morphologischen oder ökologischen) man sie unterscheiden kann. Im Grunde genommen müsste die Sippe dem alten Begriff *Natio* von SEMENOV-TJANSCHANSKY, als unterste arealgebundene „kleine" Subspezies, entsprechen. Aus theoretischen Gründen halte ich somit eine grundsätzliche Unterscheidung zwischen vorwiegend morphologisch und vorwiegend physiologisch-ökologisch beschreibbaren untersten systematischen Kategorien nicht für richtig; ob es eventuell aus Gründen der Praxis des Systematikers zweckmäßig ist, kann ich im Moment nicht entscheiden.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Mein zweiter Einwand bezieht sich auf *die Gegenüberstellung erblicher und ökologischer Isolation.* Meines Erachtens kann man keinen Gegensatz zwischen ökologischer und erblicher Differenzierung machen, denn soweit es sich um ökologische Differenzierung handelt, muss ihr ein erblicher Unterschied zugrundeliegen. Ebenso verhält es sich mit der ökologischen Isolation: soweit sie vorliegt, muss auch ein erblicher Unterschied vorhanden sein. Herr STRESEMANN hat betont, dass sehr oft eine ökologische Differenzierung und Isolation der Artbildung vorangeht; dem muss man unbedingt zustimmen. Es handelt sich aber dabei darum, dass eine ökologische Isolation, die am wirksamsten die Panmixie innerhalb der Artpopulation einschränkt, zur Grundlage späterer genetischer Isolation sensu stricto (also der Entstehung genetischer Inkongruenz und Unmöglichkeit fruchtbarer Bastardierung zwischen den beiden Formen) werden kann. Bei Vorhandensein von ökologischer Differenzierung und ökologischer Isolation muss man also erbliche Unterschiede voraussetzen; trotzdem kann oft die ökologische Differenzierung und Isolation der eigentlichen Artbildung (im Sinne der modernen Artdefinition) voran gehen.

Vielleicht habe ich allerdings Herrn STRESEMANN nicht ganz richtig verstanden. Es ist durchaus denkbar, dass, vor allem bei Vorhandensein eines bestimmten Populationsdruckes innerhalb des normalen territorialen und ökologischen Areals einer bestimmten Form, neue ökologische Nischen von einem Teil der Individuen im Rahmen ihrer schon vorhandenen „ökologischen Potenz" (also gewisser Eurytopie), ohne dass zwischen ihnen und den anderen Individuen entsprechende erbliche Unterschiede bestünden, besetzt werden. In diesem Falle darf man aber, solange keine erblichen Unterschiede zwischen diesen Individuen und den übrigen bestehen, nicht von ökologischer „Differenzierung" oder „Isolation" sprechen, da es sich um rein modifikatorische reversible Vorgänge handelt. Man müsste vielleicht dafür einen besonderen Terminus erfinden. Denn auch diese Vorgänge können, besonders bei Vögeln mit ihrem Brutplatzkonservativismus der Jungindividuen, eine Rolle bei der Sippendifferenzierung spielen. Die Besetzung neuer ökologischer Nischen, auch auf modifikatorischem Wege, kann zur Schaffung neuer Auslesebedingungen und dadurch zu einer richtigen ökologischen Differenzierung und Isolation führen, falls durch Nistplatzkonservativismus und -Tradition Vorbedingungen zur Einleitung eines solchen Vorganges gegeben sind.

Das ist alles, was ich an Differenzen zwischen uns feststellen kann. Es handelt sich um durchaus klärbare Meinungs- und Definitionsunterschiede. Ich möchte zum Schluss nochmals die Uebereinstimmung in allen Grundfragen betonen und darauf hinweisen, wie fruchtbar eine sachliche Kooperation zwischen den mehr theoretisch orientierten genetisch-evolutionistischen Arbeitsgruppen und den das konkrete Material beherrschenden Systematikern und Zoogeographen sich gestaltet hat.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Schlusswort Stresemann. Zu Herrn TIMOFÉEFFS Ausführungen möchte ich in aller Kürze einiges bemerken.

1.) Dass in meinem Vortrage vorwiegend von oekologischen und nur beiläufig auch von morphologischen Sippen die Rede war, findet seine Begründung in der Wahl des Themas. Ich hätte wohl gut daran getan, noch schärfer zu betonen, dass es mir durchaus fern liegt, einen grundsätzlichen Unterschied zwischen morphologisch definierbaren systematischen Kategorien einerseits und vorwiegend physiologisch-oekologisch definierbaren systematischen Kategorien andererseits machen zu wollen. Es besteht also keinerlei Unterschied zwischen Herrn TIMOFÉEFFS und meiner Auffassung. Mir ist es lediglich darauf angekommen die Tatsachen zu unterstreichen, dass sich die Anfänge der Artbildung abzuzeichnen beginnen, noch bevor jenes Stadium der Differenzierung erreicht ist, das den Bestimmungen zur Regelung des Gebrauchs von Subspezies-Namen Genüge tut. Nach diesen Bestimmungen sollen zwei Populationen nur dann als zwei verschiedene Subspezies gelten, wenn mindestens 50 % der Individuen morphologisch unterscheidbar sind. Populationsunterschiede noch geringeren Grades sollen nach meinem Vorschlag als Sippenunterschiede gewertet werden.

2.) Auch in Hinsicht auf den zweiten Einwand kann ich festfeststellen, dass Herr TIMOFÉEFF genau dasjenige auseinandergesetzt hat, was ich mich an den entsprechenden Stellen meines Vortrags darzulegen bemüht hatte. Der einzige Unterschied unserer Auffassungen scheint mir darin zu bestehen, dass Herr TIMOFÉEFF die Ausdrücke „oekologische Differenzierung" und „oekologische Isolation" nur dann angewandt wissen will, wenn die Unterschiede erblich geworden sind, während ich es vorziehe, diese Ausdrücke doppelsinnig zu gebrauchen. Dazu bestimmt mich die Tatsache, dass es nur mit Hilfe des Experiments, bei Vögeln also nur selten, gelingen kann, einwandfrei klarzustellen, ob bestehende oekologische Verhaltensunterschiede erblich sind, oder ob sie sich noch in den Grenzen des Spielraumes halten, der b e i d e n verglichenen Populationen zufolge ihrer genetischen Konstitution gemeinsam ist.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Journal für Ornithologie

Jahr/Year: 1943

Band/Volume: 91_1943

Autor(en)/Author(s): Stresemann Erwin

Artikel/Article: Oekologisdie Sippen-, Rassen- und Artunterschiede bei Vögeln 305-328