

Zur Geschichte des Vogelzuges auf der Grundlage der Flügelanpassungen

Von Friedrich A. Kipp

1. Einleitung

Vom geschichtlichen Werden des Vogelzuges weiß man sehr wenig. Ganz allgemein kann gesagt werden, daß er schon sehr alten Ursprunges sein muß. Seit der Entstehung von Vogelformen, die zum Streckenflug tauglich waren, und seit deren Ausbreitung in extreme Klimazonen wird es immer Vögel gegeben haben, welche jahreszeitliche Wanderungen ausführten. Aus dem älteren Tertiär kennen wir schon Vertreter heutiger Vogelfamilien. Wenn auch das Klima damals in weiten Gebieten milder war als in der Gegenwart, so waren doch die hohen Breiten im Winter lichtarm und kühler, und es gab daher sicher auch Zugvögel.

Im folgenden soll aber nicht die Frage nach den ersten Anfängen des Vogelzuges gestellt werden, sondern die nach der Entstehung und Entwicklung des Zuges bei den heute lebenden Vogelarten. MAYR und MEISE (1930) gelangten zu der Auffassung, daß der Zug der heutigen Arten im wesentlichen ein Ergebnis der nacheiszeitlichen Entwicklung ist. Während der Eiszeit waren Mittel- und Nordeuropa für die meisten gegenwärtigen Brutvögel nicht bewohnbar. Nach Rückgang des Eises wurden diese Gebiete von den südlichen Refugien her infolge des natürlichen Ausbreitungsdranges der Arten besetzt. Da aber in den neueroberten Gebieten für viele Arten nur die günstige Jahreszeit passende Lebensmöglichkeiten bot, bildeten sich bei diesem Ausbreitungsprozeß die heutigen Zugescheinungen heraus. Während der Eiszeit bestand nach MAYR und MEISE Vogelzug „nur in geringem Maße“, und sie nahmen an, daß „die präglazialen Vogelzugescheinungen für die Betrachtung der heutigen Verhältnisse völlig außer acht gelassen werden können“.

In diesen Fragen scheint aber eine genauere Unterscheidung geboten. Sicher ist das heutige Erscheinungsbild des Zuges erst nacheiszeitlich entstanden. Das schließt jedoch nicht aus, daß das Zugvogeldasein vieler Arten doch schon in frühere Epochen zurückreicht. Die Eiszeit und ihre verbreitungsgeschichtlichen Auswirkungen müssen auch nicht unbedingt zu einer Unterbrechung des Zugverhaltens geführt haben. Es ist sogar wahrscheinlich, daß zahlreiche Arten auch während der Eiszeit von den ihnen verbliebenen Rest-Arealen aus beträchtliche Wanderungen ausgeführt haben. Ein Urteil in diesen Fragen setzt aber voraus, daß wir ein Kriterium finden, das Aufschluß über die Entwicklung des Zuges geben kann.

Über den evolutiven Werdegang eines Lebewesens können wir manches aus den morphologischen Strukturen ablesen, welche im Zusammenhang mit bestimmten Funktionen entstanden sind. Bei den Zugvögeln bilden die Anpassungen der Flügelanform an die Zugleistung die gesuchte morphologische Grundlage. Sie lassen — wie zu zeigen sein wird — auch Schlüsse auf das Alter der Zugeigenschaften zu.

Ich beschränke mich bei meiner Darstellung vor allem auf Beispiele aus der europäischen Vogelwelt und vorzugsweise auf die *Passeres* und einige nahe-stehende Gruppen. (Bei Limicolen, Seeschwalben und weiteren spitzflügeligen Arten kommen noch andere Gesichtspunkte in Betracht, die später eine gesonderte Behandlung erfordern.)

2. Zug und Flügelbau

Zahlreiche Vogelarten haben Flügelformen, die deutlich ihrem Zugverhalten entsprechen. Bei Standvögeln finden wir kurze, runde Flügel, bei Zugvögeln spitze. Am stärksten zugespitzt ist der Flügel der fernwandernden Arten, welche südlich

des Äquators überwintern. Der spitzere Flügel entsteht durch Längerwerden der Handschwingen, besonders der äußeren, mit Ausnahme der äußersten (1.), die bei den Singvögeln zurückgebildet wird. Mit der Längenzunahme der äußeren Handschwingen wächst die Vortriebskraft des Flügelschlages, und der Flug wird mehr und mehr zur Bezwingung großer Strecken geeignet.

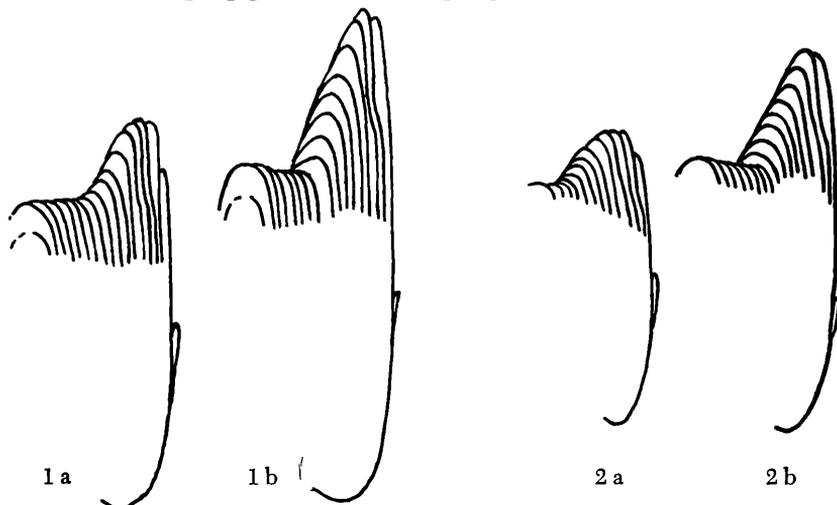


Abb. 1. a) Flügelform von *Oenanthe phillipsi* (Somaliland, Standvogel),
b) von *Oenanthe oe. oenanthe* (Zugvogel: Europa → Zentralafrika).
Abb. 2. a) Flügelform von *Sylvia melanocephala* (Mittelmeerländer, Standvogel).
b) *Sylvia borin* (Zugvogel: Europa → tropisches Afrika).

Abb. 1—5: $\frac{2}{3}$ nat. Gr.

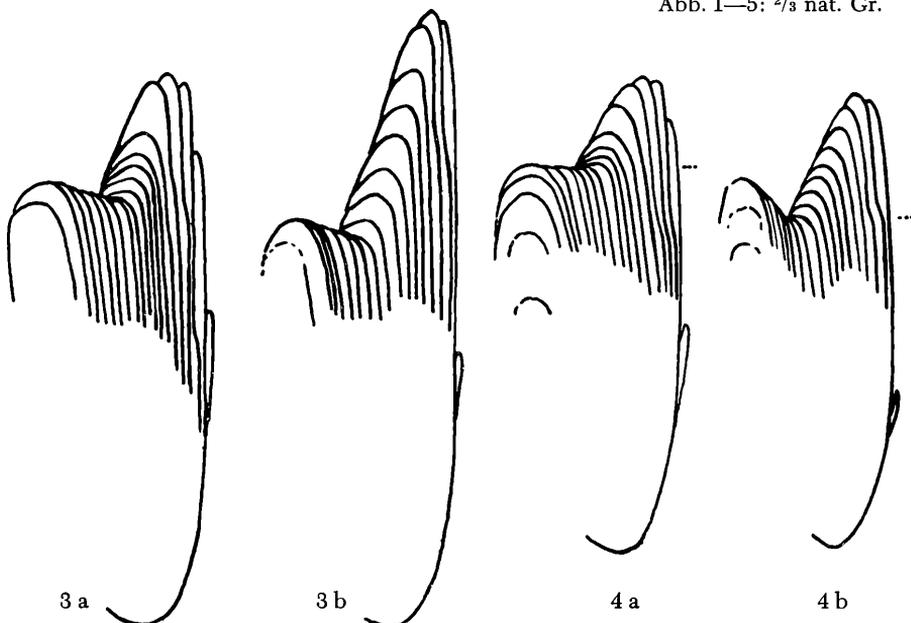


Abb. 3. a) Flügelform von *Lanius excubitor* (Europa, [bedingter] Standvogel),
b) von *Lanius minor* (Zugvogel: Europa → Südafrika).
Abb. 4. a) Flügelform von *Jynx ruficollis* (Afrika, Standvogel),
b) von *Jynx t. torquilla* (Zugvogel: Europa → tropisches Afrika).

Zur Feststellung von Zusanpassungen müssen Arten derselben Gattung verglichen werden. In den beigegebenen Abbildungen sind aus verschiedenen Gattungen jeweils zwei Repräsentanten einander gegenübergestellt, die sich in ihrem Zugverhalten stark unterscheiden. Der Steinschmätzer *Oenanthe phillipsi* (Abb. 1 a) von Somaliland zeigt eine stumpfe Flügelform, wie sie für einen reinen Standvogel in der Steinschmätzergruppe charakteristisch ist. Das andere Extrem — die Anpassung des Flügels an eine große Zugleistung — finden wir bei *Oenanthe oe. oenanthe*, welche von der nördlichen Paläarktis nach Zentralafrika wandert. — Weitere Steinschmätzerarten, die einen Zug mittleren Grades haben, wie z. B. *Oenanthe hispanica*, nehmen im Flügelbau eine Zwischenstellung ein. Da es bei den folgenden Ausführungen hauptsächlich auf die Extremfälle ankommt, habe ich alle Zwischenstufen weggelassen. (Erwähnt sei jedoch, daß *Oe. oe. libanotica* von Südeuropa einen etwas stumpferen Flügel gegenüber *Oe. oe. oenanthe* besitzt. Bei *Oe. oe. leucorrhoea* ist dagegen der Flügel noch um ein wenig spitzer als bei der abgebildeten Form aus Mittel- und Nordeuropa.)

Die Samtkopfgrasmücke *Sylvia melanocephala* (Abb. 2a) ist Standvogel in den Mittelmeerländern. Auch andere nicht-ziehende Grasmückenarten (*S. undata* und weitere) zeigen diese stumpfe Flügelform. Die ziehenden Arten sind mehr oder weniger spitzflügelig; als Beispiel ist hier die Gartengrasmücke *S. borin* (Abb. 2 b) abgebildet. — Von den Würgern wurden Raubwürger (*Lanius excubitor*) und Schwarzstirnwürger (*L. minor*) zum Vergleich gewählt (Abb. 3 a und 3 b). Alle fernwandernden Arten (also auch *L. collurio* und *L. senator*) haben den spitzen Flügeltyp wie *L. minor*. — Die Gattung Wendehals weist nur zwei Arten auf. Der afrikanische *Jynx ruficollis* ist insgesamt etwas größer als die paläarktische Art (Abb. 4 a und 4 b). Man beachte, daß es bei diesen Formvergleichen nicht so sehr auf die Flügellänge als solche ankommt, sondern auf die Handschwingenproportionen und vor allem auch auf den Abstand der Flügelspitze gegenüber den inneren Armschwingen (auf der Abbildung durch Punktierung markiert). — Von den Racken sind *Coracias abyssinicus* (Abb. 5 a) und *Coracias garrulus* (Abb. 5 b) einander gegenübergestellt. Auch alle weiteren afrikanischen Arten aus dieser Gattung weisen eine der Abb. 5 a ähnliche Flügelgestalt auf. Unsere europäische Blauracke ragt als Fernwanderer durch ihren viel spitzeren Flügel weit aus der Reihe heraus. — Man sieht an diesen Beispielen, in welchem hohem Grade der Zug im morphologischen Bereich verankert ist. Eine so durchgreifende Umgestaltung des Flügels setzt natürlich lange Evolutionszeiten voraus.

Nachtigall und Sprosser sind beide Zugvögel, unterscheiden sich jedoch in der Ausdehnung ihrer Wanderungen. Das Brutgebiet des Sprossers schließt sich nordöstlich an das der Nachtigall an. Er überwintert in Ostafrika vorwiegend südlich des Äquators, wogegen die Nachtigall schon nördlich des Äquators den Winter verbringt (vgl. GROTE 1936, STRESEMANN 1948). Abb. 6 zeigt den Flügel des Sprossers. Die in die Abbildung eingetragenen Pfeile zeigen den Unterschied der einzelnen

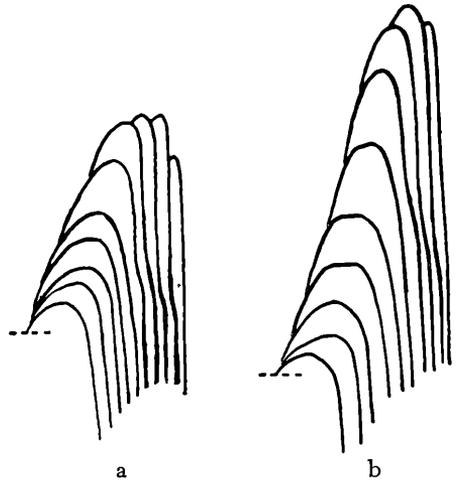
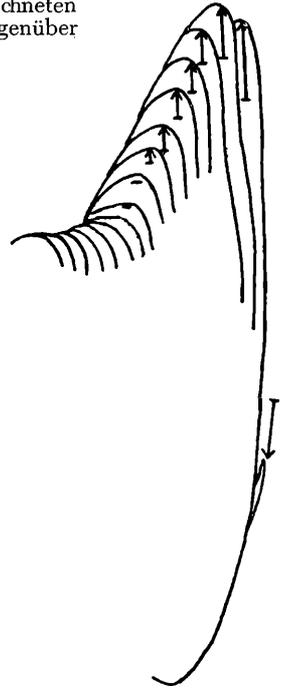


Abb. 5. a) Flügelform von *Coracias abyssinicus* (Mittelafrika, Standvogel oder nur kleine Zugbewegungen), b) von *Coracias garrulus* (Zugvogel: Europa → südliches Afrika).

Abb. 6. Flügelform des Sprossers (*Luscinia luscinia*). Die eingezeichneten Pfeile geben die Veränderung der einzelnen Handschwingen gegenüber dem Flügel der Nachtigall an. Natürliche Größe.



Handschwingen gegenüber dem stumpferen Flügel der Nachtigall. Die Flügelunterschiede sind hier selbstverständlich geringer als in den vorangestellten Extremfällen. — Außerhalb der Zugzeit sind die Flugleistungen von Nachtigall und Sprosser, von Samtkopfgrasmücke und Gartengrasmücke usw. im wesentlichen die gleichen. In ihren Brutrevieren legen sie im allgemeinen nur sehr kurze Strecken fliegend zurück. Die Anpassungen an den Streckenflug beziehen sich also eindeutig auf die Zugerfordernisse, nicht auf die übrigen Lebensgewohnheiten der betreffenden Arten.

Solche Zuganpassungen des Flügels (oftmals Anpassungsreihen mit mehreren Abstufungen) finden sich in zahlreichen Vogelgattungen (vgl. KIPP 1936, 1942), so bei den Pirolen (*Oriolus*), Laubsängern (*Phylloscopus*), Spöttern (*Hippolais*), Steindrosseln (*Monticola*), Wiesenschmätzern (*Saxicola*), Rotschwänzen (*Phoenicurus*) und anderen. STRESEMANN und ARNOLD (1949) zeigten die Entsprechung von Flügelform und Zugausdehnung in der *Acrocephalus arundinaceus-stentorius*-Gruppe, VAURIE (1953) bei den Muscicapinae. — Auch bei geographischen Rassen aus verschiedenen Gebieten bestehen den Zugleistungen entsprechende Unterschiede im Flügelbau: südliche Rassen sind rundflügeliger, die nördlichen spitzflügeliger (siehe KLEINSCHMIDT 1905—1933 und RENSCH 1938).

3. Sind die Flügelanpassungen nacheiszeitlich entstanden oder sind sie älter?

Im großen ganzen entspricht der Flügelbau recht gut den durchschnittlichen Zugleistungen einer Art oder einer Rasse. Unstimmigkeiten ergeben sich jedoch, wenn man verschiedene Populationen ein und derselben Rasse in Betracht zieht. Die Populationen einer Rasse besitzen annähernd die gleiche Flügelform, können aber in ihrem Zugverhalten erheblich differieren. Die Verbreitungsareale europäischer Vogelrassen haben oft eine beträchtliche Nord-Süd-Ausdehnung; die nördlichen Populationen führen dann entsprechend längere Wanderungen aus als südliche. So haben z. B. die nordeuropäischen Populationen des Rotrückenvürgers *Lanius collurio collurio* zum Erreichen des südafrikanischen Winterquartiers einen erheblich weiteren Weg zurückzulegen als die Populationen aus den Mittelmeerlandern, ohne daß entsprechende Unterschiede in den Schwingenproportionen zu finden sind. — Beim Mönch *Sylvia a. atricapilla* entspricht der Flügelbau einem Zug mittleren Grades. Die mittel- und nordeuropäischen Populationen sind Zugvögel, welche in Tunis, Cypern, Syrien usw. überwintern. Im Mittelmeergebiet aber ist der Mönch schon Standvogel. Bei den von mir geprüften Exemplaren war in der Flügelformel kein Unterschied gegenüber den nördlichen Zugvogelpopulationen zu erkennen.

Gleicher oder annähernd gleicher Flügelbau¹ im Verbreitungsgebiet einer Rasse

¹ Daß bei genauer Vermessung einzelner Schwingen (wie sie z. B. RENSCH, Orn. Mber. 1941, S. 94, beim Girlitz vorgenommen hat) die Durchschnittswerte der Populationen kleine Abänderungen ergeben, halte ich für durchaus möglich. Das sind dann aber Erscheinungen einer anderen Größenordnung, die an den oben dargestellten Befunden nichts ändern.

trotz vorhandener Zugunterschiede erklärt sich, wenn wir die eiszeitlichen Schicksale unserer Vogelwelt in Betracht ziehen.

Während der Vereisungszeiten waren die meisten unserer Vogelarten auf recht kleine Verbreitungsgebiete zurückgedrängt. Die beigegebene, von MOREAU (1954) ausgearbeitete Karte (Abb. 7) gibt eine ungefähre Vorstellung von den Vegetationsverhältnissen zur Zeit des Höhepunktes der letzten Eiszeit in Europa. Wie der Karte zu entnehmen ist, fanden viele Vogelarten nur in den südlichsten Teilen Europas Lebensbedingungen, unter denen sie die Eiszeit überdauern konnten. Besonders die auf Laubgehölze angewiesenen Vögel waren, wie MOREAU ausgeführt hat, in Europa auf kleine Rest-Areale auf der Iberischen Halbinsel, in Italien und auf dem Balkan zurückgedrängt. — Seit dem Abklingen der letzten Eiszeit und der allmählich erfolgten Nordwärtsausbreitung unserer Zugvogelarten ist nur ein relativ kurzer Zeitraum verflossen. Die nördlichen Teile Europas konnten von den auf Laubholz angewiesenen Vogelarten wohl frühestens vor etwa 10 000 Jahren wieder besiedelt werden. Diese Zeitspanne war zu kurz, um große Veränderungen der Flügelstrukturen hervorbringen zu können. Daraus läßt sich die genannte weitgehende Einheitlichkeit des Flügelbaues in den heutigen Arealen verstehen.

Die Zuganpassungen des Flügels, welche wir heutigentags vorfinden, müssen demnach bei den in den eiszeitlichen Rest-Arealen lebenden Populationen schon vorhanden gewesen sein. Der nacheiszeitliche Ausbreitungsprozeß hat an ihnen nichts wesentliches mehr geändert. Das heißt aber, daß die betreffenden Arten und Rassen schon von alter Zeit her Zugvögel sind. Sie müssen mindestens im Pleistozän (= Diluvium), während der Eiszeiten und Zwischeneiszeiten, wenn nicht schon früher, ein Zugvogeldasein geführt haben.

Um den Evolutionsprozeß auf dem Gebiet des Vogelzuges richtig einzuschätzen, sei die Umkonstruktion des Flügels noch in den Einzelheiten betrachtet. Die in Abb. 6 in den Sprosserflügel eingetragenen Pfeile geben die Längenänderungen der einzelnen Handschwingen gegenüber dem Flügel der Nachtigall an. Wie man sieht, erfordert die Verlängerung der äußeren Handschwingen eine neue Abstufung auch aller folgenden Handschwingen. Jedes einzelne Bauelement des Flügels — jedes aber in verschiedenem Grade — hat sich dem neuen Leistungseffekt gemäß gewandelt. — Evolutiv gesehen ist eine solche Umkonstruktion des Flügels ein wesentlich komplizierterer Vorgang als z. B. das Auftreten einer neuen Färbungsnuance oder eine Zunahme der Flügellänge ohne Veränderung der Schwingenproportionen, die schon durch wenige Mutationen verursacht sein können. Der komplexe Umbau des ganzen Flügels erfordert die Änderung vieler Erbfaktoren und zugleich die Abstimmung derselben auf den neuen Leistungseffekt. Nach heutiger Auffassung der Genetik müssen für Evolutionsvorgänge dieser Art außerordentlich lange Zeiträume veranschlagt werden. — Auch diese Überlegungen sprechen dafür, daß die typischen Zugvögel bereits eine lange Entwicklung hinter sich haben.

Das Studium der Flügelanpassungen gibt somit die Möglichkeit, den Vogelzug unter evolutiven Gesichtspunkten zu erforschen. Nur die Anfangsschritte, der Übergang vom Standvogel- zum Winterflüchterdasein, sind ohne besondere Flügelumbildungen möglich. Die weitere Entwicklung bis zum Fernwanderer betrifft nicht nur die Zuginstinkte als solche, sondern auch den morphologischen Bereich. Unter unseren Kleinvögeln, welche die äthiopische Region besuchen, findet sich keine Art, die nicht eine entsprechende Flügelumbildung durchgemacht hätte. Es wäre also falsch, wollte man den Zug bloß als eine accessorische Eigenschaft betrachten, die zu den fertig vorhandenen Artmerkmalen hinzukommt. Das Zugverhalten hat bei vielen Vögeln am Artbild mitgeformt und hat dessen heutige Ausprägung mitbestimmt. Zu den Artcharakteren

z. B. des Schwarzstirnwürgers oder des Grauen Steinschmätzers gehören nicht nur Färbung, Stimmlaute und Gesangstrophe, Flügelänge, Körpergewicht, Nestbauweise usw., sondern als ein wesentliches Merkmal auch der spitze, in Korrespondenz zum Zugtrieb stehende Flügel.

Wenn wir nun von der Tatsache ausgehen, daß eine als Zuanpassung zu wertende Flügelgestalt bei vielen paläarktischen Vögeln zum Grundbestand der Artcharaktere gehört, so läßt sich — wenigstens näherungsweise — auch eine zeitliche Datierung für die Entstehung des Zuges bei diesen Arten treffen.

Der Ursprung der gegenwärtigen Vogelarten geht im wesentlichen auf das späte Tertiär (Pliozän) zurück. HERRE (1951) hat zahlreiche Argumente angeführt, wonach das Eiszeitalter keinen großen Einfluß auf die Formenbildung in der Tierwelt hatte. Zwar starben viele Tierformen aus, hingegen sollen nur wenige sichere Neubildungen nachweisbar sein. Auf ornithologischem Gebiet wird man der Auffassung HERRES kaum in vollem Umfange zustimmen können. Die durch die Eiszeit bewirkten Arealtrennungen haben zweifellos die Rassenbildung bei Vögeln stark gefördert. Bei manchen sehr nahestehenden Formen (z. B. Nachtigall und Sprosser, Garten- und Waldbaumläufer) ist wahrscheinlich auch die Artentrennung erst im Pleistozän erfolgt bzw. vollendet worden. H. JOHANSEN (1956—1958) kam bei seiner Revision der arktischen Vogelfauna ebenfalls zu dem Ergebnis, daß viele Vogelrassen, in einigen Fällen auch nahestehende Arten, im Pleistozän entstanden sind. — Wo es sich aber um stärker verschiedene Arten handelt, wird der Ursprung schon im Tertiär allgemein anerkannt (siehe auch MAYR 1951).

Legen wir dies zugrunde, so dürfen wir in Fällen, wo ein hochentwickelter Zugflügel zu den Artcharakteren gehört, doch wohl folgern, daß die Entwicklung der Zugeigenschaften ebenfalls schon im späteren Tertiär (Pliozän) begonnen hat.

Man betrachte hier nochmals die Abb. 1—5. Die Flügelumbildungen, welche die fernwandernden Arten gegenüber den Standvögeln aus der gleichen Vogelgruppe durchgemacht haben, sind so bedeutend, daß das Pleistozän für ihre Entstehung nicht ausgereicht haben kann. Als besonders prägnante Beispiele von Arten mit hochentwickeltem Wanderflügel, deren Zugvogeldasein also mit großer Wahrscheinlichkeit in das Spättertiär zurückreicht, seien aus der europäischen Fauna genannt: Gartengrasmücke (*Sylvia borin*), Dorngrasmücke (*S. communis*), Fitis (*Phylloscopus trochilus*), Waldlaubsänger (*P. sibilatrix*), Nordischer Laubsänger (*P. borealis*), Gelbspötter (*Hippolais icterina*), Steinschmätzer (*Oenanthe oenanthe*), Schwarzstirnwürger (*Lanius minor*), Rotrückenvürger (*Lanius collurio*), Pirol (*Oriolus oriolus*),² Blauracke (*Coracias garrulus*). Genau genommen handelt es sich natürlich jeweils um die Vorläufer dieser heutigen Arten.

Erwähnt sei noch, daß bei nahestehenden Arten der Ursprung des Zuges älter sein kann als die Artentrennung. So ist es z. B. bei Nachtigall und Sprosser. Beide besitzen, wenn auch gradmäßig verschieden, einen Wanderflügel, was man durch den Vergleich mit weniger weit ziehenden Arten der Gattung *Luscinia* bestätigt findet. Der unmittelbare Vorläufer dieses Artenpaares war demnach schon Zugvogel, das Zugverhalten ist also älter als die Aufspaltung in zwei Arten, gleich, in welche Epoche man diese Aufspaltung legt. — Ähnliches gilt in der *Lanius collurio-cristatus*-Gruppe. *L. collurio* ist in der Flügelentwicklung etwas weiter fortgeschritten als die

² Der Pirol wurde oft als ein Gast aus den Tropen bezeichnet. Daran ist nur insofern etwas Richtiges, als die Urheimat der Familie in den Tropen zu suchen ist. Unser *Oriolus oriolus* hat aber, wie sein Flügelbau bezeugt (siehe Abbildung bei SCHÜZ 1952), seine Entwicklung schon während langer Zeiträume in nördlichen Breiten durchgemacht. Vermutlich hat das warme Tertiärklima die Einwanderung von Vertretern der Pirolgruppe in die nördliche Region begünstigt. Das Kühlerwerden gegen Ende des Tertiärs mußte dann entweder das Aussterben oder die Entwicklung zum Zugvogel zur Folge haben.

asiatischen Formen *L. isabellinus* und *L. cristatus*, die aber ebenfalls deutliche Zuganpassungen aufweisen. Auch hier liegt der Beginn der Zugentwicklung schon vor der Differenzierung in die heutigen Arten. Weiteres Studium der Flügelverhältnisse wird vielleicht auch bei etwas ferner stehenden Arten zu diesem Ergebnis führen. (Dies gilt wahrscheinlich in der Gattung *Phylloscopus*.)

Die Ergebnisse der Paläobotanik belegen für die späteren Epochen des Tertiär eine zunehmende Abkühlung des Klimas in Europa. Im Miozän werden die Palmen nördlich der Alpen seltener, im Pliozän verschwinden sie ganz. Im oberen Pliozän wurden im Rheintal an immergrünen Gewächsen nur noch *Ilex*, Efeu und Buchs gefunden. Die Notwendigkeit für die Ausbildung des Zuges war also im Pliozän durchaus vorhanden.

Diese frühe Datierung der Anfänge der Zugentwicklung darf allerdings nicht dazu verleiten, daß wir die heutigen Zustände schon auf die Tertiärzeit übertragen. Die gegenwärtigen Zugverhältnisse sind ein Ergebnis der ganzen bisherigen Evolution. Im Pliozän liegen die Anfangsphasen derselben. Einen wesentlich fördernden Einfluß wird das darauffolgende Eiszeitalter gebracht haben, mit dessen Auswirkungen wir uns im nächsten Abschnitt beschäftigen.

4. Die Auswirkungen des Eiszeitalters auf den Zug

Auf der Grundlage der vorhergehenden Ausführungen sind einige Folgerungen und Möglichkeiten so naheliegend, daß sie wohl ohne Vorbehalt ausgesprochen werden dürfen, zumal es nur auf die allgemeinen Grundlinien ankommen soll.

Im Pleistozän wechselten Kältevorstöße mit Wärmezeiten. Man unterscheidet heute mindestens vier große Kälteperioden, die im süddeutschen Raum nach der Ausdehnung der Alpengletscher als Günz-, Mindel-, Riß- und Würmeiszeit bezeichnet werden. Die Kälteepochen waren von langen Zwischeneiszeiten unterbrochen, in welchen das Klima dem gegenwärtigen ähnlich, zeitweise auch etwas wärmer war, was durch Fossilfunde wärmeliebender Tierarten in interglazialen Schottern (z. B. in Steinheim an der Murr) bezeugt wird. Die Dauer der Eiszeiten und Zwischeneiszeiten wird jeweils auf viele Jahrzehntausende eingeschätzt.

Wenn es zutrifft, daß die äußeren Lebensumstände in den Zwischeneiszeiten mehr oder weniger denen der Gegenwart entsprachen, so dürfen wir auch annehmen, daß sich die Areale vieler paläarktischer Vogelarten bzw. deren Vorläufer ähnlich weit nach Norden erstreckten wie heute. Wie die Verbreitungsverhältnisse im einzelnen ausgesehen haben mögen, muß selbstverständlich völlig offenbleiben. Ohne Zweifel gab es in den zwischeneiszeitlichen Epochen in gemäßigten und nördlichen Breiten Zugvögel verschiedenster Grade: rundflügligere Arten mit kurzen, spitzflügligere mit längeren Zugwegen. Es ist aber durchaus möglich, daß in den ersten Zwischeneiszeiten die Vorläufer unserer Zugvogelarten noch nicht den heutigen Stand der Flügelanpassung erreicht hatten.

Mit der Verschlechterung des Klimas, welche zu den Vereisungen führte, haben sich dann die Nordgrenzen der Verbreitungsgebiete mehr und mehr nach Süden verschoben, bis schließlich in den Zeiten des Klimapessimums für viele Vogelarten nur relativ kleine Refugien im europäischen Raum übrig blieben. Es wurde oben schon ausgeführt, daß die auf Laubbäume angewiesenen Arten in Europa nur noch auf den drei südlichen Halbinseln die ihnen zusagenden Lebensstätten finden konnten (vgl. die Vegetationskarte Abb. 7). Aber auch dort gab es für viele Vogelarten nur im Sommerhalbjahr geeignete Lebensmöglichkeiten, denn Klima und Vegetation mögen in diesen Refugien zeitweise etwa den heute in Süd- oder Mittelskandinavien bestehenden Verhältnissen ähnlich gewesen sein. Die äußeren Bedingungen, welche einen Zug erfordern, waren also in der Eiszeit in den südlichen Arealen ebenso zwingend wie vorher in nördlicheren Breiten. Vogelarten, welche sich heute durch

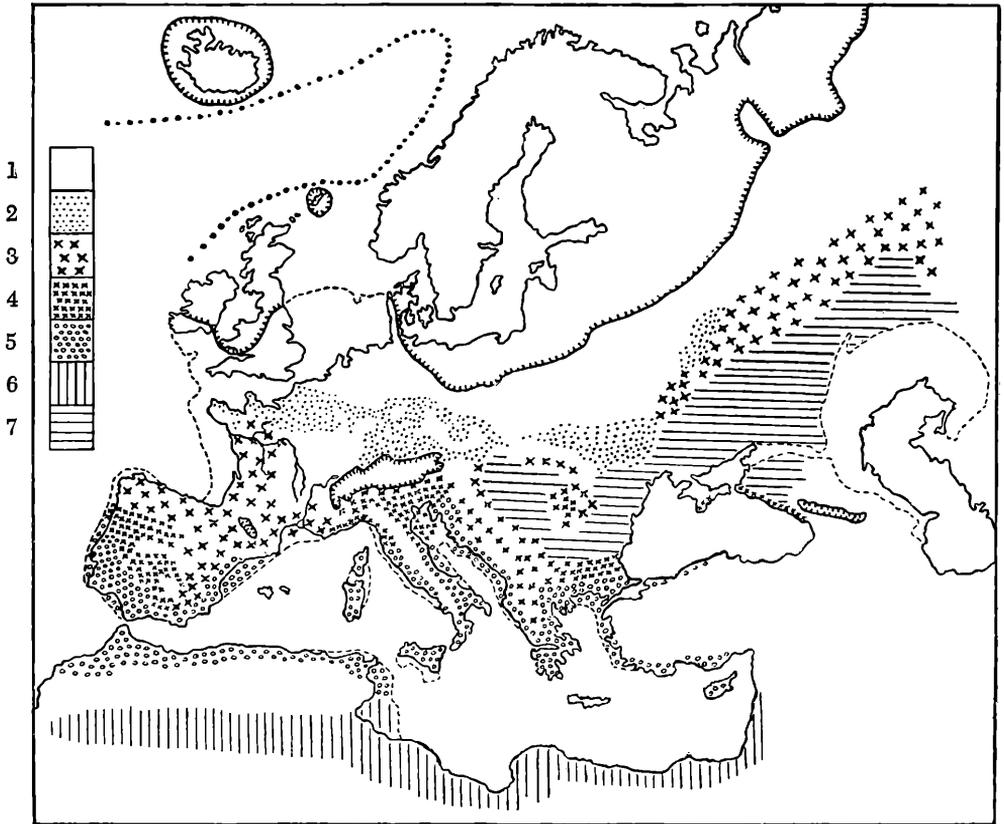


Abb. 7. Vegetationskarte von Europa und Nordafrika zur Zeit des Höhepunktes der letzten Eiszeit. (Nach R. E. MOREAU 1954.) — Die Signaturen bedeuten: Landeisgrenze (Kammlinie), Packeisgrenze (Punktlinie) und glaziale Küstenlinie (Strichellinie); ferner 1 Tundra — 2 Lößtundra — 3 Waldtundra und Waldsteppe — 4 Taiga — 5 Laub- und Mischwälder — 6 mediterrane Vegetation — 7 Steppe.

besonders fortgeschrittene Flügelanpassungen auszeichnen, also vielleicht die Vorläufer von Rotrückenvürger, Gelbspötter, Gartengrasmücke, Pirol und anderen Arten, können wir uns unter diesen Fernzüglern vorstellen. Andere, wie vielleicht Mönchsgrasmücke, Hausrotschwanz, mit weniger spitzem Flügel hatten bescheidenere Wanderungen usw. — Der Wechsel von Glazial- und Interglazialzeiten bewirkte zwar jeweils eine gewaltige Reduktion und Expansion der Brutgebiete, doch waren viele Arten in jeder Phase des Eiszeitalters zu mehr oder weniger ausgedehntem Zug genötigt. Das heißt aber, daß die Evolution der Zugeigenschaften im diluvialen Zeitraum keine bedeutenden Unterbrechungen erfuhr, sondern einen verhältnismäßig kontinuierlichen Fortgang nehmen konnte.

Wahrscheinlich hatten die Glazialepochen sogar einen fördernden Einfluß auf die Zugentwicklung. Ein großer Teil der europäischen und asiatischen Zugvogelarten wandert bis in die tropische und südlich gemäßigte Zone Afrikas. Nach der Zusammenstellung von MOREAU (1952) überwintern von 148 westpaläarktischen Sperlingsvögeln 89 Arten noch im paläarktischen Bereich, 13 überwintern teils in der paläarktischen, teils in der äthiopischen Region, bei 43 Arten liegen die Winterquartiere ganz im äthiopischen Raum; 3 Arten ziehen in die indische Region.

Die Klimaverhältnisse der Gegenwart bieten keine befriedigende Erklärung für die ferne Lage der Winterquartiere. Gewiß, auch in den Mittelmeerländern, in Nord-

afrika und im vorderen Orient kann es strenge Winter geben. Trotzdem leben dort nicht wenige kleine Insektenfresser als *Standvögel* (z. B. *Sylvia melanocephala*, *S. undata*, *S. sarda*, *S. conspicillata*, *Cettia cetti*, *Cisticola juncidis*, *Acrocephalus stentorius* u. a.). Andere beschränken sich auf kurze Wanderungen. Sollte man nicht denken, daß sie sogar empfindlicher sein müßten, als nördlichere Verwandte mit ähnlicher Ernährungsweise? Um so erstaunlicher ist es, wenn so zahlreiche Arten von den höheren Breiten bis Mittel- und Südafrika ziehen.

Stellen wir uns nun die Situation in den Eiszeitepochen vor. Von den Refugialgebieten aus war der äthiopische Raum verhältnismäßig leicht zu erreichen. Die Zugstrecke vom Mittelmeer ins mittlere Afrika ist kaum größer als die Zugstrecke von Skandinavien bis Nordafrika; sie empfindet man nicht als außergewöhnlich. Für Vogelarten, welche in der Anpassung des Flügels an Zugleistungen schon etwas fortgeschrittener waren, bildete das äquatoriale und südliche Afrika das günstigste Winterquartier. Bei der zwischen- und nacheiszeitlichen Ausbreitung behielten dann die betreffenden Arten diese Überwinterungsräume bei. Sinngemäß wird Entsprechendes auch für die Zugverhältnisse im asiatischen Raum gelten.

Daß Zugvögel sehr konservativ an den einmal entstandenen Winterquartieren festhalten, ist bekannt und durch viele Beispiele belegt. (So überwintern eine Reihe ostasiatischer Vögel wie *Apus apus pekinensis*, *Falco vespertinus amurensis* in Ostafrika und stellen sich nicht auf das nähergelegene indomalayische Gebiet um. Die in Grönland und NE-Kanada sowie die in Alaska brütenden Steinschmätzer legen ungeheure Wanderstrecken zurück, um ihre alteingebürgerten mittelafrikanischen Winterquartiere zu erreichen.)

Die eiszeitlichen Bedingungen bilden die natürlichste Erklärung für die Entstehung der fern-südlichen Winterquartiere. Auch in der Jetztzeit sind sie nicht unvorteilhaft, wie die Beziehung zwischen Zug und Vermehrungsquote zeigt. Diejenigen Zugvögel, welche nach kurzem Sommeraufenthalt in die tropische oder südlich gemäßigte Zone wandern, haben eine kleinere Eierzahl (bzw. nur eine Brut) im Vergleich zu verwandten Arten, die den Einflüssen des Winters ausgesetzt sind (vgl. KIPP 1948). Zwar nicht der Zug, aber der Aufenthalt in einem günstigen Winterquartier ist weniger gefahrvoll als die Überwinterung in nördlicheren Breiten.

Als eine *Endstufe* in der Entwicklung des Zuges kann ein Pendelzug gelten, bei dem der Vogel aus dem Gebiet des Nordsummers in das Gebiet des Südsommers wandert. Bei einigen Seeschwalben und Limicolenarten findet man einen solchen, dem Jahreslauf der Sonne entsprechenden Pendelzug in schönster Ausprägung (vgl. hierzu auch die früheren Arbeiten des Verfassers). Damit aber ein Singvogel auch nur näherungsweise eine ähnliche Stufe erreicht, müssen viele Etappen durchlaufen werden, bis endlich die Flugorganisation den dazu notwendigen Ausbildungsgrad erreicht hat.

Gerade der Wechsel von Eiszeiten und Zwischeneiszeiten mag die etappenweise Steigerung der Flugfähigkeit begünstigt haben. Die Kälteperioden bildeten den Anlaß für die Südwärtsverlagerung der Winterquartiere. In den Zwischeneiszeiten konnten sich die Brutgebiete nach dem Norden erweitern, ein Vorgang, der ebenfalls wieder eine Verlängerung der Zugwege mit sich brachte. Die Wiederholung dieser Geschehnisse mußte sich fördernd auf die Entwicklung des Zugtriebes und des Zugflügels auswirken.

In einzelnen Fällen ist der Zugtrieb in postglazialer Zeit wieder erloschen. Wie oben (S. 236) schon erwähnt, sind die südeuropäischen Populationen der Mönchsgrasmücke (*Sylvia a. atricapilla*) meist schon Standvögel, ohne daß sie im Flügelbau von den nördlichen Zugvogelpopulationen differieren. Entsprechendes gilt beim Hausrotschwanz. Der Flügel hat in beiden Fällen eine spitzere Form als bei echten

Standvögeln aus der jeweiligen Verwandtschaftsgruppe. Wir dürfen hieraus schließen, daß die Vorläufer der mediterranen Populationen in früheren Zeiträumen (Eiszeit) Zugvögel waren. Nacheiszeitlich blieb der Zugtrieb aber nur bei den nach Norden vordringenden Populationen erhalten; die südeuropäischen haben ihn eingebüßt. Zum Unterschied von primären Standvögeln können die letzteren als sekundäre Standvögel bezeichnet werden.

5. Zusammenfassung

1. Das Studium der Flügelanpassungen der Zugvögel kann als Grundlage für eine evolutionsgeschichtliche Behandlung des Vogelzuges dienen.

2. Bestimmte Indizien, die aufgezeigt werden, lassen den Schluß zu, daß die heute vorhandenen Flügelanpassungen im wesentlichen schon vor der nacheiszeitlichen Ausbreitung der Arten und Rassen ausgebildet waren. Sie müssen unter dem Einfluß des Wanderzuges in früheren geologischen Epochen entstanden sein.

3. Vielfach gehört ein als Zusanpassung zu bewertender Flügelbau zu den Artcharakteren. Wo das der Fall ist und die betreffende Art heute ein sehr fortgeschrittenes Stadium der Umbildung des Flügels aufweist, darf der Beginn der Zugentwicklung sehr wahrscheinlich in das Spättertiär (Pliozän) datiert werden.

4. Die Bedingungen für den Vogelzug im Eiszeitalter werden erörtert. Der Anlaß zu Jahreswanderungen war in den eiszeitlichen Refugialgebieten ebenso zwingend wie in der Gegenwart in nördlicheren Breiten.

5. Die eiszeitlichen Gegebenheiten begünstigten die Entstehung fern-südlicher Winterquartiere (Mittel- und Südafrika). Diese sind dann auch nacheiszeitlich beibehalten worden.

6. Bei den südeuropäischen Populationen von Mönchsgrasmücke und Hausrotschwanz, die heute meist Standvögel sind, belegt der Flügelbau einen Zug für frühere Epochen. Die betreffenden Populationen sind sekundäre Standvögel.

Literatur

- GROTE, H. (1936): Die Winterquartiere von Nachtigall und Sprosser. *Orn. Mber.* 44, S. 97—100.
- HERRE, W. (1951): Tierwelt und Eiszeit. *Biologia Generalis* 19, S. 464—489.
- JOHANSEN, H. (1956—1958): Revision und Entstehung der arktischen Vogelfauna I und II. *Acta Arctica*, Fasc. VIII und IX. Kopenhagen.
- KIPP, F. A. (1936): Studien über den Vogelzug in Zusammenhang mit dem Flügelbau und Mauerzyklus. *Mitt. Vogelwelt* 35, S. 49—80.
- (1942): Über Flügelbau und Wanderzug der Vögel. *Biol. Zbl.* 62, S. 289—299.
- (1948): Über die Eierzahl der Vögel. *Biol. Zbl.* 67, S. 250—267.
- (1955): Voraussetzungen und Folgeerscheinungen der Fernwanderungen bei Zugvögeln. *Acta XI Congr. Int. Orn.* Basel 1954, S. 643—648.
- KLEINSCHMIDT, O. (1905—1933): *Berajah*. Halle an der Saale.
- MAYR, E. (1951): Speciation in Birds. *Proc. Xth Internat. Ornith. Uppsala 1950*, S. 91—131.
- MAYR, E., und MEISE, W. (1930): Theoretisches zur Geschichte des Vogelzuges. *Vogelzug* I, S. 149—172.
- MOREAU, R. E. (1952): The Place of Africa in the Palaearctic Migration System. *Animal Ecology* 21, S. 250—271.
- (1954): The Main Vicissitudes of the European Avifauna since the Pliocene. *Ibis* 96, S. 411—431.
- RENSCH, B. (1938): Einwirkung des Klimas bei der Ausprägung der Vogelrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Flügelform und der Eizahl. *Proc. VIII. Int. Orn. Congr. Oxford 1934*, S. 285—311.
- SCHÜZ, E. (1952): *Vom Vogelzug. Grundriß der Vogelzugskunde*. Frankfurt am Main.
- STRESEMANN, E. (1948): Nachtigall und Sprosser. *Orn. Ber.* 1, S. 193—222.
- STRESEMANN, E., und ARNOLD, I. (1949): Speciation in the Group of Great Reedwarblers. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 48, S. 428—443.
- VAURIE, CH. (1953): A Generic Revision of Flycatchers of the Tribe Muscipalinae. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 100, S. 453—538.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1957/58

Band/Volume: [19_1957](#)

Autor(en)/Author(s): Kipp Friedrich A.

Artikel/Article: [Zur Geschichte des Vogelzuges auf der Grundlage der Flügelanpassungen 233-242](#)