

In den ornithologischen Handbüchern Schwedens wird die mattköpfige Sumpfmeise fast durchgehend als eine nadelwaldstete, die glattköpfige als eine laubwaldstete Art bezeichnet. In Finnland und Norwegen erschienene vogelökologische Untersuchungen haben nachgewiesen, dass *Parus atricapillus borealis* Selys dort eine typisch eurytope Art ist, die auch in reinem Laubwald brütet. Der Verf. weist auf Grund eigener Beobachtungen und Angaben in lokalfaunistischen Arbeiten nach, dass die Art auch in Schweden entsprechend weite Biotopansprüche hat. Auch *Parus p. palustris* L. ist keineswegs absolut laubwaldgebunden, sondern kann auch in Mischwald brüten, namentlich an Waldrändern.

Auch die alte Auffassung, dass die mattköpfige Sumpfmeise immer, die glattköpfige nie selbst die Nesthöhle hackt, ist nicht ausnahmslos richtig, wie mit Beispielen belegt wird.

Parus atricapillus borealis brütet ein wenig später als *palustris* (vgl. die tabellarische Übersicht über frische Gelege S. 38). Die Eierzahl ist bei beiden Arten fast vollkommen gleich (Übersicht S. 39).

Über den 10jährigen Massenwechsel bei pflanzenfressenden Vögeln und Säugetieren nebst einigen Gesichtspunkten zu seiner Erklärung.

OLAVI KALELA.

„For den som søker trengte noget dyperere inn i spørsmålet om årsakene til artenes fluktuasjoner, blir det mere og mere innlysende at disse på den ene siden må søkes i faktorer, vi ennå ikke kjenner, og på den annen side at de sannsynligvis både er av sammensatt natur og meget universelt gjeldende, siden de øver sin håndgripelige virkning samtidig på et så stort kompleks som de synkront svingende arter utgjør“ (Brocø 1928).

Zur Charakteristik des 10jährigen Massenwechsels.

Vor allem im nördlichen Nordamerika, wo die Jagd seit jeher eine besonders wichtige Stellung im Wirtschaftsleben einnimmt, hat man bekanntlich schon früh die Erfahrung gemacht, dass die Frequenz vieler jagdbarer Tiere schroffen Schwankungen unterworfen ist, eine Beobachtung, die sich auch in vielen anderen Gegenden hat bestätigen lassen. Im Wellental des Massenwechsels

beträgt die Ausbeute oft nur ein Zehntel von derjenigen auf dem Wellenkamm, und besonders angestellte Felduntersuchungen haben noch viel schroffere Differenzen an den Tag gebracht.

Ferner hat man die Aufmerksamkeit schon seit einem halben Jahrhundert darauf gerichtet, dass der Massenwechsel in mehreren Fällen ungemein regelmässig stattfindet. Das klassische Beispiel hierfür ist der nordamerikanische „varying hare“, *Lepus americanus*, sowie einige von ihm nahrungsökologisch abhängige Raubtiere, vor allem der kanadensische Luchs *Lynx canadensis*. Diesen Verhältnissen hat jüngst MACLULICH (1937) eine gründliche Untersuchung gewidmet. Die letzten Wellenkämme für *Lepus americanus* sind in Kanada in den folgenden Jahren eingetroffen: 1856, 1864, 1875, 1886, 1895, 1904, 1914, 1924 und 1934. Die Frequenzschwankungen des Luchses lassen sich auf Grund der Rauchwarenstatistik sogar seit der Mitte des 18. Jahrhunderts verfolgen, und es zeigt sich während dieser ganzen Zeitspanne ein ungewöhnlich regelmässiger Massenwechsel mit durchschnittlicher Periodenlänge von fast genau 10 (8 bis 12) Jahren.

Bei vielen Hühnervögeln ist der Massenwechsel bekanntlich ebenfalls sehr ausgeprägt und besonders bei manchen Tetraoniden tritt hier wieder eine 10jährige Rhythmik hervor. Die besten Beispiele stammen auch in diesem Fall aus Kanada, wo zuletzt CLARKE (1936) diese Verhältnisse mit der „ruffed grouse“, *Bonasa umbellus*, als Hauptgegenstand untersucht hat. Die den Höchstjahren folgenden Diminutionen (nicht Minima!) sind in Ontario in den folgenden Jahren eingetroffen: 1874, 1883—84—85, 1894—95, 1904—05—06, 1914—16, 1924—25, 1933—34 (wahrscheinlich auch —35). Der Massenwechsel gewisser anderer von CLARKE untersuchten Hühnervögel stimmt mit demjenigen der *Bonasa umbellus* überein.

Aus der Alten Welt stehen nicht annähernd so detaillierte Daten über den Massenwechsel jagdbarer Tiere zur Verfügung wie aus Nordamerika. Was Nordeuropa betrifft, haben diese Verhältnisse in Norwegen die grösste Aufmerksamkeit auf sich gelenkt. So weisen jedenfalls die von DAHL (1935) in Norwegen und von AIRAKSINEN (1941) in Finnland angestellten Untersuchungen darauf hin, dass ein 10jähriger Massenwechsel wenigstens beim Auer- und Birkhuhn (*Tetrao urogallus* und *Lyrurus tetrix*) vorkommt (Abb. 1).

Neben den jagdbaren Tieren können die Frequenzoszillationen am vorteilhaftesten bei denjenigen Arten untersucht werden, die

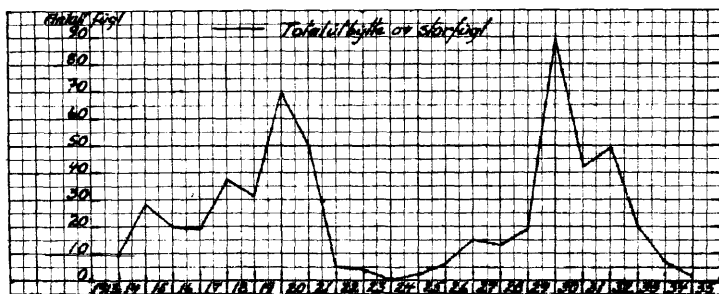


Abb. 1. *Tetrao urogallus*: Anzahl erlegter Vögel in einem genau kontrollierten Jagdrevier in Hallingdal, Norwegen in den Jahren 1913—1935. (Aus DAHL 1935.)

ausgeprägte Massenwanderungen aufweisen, und bei denen diese Wanderungen, wie z. B. beim Lemming, eine Folgeerscheinung des Populationszuwachses darstellen. Bei manchen Raubtieren kommen bekanntlich Invasionen vor, die die Frequenz der entsprechenden Beutetiere widerspiegeln. Eine 10jährige Rhythmik kommt deutlich in den folgenden Jahreszahlen zum Vorschein, die das maximale Wintervorkommen der betr. Arten in der Gegend von Toronto, Ontario illustrieren (SPEIRS 1939): *Accipiter atricapillus* 1886/87, 1896/97, 1906/07, 1926/27, 1935/36; *Bubo virginianus* 1887/88, 1897/98, 1907/08, 1916/17, 1927/28, 1936/37. Sehr beleuchtend sind die Untersuchungen SIIVONENS (1941) an dem Seidenschwanz, *Bombycilla garrulus*¹⁾. Sie beziehen sich auf Verhältnisse teils in den Brutgebieten (Nordfinnland), teils im Invasionsgebiet (Süd-Finnland, Ungarn). SIIVONEN hat als erster betont, dass die winterlichen sog. Grossinvasionen des Seidenschwanzes in Ungarn eine durchschnittlich 10jährige Rhythmik hervortreten lassen, wie dies denn auch deutlich aus folgenden von WARGA dargestellten Jahreszahlen hervorgeht: 1843/44, 1882/83, 1892/93, 1903/04, 1913/14, 1923/24, 1932/33, denen sich noch die Invasionen 1833/34, 1851/52, 1860/61 und 1871/72 anschliessen dürften. Die in Ungarn festgestellten Grossinvasionen stellen z. T. sog. Nord-, teils sog. Ostinvasionen dar. Da das ungarische Material somit einigermassen heterogen ist (ein Umstand, dessen Bedeutung weiter unten besprochen wird), mögen noch die Grossinvasionen Erwähnung finden, wie sie

¹⁾ Diese Art ernährt sich bekanntlich während des grössten Teils des Jahres von Beeren, im Hochsommer von Insekten.

aus dem finnischen Material hervorgehen und sich auf Bewegungen einer bedeutend einheitlicheren Population beziehen. Diese sind: 1883/84, 1891/92, 1903/04, 1913/14, 1931/32, 1941/42 (bezüglich der letztgenannten Invasion s. LEHTONEN 1943). — SIIVONEN hat den Nachweis gebracht, dass die Grossinvasionen mit der Kulmination der Massenzunahme der Art in den nördlichen Brutgebieten zusammenfallen.

In Anbetracht dessen, dass sich der tierische Massenwechsel nur in relativ wenigen günstigen Fällen längere Zeitspannen hindurch verfolgen lässt, deuten schon die obenerwähnten Beispiele, die sich auf Tiere aus verschiedenen ökologischen und systematischen Gruppen beziehen, darauf hin, dass der 10jährige Massenwechsel insbesondere in der Tierwelt der nördlichen Nadelwaldzone eine nicht unbedeutende Ausdehnung besitzen dürfte.

Es wäre sehr wichtig, die regionalen Verschiedenheiten in der Intensität des 10jährigen Massenwechsels näher auseinandersetzen zu können. In den südlichen Teilen des Verbreitungsgebietes von *Lepus americanus* kommt der Massenwechsel in ausgeprägter Form nicht mehr vor (HOWELL 1923). Aus Finnland weiss man durch AIRAKSINENS (1941) Untersuchungen, dass der Massenwechsel des Auer- und des Birkhuhns in den nördlichsten Teilen der Nadelwaldzone am schroffsten ist, in Mittelfinnland noch deutlich in Erscheinung tritt, aber bereits in den südlichen Teilen des Landes bedeutend schwächer wird. Unter den oben näher behandelten Tierarten erstreckt sich nur die Verbreitung des Hasen bis in die arktischen Gegenden, dem Verfasser ist aber nicht bekannt, wie sich die Intensität seines dortigen (und z. B. in Präriengebieten festzustellenden) Massenwechsels zu derjenigen in der Nadelwaldzone verhält. Der allgemeinen Erfahrung nach kommt aber der periodische Massenwechsel der Landwirbeltiere gerade teils in den arktischen und borealen, teils in den Steppengebieten (und anderen Trockengebieten) in besonders markierter Form vor; vor allem aus den Tropen sind dagegen nur wenige Beispiele für ihn bekannt.

In diesem Zusammenhang mag noch die Länge und die Variationsamplitude des zu besprechenden Massenwechselzyklus mit einigen Worten berührt werden.

Die längsten, auf *Lynx canadensis* und *Lepus americanus* bezüglichen, Serien beweisen, dass die durchschnittliche Zyklenlänge

des Massenwechsels bei diesen Arten nicht genau zehn, sondern ungefähr 9,7 Jahre betragen hat (MACLULICH, p. 108 u. 112). Dies bedeutet, dass durchschnittlich jeder vierte Zyklus während der betr. Zeitperiode 9jährig gewesen ist.

Die Variationsamplitude des Massenwechselzyklus mag durch folgende Zusammenstellung beleuchtet werden (Tab. 1).

Tabelle 1. Verteilung der Zyklen verschiedener Länge bei einigen Arten mit „10jährigem“ Massenwechsel.

	Periodenlänge (Jahre)						
	8	9	10	11	12	(18)	(20)
	Anzahl der beobachteten Fälle						
<i>Lynx canadensis</i>	2	5	3	1	2	—	—
<i>Lepus americanus</i>	2	—	3	3	—	—	—
<i>Bubo virginianus</i>	—	2	2	1	—	—	—
<i>Accipiter atricapillus</i>	—	1	2	—	—	—	1
<i>Bombycilla garrulus</i> (Ungarn 1882/83—1932/33)	—	1	3	1	—	—	—
<i>Bombycilla garrulus</i> (Finnland 1883/84—1941/42)	1	—	2	—	1	1	—

Am durchaus häufigsten kommen also gerade die 10- und 9jährigen Zyklen vor, aber auch die 8-, 11- und 12jährigen sind nicht selten. In zwei Fällen ist ein Maximum, jedenfalls in ausgeprägter Form, nicht in Erscheinung getreten.

Die zweite wichtige und viel untersuchte Periodenlänge des periodischen Massenwechsels bei den Landsäugetieren ist die (3-) 4jährige. Sie kommt bekanntlich bei den Kleinnagern häufig vor.

Auch von weiteren Periodenlängen, wie etwa von 6- und 8jährigen, sind Beispiele herangezogen worden (s. z. B. MIDDLETON 1934, SPEIRS 1939). Wenigstens auf Grund des bisher vorliegenden Materials hat es jedoch den Anschein, als kämen wirklich bedeutungsvolle Perioden nur in ganz geringer Zahl vor und unter diesen sind in bezug auf Jähe, Regelmässigkeit und weite Verbreitung gerade die 10- und 4jährigen durchaus die wichtigsten (vgl. ELTON 1924).

Die wichtigsten Hypothesen zur Erklärung des periodischen Massenwechsels.

Über die Realität der obenbeschriebenen Besonderheiten des 10jährigen Massenwechsels liegen, soweit der Verfasser weiss, keine Meinungsverschiedenheiten vor. Dagegen gehen die Auffassungen über seine Ursachen trotz fleissiger, schon durch mehrere Jahrzehnte hindurch ausgeführter Untersuchungen noch schroff auseinander, und alle diesbezüglichen Hypothesen sind auf so auffallende Schwierigkeiten gestossen, dass die diesbezügliche Forschung fast in eine Sackgasse zu geraten scheint. In bezug auf die Raubtiere scheint die Erklärung allerdigs klar; ganz offenbar werden ja ihre Massenschwankungen durch die Nahrungsverhältnisse bestimmt. Es besteht aber nach wie vor das ungelöste Hauptproblem: durch welche Faktoren wird das Verhältniss der Nativität und Sterblichkeit der Pflanzenfresser derart reguliert, dass diese in ihrer Jähe und Regelmässigkeit so sonderbaren Frequenzoszillationen entstehen, wie sie vor allem dem 10jährigen Massenwechsel eigen sind.

Die zahlreichen Erklärungsversuche des periodischen Massenwechsels lassen sich um zwei Haupthypothesen herum gruppieren, von denen sich die eine auf die sog. biotische, die andere auf die klimatische Kontrolle gründet.

Die biotische Kontrolle. Unter Bezugnahme auf Erscheinungen, die in der vorliegenden Studie behandelt werden, bedeutet die biotische Kontrolle in der Hauptsache folgendes (s. z. B. MACLULICH, p. 118 ff.; über andere Formen der biotischen Kontrolle s. z. B. KALELA 1941): Nach einem Minimum vermehrt sich die Population allmählich, bis sie eine gewisse Dichte erreicht hat, die für die Ausbreitung ansteckender Krankheiten günstig ist. Unter Einwirkung der letzteren sinkt die Dichte rasch auf ein neues Minimum. Die übriggebliebene Population, die zu einer neuen Massenzunahme Anlass gibt, wird durch Individuen aufrecht erhalten, die gegen die Seuchen immun und auf besonders günstigen Biotopen zurückgeblieben sind. Auf diese Weise setzt sich der Massenwechsel fort, ohne dass man voraussetzen brauchte, dass die äusseren Faktoren auf ihn irgendwelchen Einfluss ausübten.

Darüber dass die verschiedenen Formen der biotischen Kontrolle (beim Seidenschwanz z. B. müssen die Invasionen als solche als wichtiger populationsvernichtender Faktor gelten, s. SIIVONEN 1941)

für den Massenwechsel im allgemeinen von äusserst wichtiger Bedeutung sind, besteht natürlich kein Zweifel, und namentlich das oft so charakteristische schroffe Aufhören des Massenvorkommens findet durch sie eine plausible Erklärung. Sehr fraglich erscheint dagegen, ob sich jene fast mathematische Regelmässigkeit und das Vorkommen der gemeinsamen Periodenlänge bei ökologisch und systematisch weit unterschiedenen Tierarten, von welchen Verhältnissen immer neue Fälle bekannt werden, wirklich durch die biotische Kontrolle erklären lassen. Wie wäre z. B. zu verstehen, dass der Zyklus des Massenwechsels immer soz. in seine alte Bahn zurückkehrt, während seine Länge in den einzelnen Fällen jedoch zwischen 8 bis 12 Jahren schwankt? Und wie könnte ein Wellenkamm, wenigstens in ausgeprägter Form, ganz ausbleiben, während der folgende wieder in dem bestimmten im voraus zu berechnenden Zeitpunkt eintrifft (vgl. SIIVONEN 1941)? Offenbar wechselt die Populationsdichte, bei welcher der Massenzusammenbruch eintritt, sehr beträchtlich, was auf Grund der Seuchenhypothese kaum zu erklären ist (vgl. BRAESTRUP 1940 a).

Neuere Untersuchungen über die den Massenuntergang bedingenden Faktoren. Neuere Untersuchungen, die gerade an dem klassischen Objekt der Erforschung des 10jährigen Massenwechsels, dem *Lepus americanus*, ausgeführt worden sind, haben auch direkt dazu beigetragen, die primär bestimmende Bedeutung der ansteckenden Krankheiten auf den Verlauf des Massenwechsels in Zweifel zu ziehen. Die Untersuchungen von GREEN und seinen Mitarbeitern (s. z. B. GREEN, LARSON & BELL 1939) zeigten nämlich, dass das Massensterben der Hasen nicht durch Parasiten, Bakterien oder Virus, sondern durch eine nicht ansteckende, aber sonst ihrem Wesen nach noch in vieler Hinsicht ungeklärte sog. „chock disease“, verursacht wurde¹⁾. Dieser Krankheit ist eigen, dass anscheinend gesunde Tiere innerhalb einiger Minuten an charakteristischen Krämpfen sterben. Hauptsächlich mit den obengenannten Ergebnissen als Ausgangspunkt hat BRAESTRUP (1940 a und b, 1941) vielseitiges Material gesammelt, welches darauf hindeutet, dass die Grundursache des Massenuntergangs in der Schwankung der qualitativen Zusammensetzung der pflanzlichen Nahrung der betr. Tiere liegt. Ein

¹⁾ Dass auch ansteckende Krankheiten bei dem Massenzusammenbruch oft eine wichtige Rolle spielen, dürfte jedoch ausser Zweifel stehen.

Pessimismus sollte dabei Mangelkrankheiten hervorrufen. Auch bei den Pflanzenfressern wäre der Massenwechsel somit im Grunde genommen ein nahrungsökologisches Problem. Eine ähnliche Hypothese ist schon früher von HEAPE (1931)¹⁾ ausgesprochen worden, indem er die E-Avitaminose als Erklärung des Massenzusammenbruchs heranzieht²⁾, während BRAESTRUP die Grundursache in der Schwankung gewisser Mineralsalze erblickt. Auch andere Forscher wie BAASHUUS-JESSEN (1937 u. a.) und SPØRCK HASLUND (1937) sind zu ähnlichen Resultaten gelangt. Nach all diesen Auffassungen wäre die Bedeutung der ansteckenden Krankheiten sekundär, indem die mangelkranken Tiere gegen Seuchen besonders empfindlich sind. (Die theoretisch wichtige Auffassung, dass die Bedeutung der Seuchen nicht primärer sondern sekundärer Natur ist, ist übrigens auch unabhängig von den Mangelkrankheitshypothesen von mehreren Forschern ausgesprochen worden, s. z. B. die Untersuchungen der Grouse Committee 1911, sowie die von NORDHAGEN 1928 und KLOSTER 1936.)

Die Sonnenfleckenhypothese. Durch die Mangelkrankheiten an sich wird natürlich die Regelmässigkeit der Periodizität keineswegs erklärt und alle diesbezüglichen Hypothesen setzen denn auch die Einwirkung irgendwelcher rhythmischer Klimaoszillationen voraus (HEAPE hat in diesem Zusammenhang auf die ultraviolette Strahlung hingewiesen), von denen die qualitative Zusammensetzung der Pflanzensubstanz ihrerseits abhängig sein muss. Auch hier bewegen wir uns im Wesentlichen auf einem unbekanntem Gebiet. Auf jeden Fall haben die obigen Auseinandersetzungen auf einem Umweg zu dem zweiten Hauptklärungsgrund geführt, der schon lange völlig unabhängig von den Mangelkrankheitshypothesen, lediglich auf Grund des äusseren Verlaufs des Massenwechsels dargelegt worden ist. Von den letztgenannten Verhältnissen ausgehend folgerte nämlich ELTON (1924), dass nur die Klimaoszillationen als Erklärung in Betracht kommen können und dass namentlich der 10jährige Massenwechsel periodisch wirkende kosmische Faktoren voraussetzt³⁾.

Es ist nur natürlich, dass ELTON den 10jährigen Massenwechsel

¹⁾ Diese Arbeit ist dem Verfasser nur durch Referate bekannt.

²⁾ HEAPE hält auch die direkte Einwirkung gewisser Strahlungsfaktoren auf den Vitaminhaushalt der Tiere für möglich.

³⁾ In späteren Arbeiten hat ELTON auch den Anteil der biotischen Faktoren beim Zusammenbruch des Massenvorkommens kräftig betont.

mit der Sonnenfleckenperiodizität in Zusammenhang brachte. Ist doch diese die einzige astronomische Periode von mehr als einem Jahr Periodenlänge, der eine meteorologische Bedeutung allgemein zuerkannt wird (vgl. z. B. WAGNER 1940) und deren Länge zudem der des Zyklus des 10jährigen Massenwechsels auf jeden Fall sehr nahe kommt. Namentlich auf dem Gebiet der Hydrobiologie gilt denn auch die Sonnenfleckenperiodizität nach wie vor als wichtiger Massenwechsel bedingender Faktor. Dagegen konnte MACLULICH (p. 104 ff.) überzeugend nachweisen, dass der Massenwechsel des *Lepus americanus* nicht mit der Sonnenfleckenperiodizität korreliert sondern einen deutlich kürzeren Zyklus aufweist. (Dasselbe Ergebnis muss zugleich für alle obenbehandelten Tiere gelten.) Die meteorologischen Wirkungen der Sonnenflecken kommen weiterhin am deutlichsten in den Tropen, nach den Polen zu aber nur sehr schwach zum Vorschein, was mit der regionalen Verteilung des periodischen Massenwechsels schlecht übereinstimmt (vgl. S. 45).

Einige neue Gesichtspunkte.

Die regionale Verschiebung des Massenwechselzyklus. Ein sehr bemerkenswerter Umstand, der sich nicht einmal prinzipiell durch eine nach der Art der Sonnenfleckenperiodizität auswirkende Faktorgruppe erklären lassen dürfte, geht aus den Untersuchungen von CLARKE und MACLULICH hervor.

Es ergab sich nämlich, dass der Massenwechsel ein und derselben Art in den verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes nicht synchron stattfindet, was übrigens schon ELTON (1925) bemerkt hatte. Die regionale Verschiebung des Zyklus scheint aber eine gewisse Regelmässigkeit aufzuweisen, die bei kausaler Erörterung des Phänomens weitere Stützpunkte liefern kann.

Über die besagten Verhältnisse bei *Lepus americanus* schreibt MACLULICH (p. 23) folgendes: „There appears to have been a progression through the country in the phase of the cycle. The condition of abundance was reached and passed first in the maritimes, southeastern Ontario, southern British Columbia, and the Mackenzie delta, and occurred last in the interior of the continent in the northern part of the Canadian life zone, and the southern part of the Hudsonian life zone, and in Alaska and Yukon.“ In dem beigefügten Diagramm (Abb. 2) hat MACLULICH seine diesbezüglichen Resultate in gedrängter Form wiedergegeben. Daraus geht hervor, wie sich

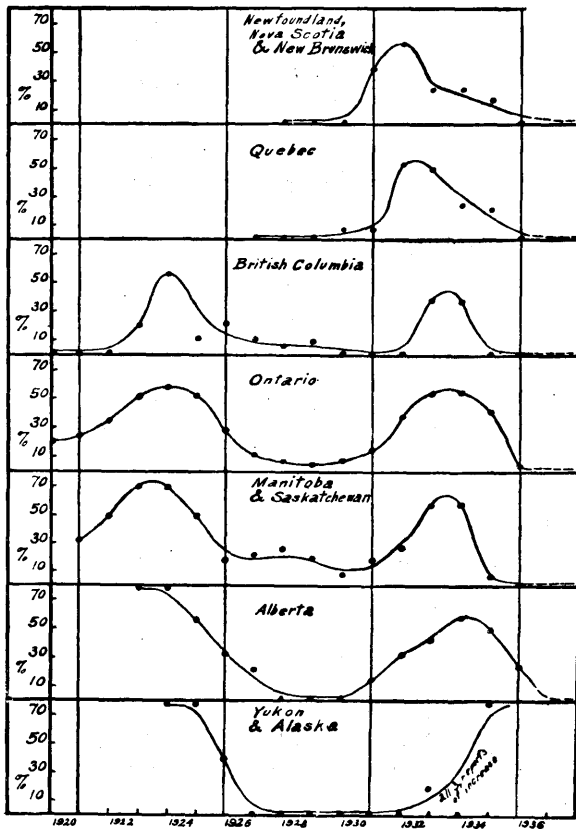


Abb. 2. *Lepus americanus*: Zeitpunkte des Populationsmaximums in den verschiedenen Teilen Kanadas. (Aus MacLulich 1937.)

der Zeitpunkt des letzten untersuchten Massenvorkommens über den Kontinent verschiebt, so dass er in den östlichen Provinzen auf das Jahr 1932, in dem kontinentalen Alberta auf das Jahr 1934 fällt, dann aber wieder in dem durchschnittlich maritimeren British Columbia etwas früher, 1933, eintritt. Am spätesten, i. J. 1935, wird der Höhepunkt im nördlichen Gebiet von Alaska—Yukon erreicht ¹⁾).

¹⁾ Nähere Einzelheiten gehen aus der folgenden Aussage MacLulichs (p. 22 ff.) hervor: „It is seen that the last years of great abundance were as follows: (— — —) Newfoundland (insufficient data); maritime provinces and St. Lawrence valley in 1932; central Quebec, 1933; southern parts of the prairie provinces, 1933; northern parts of the prairie provinces, 1934;

Aus dem ganzen zur Verfügung stehenden Material ergibt sich als allgemeine Richtung — die einzige Ausnahme wird in der Tat von dem Mackenzie-Delta gebildet — dass der Massenwechsel seinen Höhepunkt in südlichen Gegenden früher (in einem früheren Jahr) als in nördlichen, in den maritimen früher als in den kontinentalen erreicht.

Die diesbezüglichen Untersuchungen CLARKES (p. 20 ff.) an *Bonasa umbellus* zeigen freilich im Einzelnen keine so ausgeprägte Regelmässigkeit wie die oben wiedergegebenen, doch ist die gemeinsame Tendenz in den beiden Fällen unverkennbar. Bemerkenswert ist, dass die östlichen maritimen Provinze in CLARKE'S Material gesondert behandelt worden sind, wodurch der Kontrast zwischen ihnen und den Binnenlandgegenden noch schärfer hervortritt als im Material MACLULICH'S. Der letzte Höhepunkt wurde in Nova Scotia 1928—29, in New Brunswick 1931 erreicht. Das ganze Binnenlandgebiet von Quebec bis Alberta weist im grossen und ganzen übereinstimmende Verhältnisse mit kleinen, etwas „unregelmässigen“ Abweichungen auf: Quebec 1933 (ein nur unbedeutend weniger markierter Höhepunkt bereits 1931), Ontario 1932—33, Manitoba und Saskatchewan 1932, Alberta 1932—33. In British Columbia traf der Höhepunkt auch bei *Bonasa* etwas früher, 1931 (1932) ein, und in Alaska wurde er schliesslich i. J. 1933 erreicht ¹⁾.

Wird der Massenwechsel durch unbekannte klimatische Faktoren bedingt? Ausserdem, dass die Periodenlänge des 10jährigen Massenwechsels derjenigen der einzigen bekannten meteorologisch wirksamen kosmischen Periodizität, die hier in Betracht kommen könnte, nämlich der Sonnenfleckenperiodizität, nicht entspricht, sind aus dem vorigen gewisse Verhältnisse hervorgegangen, die sich,

Northwest Territories north to Great Bear lake (insufficient data but what there is puts the date as 1933 or more probably 1934); Mackenzie river delta, 1932 or 1933; Yukon and Alaska, 1935; southern British Columbia, 1932; northern British Columbia, 1933 and 1934.“

¹⁾ In guter prinzipieller Übereinstimmung mit seinen übrigen Ergebnissen fand MACLULICH (p. 18 ff.), dass sich der Massenwechsel von *Lepus americanus* in den hochgelegenen Teilen Ontarios im Verhältniss zu den niedrigeren verspätete. Damit stimmen aber CLARKES Untersuchungen an *Bonasa umbellus* nicht überein, so dass diese Frage als offen gelten muss.

wie schon im voraus bemerkt wurde, durch einen nach der Art der Sonnenfleckenperiodizität auswirkenden meteorologischen „Mechanismus“ kaum erklären lassen. Freilich ist in bezug auf die Sonnenfleckenperioden festgestellt worden, dass „in höheren Breiten der veränderliche und örtlich verschiedene Einfluss der Streuung im Vordergrund steht“ (WAGNER 1940, p. 191). Eine Regelmässigkeit von oben beschriebener Art und so grosse Unterschiede sogar auf relativ kleinen Distanzen (vgl. z. B. die Zeitpunkte für Nova Scotia und Ontario bei *Bonasa umbellus*) dürften aber nicht vorausgesetzt werden können. Muss also die klimatische Erklärungsweise aus diesem Grunde scheitern?

Die nachfolgende völlig theoretische Darstellung soll beweisen, dass dem wenigstens prinzipiell nicht so zu sein braucht.

Vorerst muss bemerkt werden, dass die Logik der von ELTON i. J. 1924 gezogenen Schlussfolgerungen durch die obigen Darlegungen nicht erschüttert wird. Vielmehr machen die immer neuen bekannt gewordenen Fälle die Schlussfolgerung noch dringender, dass keine anderen als irgendwelche meteorologischen Faktoren von mathematisch regelmässigem Verlauf als Erklärung in Betracht kommen können. Ist dieses richtig, so bleibt nur die Konsequenz, dass es sich um irgendwelche unbekannt meteorologisch wirksame Faktoren handeln muss, und zwar wahrscheinlich um solche, deren Einwirkungsmechanismus irgendwie grundsätzlich von dem der Sonnenfleckenperiodizität abweicht.

Zu dem folgenden Erklärungsprinzip, das als Arbeitshypothese vielleicht Beachtung verdient, haben einige von KRÖGER (1941) neulich vorgelegte Gesichtspunkte den nächsten Anstoss gegeben ¹⁾.

Das betr. Prinzip enthält folgendes: 1. Es handelt sich um astronomisch bedingte kurzperiodische meteorologische Oszillationen von mathematischer Regelmässigkeit. 2. Die Wirkung dieser Oszillationen kombiniert sich in der Lebewelt zu vieljährigen Perioden durch einen sog. kritischen Zeitpunkt.

Die Bedeutung des kritischen Zeitpunktes. Kritische Zeitpunkte spielen in der Ökologie und Biogeographie bekanntlich eine sehr wichtige Rolle und auch in der Massenwechsellehre haben sie nicht ohne Beachtung bleiben können.

¹⁾ Dies bedeutet keine Stellungnahme zu KRÖGERS rein physikalischen, bisher nur in der Form vorläufiger Mitteilungen vorgelegten Auffassungen.

Was die uns hier allein interessierenden Landwirbeltiere betrifft, hat KOLTHOFF bereits 1895 über den Massenwechsel der Tetraoniden eine Hypothese vorgelegt, bei der der kritische Zeitpunkt eine ausschlaggebende Rolle spielt. Er erblickte nämlich die Ursache des Phänomens darin, dass die Eier und neu ausgeschlüpften Jungen der Hühnervögel in gewissen Jahren durch die frühsummerlichen Nachtfröste beträchtlich dezimiert werden. Nach neueren Untersuchungen (s. z. B. CLARKE u. AIRAKSINEN) dürfte die Hypothese KOLTHOFFS als solche jedoch nicht Stand halten, jedenfalls nicht in bezug auf die Hühnervögel und noch schlechter stimmt sie für Tiere, die sich mehrmals jährlich fortpflanzen.

Bei seinen Untersuchungen über das Moorschneehuhn in Norwegen kam NORDHAGEN (1928) zu dem Ergebnis, dass der Massenwechsel dieser Art mit dem Reichtum der Waldbeere wesentlich zusammenhänge. (Die Abhängigkeit wäre nach NORDHAGEN eine indirekte indem der Vogelbestand nach schlechten Beerenjahren gegen die Seuchen — gemeint ist vor allem die Coccidiose — minder resistent ist als sonst.) Da der Beerenreichtum der einzelnen Arten seinerseits von den zu der Blütezeit, vielleicht während einiger Nächte, herrschenden meteorologischen Bedingungen wesentlich abhängt, bietet die genannte Erklärung, der freilich nicht einstimmig beigegeben worden ist, ein sehr anschauliches Beispiel für die vermutliche Wirkungsweise des kritischen Zeitpunktes.

Auf Grund der Mangelkrankheitshypothesen von HEAPE, BRAESTRUP u. a. ist ebenfalls wohl annehmbar, dass diejenigen Schwankungen der qualitativen Zusammensetzung der Pflanzensubstanz, die nach den genannten Forschern die Grundursache der in Rede stehenden Massenwechslerscheinungen der Pflanzenfresser darstellen, während einer kurzen, jahreszeitlich fixierten Zeitspanne bestimmt werden. Ganz besonders wendet sich die Aufmerksamkeit dabei auf die rasche Entwicklungszeit der Vegetation im Frühjahr und Frühsommer. Ist doch etwa aus der landwirtschaftlichen Praxis genugsam bekannt, wie die qualitative Zusammensetzung der Weiden- und Ackerpflanzen je nach den meteorologischen Bedingungen der Wachstumsperiode in hohem Grade schwankt.

Worin die biologische Wirkungsweise des u. E. unbedingt vorauszusetzenden meteorologischen Faktors letzten Endes auch bestehen mag, wesentlich ist hier nur die Annahme, dass er nur in einer kurzen jahreszeitlich fixierten Zeitspanne zur Auswirkung gelangt. Hier liegt der einzige grundsätzliche Unterschied unserer Ausführungen gegenüber der Sonnenfleckenhypothese. In guter Übereinstimmung scheinen mit einer derartigen Erklärungsweise die weiter oben (S. 45) wiedergegebenen regionalen Züge des Massenwechsels zu ste-

hen, vor allem wenn man annimmt, dass der kritische Zeitpunkt im Frühling oder Frühsommer liegt. In der Lebewelt der borealen und noch ausgeprägter der arktischen Gegenden bedeuten ja der Frühling und Frühsommer — in den ariden Gebieten der Einbruch der Regenperiode — eine Phase intensiver Entwicklung. Sowohl die vegetativen als die fruktifikativen Wachstums- und Entwicklungserscheinungen der Pflanzenarten zeigen in den besagten Gegenden einen besonders rapiden Verlauf. Es ist ohne weiteres klar, dass der meteorologische Einfluss gerade auf dem Höhepunkt der Entwicklung am wirksamsten ist, und dass mithin sogar ganz kurzfristigen meteorologisch extremen Bedingungen eine entscheidende Bedeutung für die betr. Erscheinungen zukommen kann.

Der Einfluss kurzfristiger meteorologischer Perioden. Die zweite Voraussetzung des in Rede stehenden Prinzips besteht im Vorhandensein kurzfristiger, mathematisch regelmässiger meteorologischer Oszillationen. Bisher sind deren nur wenige bekannt. Als Beispiel mag die Chandler'sche Periode der Polbewegung von 420 Tagen angeführt werden, der allerdings kaum eine praktische Bedeutung zukommt. Aus dem Gebiet des Erdmagnetismus ist die der Sonnenrotation entsprechende 27tägige Periode magnetischer Störungen wohlbekannt. Mehrere entsprechende Perioden sind u. a. von HOLZHEY (1940) und KRÖGER (1941) angeführt worden, sie dürften aber noch nicht allgemeiner wissenschaftlich diskutiert worden sein. Nehmen wir an, es gäbe mehrere solche Perioden und unter ihnen auch solche (etwa irgendwelche Strahlungsfaktoren), die einen spezifischen Einfluss auf die dem Massenwechsel zugrundeliegenden Bedingungen (etwa gerade auf die qualitative Zusammensetzung der Pflanzensubstanz) ausüben.

Um das in Rede stehende Prinzip durch ein Beispiel zu beleuchten, nehmen wir beliebig an, es gäbe eine astronomische Periodizität von 74.⁵⁴ Tagen (wie dieser Wert erhalten worden ist, geht aus dem folgenden Kapitel hervor), der ein Einfluss von besagter Art zukommt. Es falle das meteorologische Pessimum der 74.⁵⁴ tägigen Periode in einem gewissen Jahr mit dem Höhepunkt der kritischen Zeitspanne zusammen. Es ist leicht auszurechnen, dass das Pessimum im folgenden Jahr wieder um dieselbe Zeit, jedoch 7.⁴⁵ Tage später eintritt. Vorausgesetzt, dass der kritische Zeitpunkt von

Jahr zu Jahr zeitlich genau fixiert wäre, würde es genau zehn Jahre dauern ehe das Pessimum der 74.⁵⁴tägigen Periode mit dem Höhepunkt der kritischen Epoche wieder zusammenfällt. Dadurch müsste in der Massenentwicklung der betr. Tierart ein 10jähriger Wechsel zustandekommen.

Vom Standpunkt der Mangelkrankheitshypothese aus ist es gar nicht nötig, vorauszusetzen, dass die Jähe des Massenwechsels zu den Schwankungen des meteorologischen Einflusses direkt proportional wäre — unter einer solchen Voraussetzung müsste übrigens die Sonnenfleckenhypothese von vornherein scheitern (vgl. ELTON 1924). Es genügt, dass die Konstitution der Tiere durch die Verschlechterung der Nahrung überhaupt geschwächt wird. Dadurch wird die Population empfänglich gegen Seuchen und andere äussere Bedingungen, die zu ihrem Zusammenbruch effektiv mitwirken.

Tatsächlich bleibt der kritische Zeitpunkt natürlich nicht jahraus jahrein zeitlich genau fixiert sondern wechselt innerhalb gewisser Grenzen je nach dem Einfallen des Frühlings resp. Sommers. Diese zeitliche Streuung der kritischen Epoche hat zur Folge, dass die unter den obengenannten Voraussetzungen entstehende Periodizität ihrerseits nicht genau 10jährig verbleiben kann, sondern eine gewisse Variationsamplitude aufweisen muss. In mehreren nacheinanderfolgenden Jahren eintretende phänologische Unregelmässigkeiten können — neben anderen störenden Faktoren — einen Wellenkamm des Massenwechsels vielleicht völlig niederdrücken. Nach solchen Abweichungen muss aber der Massenwechsel wieder in seine „alte Bahn“ zurückkehren. Alles obengesagte stimmt denn auch für den 10jährigen Massenwechsel.

Setzt man voraus, dass der kritische Zeitpunkt in den Frühling oder Frühsommer fällt, so tritt er in südlicheren Gegenden natürlich früher als in den nördlicheren, und auch in den maritimen früher als in den kontinentalen ein. Wenn nun aber der kritische Zeitpunkt in einer Gegend *b* durchschnittlich 7.⁴⁵ Tage später als in der Gegend *a* eintritt, so muss der Massenwechselzyklus in der Gegend *b* im Verhältniss zu dem in der Gegend *a* um ein Jahr verspätet werden. Auf diese Weise würde die weiter oben beschriebene regionale

Verschiebung des Massenwechselzyklus eine ungezwungene Erklärung finden¹⁾.

Noch ein Umstand mag in diesem Zusammenhang hervorgehoben werden. In Kanada konnte CLARKE feststellen, dass die von ihm untersuchten Hühnervögel einen (in ein und derselben Gegend) synchronen Massenwechsel aufwiesen, und ebenso verhält es sich nach DAHL und AIRAKSINEN mit dem Auer- und Birkhuhn in Finnland. Dies ist natürlich, wenn man annimmt, dass die kritischen Zeitpunkte für diese systematisch und ökologisch verwandten Arten zusammenfallen. Was nun *Lepus americanus* und *Bonasa umbellus* betrifft, so weisen freilich auch sie eine im grossen und ganzen gemeinsame Periode der Massenzunahme auf, die Kulmination trifft aber bei dem Haselhuhn ein bis zwei Jahre früher ein als bei dem Hasen. Es ist nicht unmöglich, dass die genannten Zeitdifferenzen auf eine verschiedene Reaktion der Tiere auf ein und denselben äusseren Faktor zurückzuführen wären. Eine andere Möglichkeit besteht darin, dass die kritischen Zeitpunkte zu verschiedenen Zeiten eintreffen. Gerade unter Heranziehung des kritischen Zeitpunktes ist es gar nicht nötig vorauszusetzen, dass der Massenwechsel verschiedener Tierarten in ein und derselben Gegend synchron verläuft.

Die theoretisch möglichen kurzen Perioden, die dem 10jährigen Zyklus zugrundeliegen können. Diese können mathematisch bestimmt werden. Die Berechnungen, die der nachfolgenden Darstellung zugrundeliegen, sind von Herrn Dozenten Dr. Gustav Elfving ausgeführt worden, wofür ihm hier bestens gedankt sei.

Es betrage die lange Periode q ($= 10$) Jahre²⁾, die gesuchte kurze Periode $= w$ Tage. Ferner sei $nw =$ dasjenige Vielfache der kurzen Periode

¹⁾ Auf Grund der vorgelegten Gesichtspunkte ist nicht erforderlich, dass alle Tierarten mit 10jährigem Massenwechsel eine ähnliche Verschiebung des Zyklus von maritimen nach kontinentalen bzw. von südlichen nach nördlichen Gegenden aufweisen wie gerade *Lepus americanus* und *Bonasa umbellus*. Dies gilt ja nur unter der Voraussetzung, dass der kritische Zeitpunkt in den Anfang der Vegetationsperiode fällt. — Ist das Verbreitungsgebiet einer Tierart gross oder der Charakter seiner Vegetation sonst heterogen, so kann sich auch die pflanzliche Nahrung für das betr. Tier derart verschieden gestalten, dass ihre Qualität nicht durch entsprechende kritische Zeitpunkte bedingt wird; dann besitzt natürlich auch die Fluktuation der Populationen in den verschiedenen Gegenden keine gemeinsame Grundlage.

²⁾ Einfachheitshalber ist im nachstehenden vorausgesetzt worden, dass der Massenwechselzyklus genau zehn Jahre betrage (vgl. S. 46).

welches einem Jahr am nächsten kommt. Wenn ein Jahr = 365.25 Tage mit T bezeichnet wird, dann muss:

$$T = w \left(n + \frac{p}{q} \right) \text{ oder } w = T : \left(n + \frac{p}{q} \right),$$

wo p eine mit q teilerfremde positive oder negative ganze Zahl ist. In dem vorliegenden Fall kommen nur die Werte $p = \pm 1$ und $p = \pm 3$ in Betracht. Die Werte $n = 0 \dots 11$ geben die untenstehenden Werte für w (Tab. 2).

Tabelle 2. Theoretisch mögliche kurze Perioden, die einem 10jährigen Zyklus zugrundeliegen können.

n	+ 1	- 1	+ 3	- 3
0	10 Jahre		10/3 Jahre	
1	332.0 Tage	405.8 Tage	281.0 Tage	521.8 Tage
2	173.9 „	192.2 „	158.8 „	214.9 „
3	117.8 „	125.9 „	110.7 „	135.3 „
4	89.1 „	93.6 „	84.9 „	98.7 „
5	71.6 „	74.5 „	68.9 „	77.7 „
6	59.9 „	61.9 „		
7	51.4 „	52.9 „		
8	45.1 „	46.2 „		
9	40.1 „	41.0 „		
10	36.2 „	36.9 „		
11	32.9 „	33.5 „		

Das angenommene meteorologische Pessimum des Zyklus verschiebt sich jährlich $\frac{p}{q}$ w Tage vor- oder rückwärts²⁾. Das erstere gilt für negatives, das letztere für positives Zeichen.

¹⁾ Eine 33-stägige Periodizität kommt nach KRÖGERS Untersuchungen in den Temperaturwerten des Observatoriums Ilmala/Helsinki zum Vorschein; ebenfalls ist die ihr entsprechende 10jährige Periodizität im Dickenwachstum der nordfinnischen Kiefer nach KRÖGER zu beobachten!

²⁾ In dem Fall $p = \pm 3$ nähert sich das Pessimum auch inmitten der 10-Jahres-Periode dem kritischen Datum, ohne jedoch mit ihm zusammenzufallen. So könnte z. B. der Zyklus 521 Tage zu den folgenden Pessimidaten führen:

Jahr Nr.	0 3	4	5	7 10
Pessimidaten	1.4	8.2	14.7	18.12 23.5 1.4

Die nächstliegenden von diesen Pessima geraten in eine Entfernung w/q (in dem obigen Beispiel 52 Tage) von dem kritischen Zeitpunkt. Deshalb kommen nur die grössten diesbezüglichen Zyklen in Betracht: sobald w/q derselben Grössenordnung ist wie die zeitliche Unsicherheit der kritischen Epoche, könnte ein ausserordentliches Pessimum „zufällig“ inmitten eines Zyklus eintreten.

Von den kurzen Oszillationen, die der 10jährigen Periodizität zugrundeliegen können, sind in der obigen Zusammenstellung nur die längsten aufgenommen. Auf Grund der Streuung des kritischen Zeitpunktes können ganz kurze Oszillationen keine regelmässige vieljährige Periodizität verursachen. Sobald diese Streuung derselben Grössenordnung ist wie die zeitliche Differenz zwischen dem Optimum und Pessimum des w -Zyklus (bzw. seines effektiven Teils), verschwindet die Periodizität in regelmässiger Form selbstverständlich vollends. Um die Grössenordnung der Streuung des kritischen Zeitpunktes zu beleuchten sei erwähnt, dass das Eintreffen phänologischer Erscheinungen in Finnland nach KAIRMO (1921, p. 633) nicht genauer als im Rahmen von 2—3 Wochen vorausgesagt werden kann, selbst wenn man sich die extremsten Fälle eliminiert denkt. Dies würde eine approximative Streuung des kritischen Zeitpunktes von einer Woche ergeben. Andererseits müssen die tatsächliche Variationsamplitude (8—12 Jahre)¹⁾ und auch die sonstigen Abweichungen von dem ausgeprägt 10jährigen Zyklus (Nicht-Inerscheinungtreten gewisser Maxima, s. S. 46) hier berücksichtigt werden.

In grossen Zügen kann man wohl sagen, dass sich die in der Tabelle 2 angegebenen kleinsten w -Werte der unteren Grenze derjenigen w -Periodenlängen nähern, die der zu behandelnden vieljährigen Periodizität mit einer Variationsamplitude zwischen 8 und 12 Jahren zugrundeliegen können.

Auf Grund bekannter Tatsachen kann die Anzahl der in der Tabelle angegebenen w -Perioden weiter bedeutend begrenzt werden. Alle diese Tatsachen haben sich aus den an *Lepus americanus* und *Bonasa umbellus* angestellten Untersuchungen ergeben.

Setzen wir zunächst voraus, dass der kritische Zeitpunkt am Anfang der Vegetationsperiode liegt. Dann kommen nur diejenigen w -Werte hier in Betracht, die den negativen p -Werten entsprechen. Verschiebt sich doch der Zyklus vorwärts, wie aus seiner Verspätung in den nördlichen bzw. kontinentalen Gegenden hervorgeht.

Die in Betracht kommende Zykluslänge kann nun auf Grund phänologischer Daten gewissermassen beurteilt werden. Wir wissen z. B., dass die Verschiebung des Zyklus bei *Bonasa umbellus* von Nova Scotia bis Alberta vier Jahre beträgt (s. S. 52). Die entsprechende Verschiebung des kritischen Zeitpunktes kann für die verschiedenen Werte der w -Periode leicht ausgerechnet werden. Angenommen, p sei = -1, erhält man für die kürzeste hier

¹⁾ Bei der Betrachtung der klassischen, auf Rauchwarenstatistik gegründeten Massenwechselkurven etwa von *Lynx canadensis* oder *Lepus americanus* muss berücksichtigt werden, dass sie in der Tat aus mehreren Teilkurven zusammengesetzt sind, deren Spitzen in gewissem Masse auf verschiedene Jahre fallen. Die eventuellen Unregelmässigkeiten der Teilkurven werden im kombinierten Material gewissermassen ausgeglichen, und das durch die Statistik gewonnene Gesamtbild muss deshalb etwas zu regelmässig werden. Als Beispiel von einem Fall, wo das Material aus einem klimatisch recht homogenen Gebiet stammt, wurden weiter oben bereits die Grossinvasionen von *Bombycilla garrulus* in Finnland genannt.

(S. 58) angeführte w -Periode (33.5 Tage) eine Verschiebung des kritischen Zeitpunktes von 13.4 Tagen, für die längste ($w = 405.8$ Tage) eine von 162.3 Tagen.

Soviel dürfte man auf Grund des obenangeführten sagen können, dass die längsten w -Perioden (vorausgesetzt, dass $p = -1$) etwa von 405.8 und 192.2 Tagen in den untersuchten Fällen nicht in Betracht kommen. Aus demselben Grunde dürften auch diejenigen w -Werte, die dem Fall $p = -3$ entsprechen, in der Praxis wegfallen.

Theoretisch ist auch die Möglichkeit, dass der kritische Zeitpunkt in dem späteren Teil der Vegetationsperiode liegt, nicht ausgeschlossen. Dann wäre die für den Zyklus von *Lepus americanus* und *Bonasa umbellus* eigene, weiter oben beschriebene regionale Verschiebung nur unter Voraussetzung positiver p -Werte möglich. Aus demselben Grunde wie oben dürften auch hier nur die mit $p = 1$ und $n \geq 3$ erhaltenen w -Werte in Betracht kommen.

Vor allem, wenn die w -Periode kurz ist muss bei den Berechnungen noch ein im obigen nicht berührter Umstand berücksichtigt werden. Die in der Tabelle 2 angeführten kurzen Oszillationen bedingen eine durchschnittlich genau 10jährige Periodizität selbstverständlich nur unter der Voraussetzung, dass die Lage des kritischen Zeitpunktes in der untersuchten Periode keine einseitig gerichtete Änderung aufweist. Bekanntlich hat sich jedoch das Klima der hier in Betracht kommenden Gebiete in der letzten Zeit säkular in maritimer Richtung verändert. Die Umwandlung ist in den Polargegenden am ausgeprägtesten, ebenfalls hat sie dort am längsten andauert. So begann nach WAGNER die Abnahme der Jahresschwankung der Temperatur in Italien um 1870, in Berlin um 1800, in Stockholm um 1770-80 und in Leningrad hat sie, praktisch genommen, seit der Mitte des 18. Jahrhunderts fortgesetzt. Wenn nun der vom Standpunkt des Massenwechsels kritische Zeitpunkt in den Frühling oder Frühsommer fällt, so hat er sich in allen untersuchten Fällen säkular verfrühen müssen. Dies hat zur Folge, dass die in der Tabelle 2 angeführten w -Oszillationen (wenn $p = -1$) nicht eine genau 10jährige, sondern eine etwas kürzere Periodizität hätten bedingen müssen.

Schlussbemerkungen.

Über die biologischen Grundlagen des 10jährigen Massenwechsels lassen sich vorläufig nur Hypothesen aussprechen. Vielleicht ist die Zeit für ihre Aufklärung noch gar nicht reif. Auch die Kenntnis der meteorologischen Bedingungen lässt den Forscher auf diesem Gebiet noch in Stich. Unter solchen Umständen bleibt wohl nichts anderes übrig als auf theoretischem Wege Arbeitshypothesen aufzustellen, wofür die sonderbaren äusseren Charakterzüge des 10jährigen Massenwechsels schon viele Anhaltspunkte darzubieten scheinen. Im vorigen ist, im Anschluss an KRÖGERS Untersuchungen, der Versuch gemacht worden, das Problem unter Voraussetzung der

Zusammenwirkung zweier Faktoren, nämlich des kritischen Zeitpunktes und der kurzen Klimaoszillationen zu lösen. Es hat den Anschein, als fänden die obenbeschriebenen Sonderzüge des 10jährigen Massenwechsels durch diese Annahme eine befriedigende prinzipielle Lösung. Ebenfalls lässt sich dieser Gedankengang mit den neuesten Auffassungen über die biologischen Gründe der diesbezüglichen Erscheinungen, nämlich mit den Mangelkrankheitshypothesen, vereinigen. Fortgesetzten, sowohl meteorologischen als biologischen Untersuchungen muss überlassen bleiben, die Gültigkeit der vorgelegten Gesichtspunkte zu prüfen. Auf jeden Fall bedeutet es erweiterte Möglichkeiten für die Forschung wenn, anstatt einer meteorologischen Periodizität von bestimmter Länge, deren mehrere beim Nachsuchen des „unbekannten“, dem 10jährigen Massenwechsel zugrundeliegenden Faktors in Betracht kommen können.

Literatur. AIRAKSINEN, K., 1941, Riistakannan suuruuden vaihteluista. Metsästys ja Kalastus 30: 129—132, 161—166. — BAASHUUS-JESSEN, J., 1937, Periodiske vekslinger i småviltbestanden. Norges Svalbard- och Ishavs-Undersøkelser 36: 1—15. — BRAESTRUP, F. W., 1940 a, Om periodiske Svingninger i Antal hos visse Pattedyr og Fugle — og et Forsøg paa en Forklaring. Naturens Verden 1940, p. 97—108. — 1940 b, The periodic die off in certain herbivorous mammals and birds. Science 92: 354—355. — 1941, A study on the Arctic Fox in Greenland. Medd. om Grønland udgivne af Komm. for vidensk. Unders. i Grønland 131: 1—101. — BROCH, H.J., 1928, De faunistiske svingninger som arbejdsproblem. Norsk Jaeger- og Fiskerfor. Tidsskr. 57: 194—196. — CLARKE, C. H. D., 1936, Fluctuations in numbers of Ruffed Grouse, Bonasa umbellus (Linné), with special reference to Ontario. Univ. of Toronto Studies, Biol. Ser. 41: 1—118. — DAHL, K., 1935, Periodiske variasjoner i småviltbestanden. 6:te Nordiske Jegerkongress, 1935, Oslo, p. 107—114. — ELTON, C., 1924, Periodic fluctuations in the numbers of animals; their causes and effects. Brit. Jour. Exp. Biol. 2: 119—164. — 1925, Plague and the regulation of numbers in wild mammals. Jour. of Hygiene 24: 138—164. — GREEN, R. G., LARSON, C. L., and BELL, 1939, Shock Disease as the cause of the periodic decimation of the Snowshoe Hare. Amer. Jour. of Hygiene 30 n:o 3, B: 82—102. — Grouse Committee, 1911, The Grouse in health and disease. London. — HEAPE, W., 1931, Emigration, migration, and nomadism. Cambridge. — HOLZHEY, R., 1940, Kosmischer Einfluss auf die Wasserstände des Bodensees und andere Vorgänge. Zeitschr. Angew. Meteor.. Das Wetter, 1940. — HOWELL, A. B., Periodic fluctuations of small mammals. Jour. Mammal. 4: 149—155. — KAIRAMO, A. Osw., 1921, Kasvikunnan jaksottaisista ilmiöistä. Oma Maa II, p. 629—642. — KALELA, O., 1941, Über die „Lemmingjahre“ 1937—38 in Finnisch-Lappland nebst einigen Bemerkungen zur Frage der Massenzunahme und Ausbreitung. Ann. Zool. Soc. Zool-Bot. Fenn. Vanamo 8, n:o 5: 1—78. — KLOSTER, R., 1936,

Bergens Jaeger- og Fisker-Forenings rypeundersøkelse 1921—1927. Et resumé. 6:te Nordiske Jegerkongress, 1935, Oslo, p. 90—102. — KOLTHOFF, G., 1895, Vårt villebråd. Stockholm. — KRÖGER, H. J., 1941, Uusia näkökohtia avaruuden energiansiirrosta. (Ref.: Neue Gesichtspunkte betreffend die Energieübertragung im Universum.) Voima ja Valo, 1941, p. 1—32. — LEHTONEN, L., 1943, Piirteitä Pohjois- ja Keski-Vienan linnustosta. (Ref.: Grundzüge der Vogelfauna in Nord- und Mittel-Viena.) Ornis Fennica 20: 33—58. — MAC LULICH, D. A., 1937, Fluctuations in the numbers of the Varying Hare (*Lepus americanus*). Univ. of Toronto Studies, Biol. Ser. 43: 1—136. — MIDDLETON, A. D., 1934, Periodic fluctuations in British game populations. Jour. Animal Ecology 3: 241—249. — NORDHAGEN, R., 1928, Rypeår og baerår. (Mit engl. Ref.) Bergens Museums Årbok 1928, Naturvidensk. rekke 2: 1—49. — SIIVONEN, L., 1941, Über die Kausalzusammenhänge der Wanderungen beim Seidenschwanz, *Bombycilla g. garrulus* (L.). Ann. Zool. Soc. Zool-Bot. Fenn. Vanamo 8, n:o 6: 1—78. — SPEIRS, J. M., 1939, Fluctuations in numbers of birds in the Toronto Region. The Auk 56: 411—119. — SPØRCK HASLUND, C. L., 1937, Svingningene innen viltbestanden. Norges Jaeger- og Fiskerforb. Tidsskr. 66: 333—334. — WAGNER, A., 1941, Klimaänderungen und Klimaschwankungen. Braunschweig.

Tiedonantoja.

1. Poikkeuksellisia munamääriä lintujen pesissä. 20. VI. 1929 löysin Miehikkälän kk:ssä uuttukyyhkyn, *Columba oe. oenas* L., pesän, jossa oli 4 munaa. Niistä oli 2 pitkämuotoista ja 2 pyöreämpää, joten epäilenkin kahden uuttukyyhkyemön munineen samaan pesään. Palokärjen isoon haapaan n. 7—8 m. korkealle hakkaama pesäkolo oli jo muutaman vuoden ollut uuttukyyhkyjen käytössä.

4. VI. 1927 löysin veljeni kanssa Miehikkälän kk:n ja Hurttalan välillä, Salmesillanvuorelta teeren, *Lyrurus t. tetrix* L., pesän, jossa oli 14 hautomantonta munaa. Otimme niistä 7, loput 7 teeri hautoi poikasiksi. Pesä sijaitti vuoreñ laella pienessä notkelmassa vaivaiskoivujen y.m. kasvuston suojassa ja lähellä aitaa. Mitään eroavaisuuksia munissa en huomannut, joten otaksunkin niitten kaikkien olevan saman emön munimat. Kahden teeriemön muniminen samaan pesään näin laajalla metsäalueella jossa teerien lukumäärä on verrattain pieni, on sitä paitsi tuskin mahdollisuuksien rajoissa. MERIKALLIO (O. F. 1931, p. 1—10) pitää maksimimääränä 12.

Mainitsen lisäksi poikkeuksena kahlaajien 4-lukumäärään kerran tavanneeni isokuovin, *Numenius a. arquata* L., pesässä 5 munaa sekä töyhtöhyypän, *Vanellus vanellus* L., pesässä samoin kolme kertaa 5 munaa (joskus myös 3 ja 2 haudottua). Kaikki nämä havainnot ovat tehdyt Miehikkälässä.

Martti Riihelä.