

ORNIS FENNICA

XIXVII, N:o 1-2

SUOMEN LINTUTIETEELLISEN YHDISTYKSEN JULKAISEMA
UTGIVEN AV ORNITOLOGISKA FÖRENINGEN I FINLAND

1950

Toimitus P. Voipio, G. Nordström
Redaktion

Zur säkularen Rhythmik der Arealveränderungen europäischer Vögel und Säugetiere, mit besonderer Berücksichtigung der Überwinterungsverhältnisse als Kausalfaktor.

OLAVI KALELA

(Zoologisches Museum der Universität Helsinki)

Einleitung.

Einer der wichtigsten Faktoren, die der neuzeitlichen, so ausgeprägten Dynamik in den Verbreitungsverhältnissen der europäischen Vogelfauna zugrundeliegen, besteht offenbar in der Klimaänderung, die seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts fortgesetzt hat und folglich grösstenteils die Periode umfasst, aus welcher das avifaunistische Material in Europa stammt. Auf höheren Breiten ist diese Klimaänderung in erster Linie durch eine Vermilderung des Winterhalbjahrs gekennzeichnet. In Mitteleuropa sind vor allem die Winter, weiter nördlich ausserdem die Spätherbste und Frühjahrjahre wärmer geworden. In Verbindung damit haben sich sowohl in Nord- als in Mitteleuropa mehrere Standvögel, vor allem in Nordeuropa ausserdem viele partielle Zugvögel vom „Wettervogel“-Typus an ihrer Nordgrenze ausgebreitet (SIIVONEN & KALELA 1937; KALELA 1938, 1946 a und b, 1949 a; MERIKALLIO 1946; SALOMONSEN 1948; SIIVONEN 1948; JESPERSEN 1949; REINIKAINEN 1949; u. a.). Ausser Nord- und Mitteleuropa umfasst das nachfolgend berücksichtigte Gebiet noch die Britischen Inseln.

In der vorliegenden Studie gelangen ausschliesslich Vertreter aus den obigen zwei Vogelkategorien nebst einigen Säugetieren, nicht aber Zugvögel vom „Instinktvogel“-Typus mit ihrer vielfach völlig abweichenden Verbreitungsdynamik (KALELA 1938, 1946 a,

1949 a; SCHÜZ 1942; DURANGO 1946; LEIVO 1946; SALOMONSEN 1948; WINGSTRAND 1949; u. a.) zur Behandlung. Die hauptsächliche Aufgabe besteht in der Beleuchtung folgender Fragen:

1. Inwieweit kann erwiesen oder wahrscheinlich gemacht werden, dass die gegenwärtigen Veränderungen in der regionalen oder ökologischen Verbreitung der zu behandelnden Arten ein Glied in der Kette rhythmisch wiederkehrender Verschiebungen darstellen?

2. Welche Rolle spielen die Überwinterungsverhältnisse bei den betreffenden Arealveränderungen?

3. Welche Unterschiede bestehen in den betreffenden Arealveränderungen zwischen den Standvögeln und Säugetieren einerseits sowie den partiellen Zugvögeln andererseits?

Beim Beantworten der zweiten und dritten von den obigen Fragen ist besonders wichtig das Material, das in verschiedenen europäischen Ländern zur Beleuchtung der Einwirkung harter Winter auf die Vogelfauna gesammelt worden ist. Dieses Material stammt vor allem aus den Wintern 1916/17, 1928/29, 1939/40, 1940/41, 1941/42 und 1946/47. Aus der umfangreichen diesbezüglichen Literatur mögen die folgenden allgemeinen Übersichten besonders erwähnt werden:

Britische Inseln, 1916/17: JOURDAIN & WITHERBY (1918); 1928/29: WITHERBY & JOURDAIN (1929); 1939/40: TICEHURST & WITHERBY (1940); 1946/47: TICEHURST & HARTLEY (1948).

Dänemark, 1939/40: JESPERSEN (1941).

Deutschland, 1928/29: STRESEMANN (1930); 1939/40: DROST & SCHÜZ (1940); Westfalen, 1939—42: PEITZMEIER (1947, p. 22—28).

Finnland, 1939—42, 1946/47: LEHTONEN (1948); SHIVONEN (1948).

Holland, 1928/29: BROUWER & HAVERSCHMIDT (1929); 1939/40: TEN KATE (1940); 1939—42: BROUWER & JUNGE (1943).

Schweden (hauptsächlich Süd- und Mittelschweden), 1939—42: „Fauna och Flora“ 1942, p. 181—188, 1943, p. 43—47.

Ungarn, 1939/40: VASVARI (1939—42).

Die nachfolgend dargestellten, auf die betreffenden Winter bezüglichen Angaben aus den obigen Ländern stammen, soweit nicht anders erwähnt, aus diesen Übersichten.

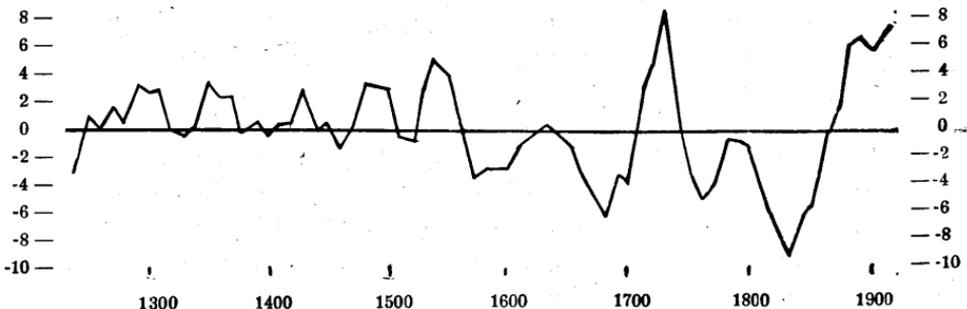
Von der Einwirkung der harten Winter auf die Vogel- und Säugetierfauna wird in der vorliegenden Studie also nur die verbreitungsdynamische Seite behandelt. Sonstige populationsökologische Fragen werden nur nebenbei und in vorläufiger Form berührt. In bezug auf die Analyse der jeweils ökologisch wirksamen Teilfakto-

ren (direkter oder indirekter Einfluss der Temperatur, Schneedecke und Vereisung, usw.) muss hier fast ausschliesslich nur auf die oben erwähnten Übersichten hingewiesen werden.

Schwankungen in der Strenge der Winter in Europa seit dem 13. Jahrhundert.

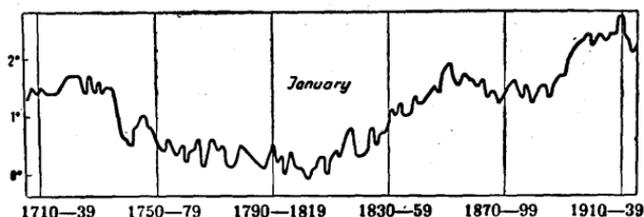
Die Ermittlung der Klimaschwankungen etwa während dieses Jahrtausends ist mit ziemlich grossen methodischen Schwierigkeiten verbunden. Die auf die Pollenanalyse begründeten bisherigen Verfahren sind im Hinblick auf so kurze Zeiten etwas zu grob (vgl. BRANDT 1949, p. 122, der jedoch eine befriedigende Übereinstimmung zwischen seinen moorstratigraphischen Untersuchungen einerseits und den unten wiedergegebenen Ergebnissen EASTON—WAGNERS anderseits gefunden hat). Die längsten meteorologischen Serien wiederum beginnen erst im 18. Jahrhundert. Am bedeutungsvollsten unter den hierhergehörigen Beiträgen ist wohl die Untersuchung EASTONS (1928), die sich auf historische Angaben über harte Eiswinter u. dgl. in Nordwesteuropa festgestellte Erscheinungen gründet. Die so erhaltenen Ergebnisse EASTONS sind an dem Teil der seit 1800 verflossenen Zeit von WAGNER (1940) korrigiert worden.

Diagr. 1 gibt in stark generalisierender Form das EASTON—WAGNERSche Hauptergebnis wieder. Wesentlich ist hier vor allem (vgl. WAGNER op. c., p. 93) der Umstand, dass vor 1600 durch mehrere Jahrhunderte hindurch milde Winter vorherrschten, die



Diagr. 1. Die relative Strenge der Winter in Nordwesteuropa seit dem 13. Jahrhundert. (Nach WAGNER 1940.)

Diagr. 1. The relative severity of the winters in N. W. Europe since the 13th century. (After WAGNER 1940.)



Diagr. 2. Die Mitteltemperatur von Januar in Holland seit dem Beginn des 18. Jahrhunderts; 30jährige übergreifende Mittel. (Aus AHLMANN 1949.)

Diagr. 2. January mean temperatures in Holland since the beginning of the 18th century; 30-year moving summations. (From AHLMANN 1949.)

dann von einer sich bis zum Anfang des 19. Jahrhunderts erstreckende kalte Periode abgelöst wurden; diese letztere wird jedoch in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts von einem kurzen milden Abschnitt unterbrochen. In der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts setzt sodann die neuzeitliche sehr ausgeprägte Klimaerwärmung ein.

Als quantitativer Massstab möge das beigefügte Diagramm 2 aus Holland dienen. Da auch dieses Diagramm stark ausgegnet ist, erscheint es vom biologischen Standpunkt aus wichtig, auf die auf schwedisches Material begründete Feststellung ÅNGSTRÖMS (1946, p. 95 ff.) hinzuweisen, wonach die neuzeitliche Vermilderung der Winter wesentlich darin besteht, dass die allerhärtesten Winter immer seltener geworden sind.

WAGNER (op. c.) hat nachgewiesen, dass sich die Angaben über die Gletscherschwankungen Europas in entsprechender Zeit im grossen und ganzen sehr gut mit dem im Diagr. 1 wiedergegebenen Schema in Übereinstimmung bringen lassen.

Arealverschiebungen bei Standvögeln und Säugetieren.

Unter Heranziehung historischer Angaben kann nachgewiesen werden (KALELA 1948 a und b), dass bei zwei nordeuropäischen Säugetierarten, nämlich beim Iltis, *Mustela putorius*, und beim Reh, *Capreolus capreolus*, Verschiebungen der Nordgrenze stattgefunden haben, die mit dem EASTON—WAGNERSchen Schema sehr gut übereinstimmen. Im 16. Jahrhundert kann der Verlauf der Nordgrenze des Iltisses in Finnland und des Rehs etwa in Schweden nicht sehr viel von dem heutigen abgewichen haben. In den zwei folgenden

Jahrhunderten fand aber ein jäher Rückgang statt, der dann im 19. und 20. Jahrhundert von einer äusserst starken Expansion abgelöst worden ist. Ausserdem verfügen wir in bezug auf das Reh über gewisse Anhaltspunkte für die Annahme, dass in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts eine gewisse vorübergehende Expansion stattgefunden hat, was gleichfalls gut mit dem Verlauf des Diagramms 1 übereinstimmen würde.

Sehr ähnliche Züge begegnen uns offenbar in der Verbreitungsdynamik von *Galerida cristata*, einem typischen Standvogel, in Mitteleuropa:

„Die Haubenlerche ist stellenweise schon seit langem in Deutschland ansässig, so wird sie bereits bei TURNER (1544) von Köln, im Strassburger Vogelbuch (1554), bei EBER und PEUCER (1552) vermutlich für Sachsen, SCHWENCKFELD (1603) für Schlesien und KLEIN (1750) für Danzig [interimistische Expansion?] aufgeführt. Es ist möglich, dass sie durch strenge Winter (im 17. Jahrhundert?) vorübergehend weit zurückgeworfen wurde“ (NIETHAMMER 1937, p. 154).

Die rezente rasche Expansion in Deutschland, wo die Haubenlerche zu Beginn des vorigen Jahrhunderts äusserst selten war, und bis hinauf nach dem südlichen Schweden, hat sich bekanntlich besonders gut verfolgen lassen (Übersicht bei NIETHAMMER, op. c.).

Namentlich der Iltis und die Haubenlerche gehören zu denjenigen Tierarten, deren Bestände durch harte Winter ganz besonders stark gelichtet werden; so betrug der Iltisbestand Finnlands nach den drei harten Wintern 1939—42 nur ein Zehntel von dem der 1930er Jahre (KALELA 1948 a). Solche Erfahrungen machen einen Kausalzusammenhang betreffs der obengenannten säkularen Grenzverschiebungen offenbar. Im Hinblick auf das Reh liegen die Verhältnisse verwickelter, aber auch hier scheint das Klima den Grundfaktor darzustellen, dem sich die Tätigkeit des Menschen in hohem Grade verschärfend hinzugesellt (KALELA 1948 b).

Ich habe früher (1948 a und b) darauf hingewiesen, dass sich die obengenannte (vor allem die im 17. Jahrhundert festgestellte) Klimadepression in der Kolonisation Finnlands zu widerspiegeln scheint. Im 16. Jahrhundert nahm die Einwohnerzahl rasch zu und die Kolonisation setzte — durch administrative Massnahmen gefördert — mit einer Schleunigkeit fort, wie nie zuvor oder etwa später in der Geschichte Finnlands. Im 17. Jahrhundert wurde diese Expansion nicht nur unterbrochen, sondern es fand sogar ein merklicher vorübergehender Rückgang statt. Nun war etwa im letzten Drittel des 17. Jahrhunderts beinahe jedes zweite Jahr ein Notjahr. Die Not-

jahre wiederum sind, wie KERANEN (1925) nachgewiesen hat, mit vorangehenden kalten Wintern deutlich korreliert, da kalte Winter bei uns in der Regel von kühlen Frühjahren begleitet werden. Die Notjahre waren zwar nicht die einzige Ursache des erwähnten Rückgangs, es mag aber daran erinnert werden, dass einzig dem besonders schweren Notjahr 1696—97 ein Viertel von der Bevölkerung Finnlands zum Opfer fiel (JUTIKKALA 1934).

Ausser den obengenannten gibt es eine Anzahl mehr oder weniger typisch sedentäre Arten, die etwa seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts eine rasche positive Verschiebung ihrer Nordgrenze aufgewiesen haben. Unter ihnen sind vor allem die folgenden als besonders empfindlich gegen harte Winter bekannt: Expansion im südlichen oder mittleren Fennoskandien: *Parus caeruleus*, *Strix aluco*, *Perdix perdix*, *Erinaceus europaeus*, *Lepus europaeus* (siehe z. B. SIIVONEN 1948); Expansion im nördlichen Fennoskandien: *Passer domesticus* (EKMAN 1922), *Parus cristatus* (DURANGO 1945; LEHTONEN 1945), *Parus atricapillus* und *Parus major* (REINIKAINEN 1949). Offenbar steht die Ausbreitung dieser Arten mit der Veränderung ihrer Überwinterungsverhältnisse im Zusammenhang. Sehr wahrscheinlich dünkt es auch, dass im Verlauf ihrer Nordgrenzen ähnliche säkulare Veränderungen stattgefunden haben wie bei *Galerida cristata*, *Mustela putorius* und *Capreolus capreolus*, wenn mir auch direkte Beweise hierfür nicht bekannt sind (in bezug auf das Rebhuhn siehe S. 23).

Die Jähe der Grenzverschiebungen wie sie bei mehreren der obengenannten Arten zum Vorschein tritt, muss besonders hervorgehoben werden. Beträgt doch der Vorstoss des Iltisses in Finnland zwischen 1880—1940 mindestens 300 km in nördlicher, und etwa 400 km in westlicher Richtung. Derselben Grössenordnung ist die Verschiebung der Nordgrenze des Waldkauzes in Finnland seit den 1870er Jahren. (Eine noch viel grössere Ausbreitungsgeschwindigkeit hat das Reh an den Tag gebracht, aus ebengenannten Gründen kann diese jedoch nicht als Massstab für die Klimaschwankung benutzt werden.) Es erscheint sehr möglich, dass die Schleunigkeit der Ausbreitung wenigstens in gewissen Fällen darin begründet ist, dass die nördlichen Populationen während irgendeines exzeptionell winterkalten Zeitpunktes etwa im 17. oder 18. Jahrhundert ganz katastrophal, und nicht nur dem allgemeinen Verlauf der Klimaschwankung proportional, vernichtet worden ist. (Vgl. die oben erwähnte Ansicht ÅNGSTRÖMS betreffs der Natur der rezenten Vermilderung der Winter.)

Arealverschiebungen bei partiellen Zugvögeln.

Es leuchtet von vornherein ein, dass die Frage nach der Wirkung der harten Winter auf die Zugvögel viel verwickelter sein muss als in bezug auf die oben behandelten Arten. Wie bereits erwähnt, finden hier nur partielle Zugvögel vom „Wettervogel“-Typus Behandlung. Folgende Umstände müssen hierbei berücksichtigt werden.

1. Die relative Stärke der Stand- und Zugpopulationen. Bekanntlich nimmt in Europa die relative Anzahl nicht-ziehender Individuen in der Regel gegen Süden und Südwesten, d. h. gegen wintermildere Gegenden zu.

2. Die Natur des partiellen Zuges. Worauf beruht das ebengenannte Verhältnis? Dasselbe Problem begegnet uns, wenn ein beträchtlicher Teil des überwinterten Bestandes bei einem partiellen Zugvogel durch harte Winter zugrundegeht. Warum sind die Vögel nicht fortgezogen? Bekanntlich liegen hier die Verhältnisse recht verwickelt (Winterfluchterscheinungen u. a.), und allgemeine Regeln lassen sich noch nicht aufstellen. Dass hinsichtlich der Anzahl zurückbleibender Individuen die Witterungsverhältnisse während der Zeit, wo sich die Vögel noch in Zugdisposition befinden, eine sehr wichtige Rolle spielen, ist ja z. B. in bezug auf *Regulus regulus* von PALMGREN (1936) nachgewiesen worden. Andererseits sind an der Neigung zu überwintern bzw. fortzuziehen höchstwahrscheinlich genotypische Unterschiede beteiligt, wobei das regional wechselnde Verhältnis zwischen ziehenden und nicht-ziehenden Individuen durch Selektion kontrolliert wird.

LACK (1944, 1948) hat die Hypothese aufgestellt, dass der partielle Zug (vor allem unter den Passeres und Limicolae) dem morphologischen Polymorphismus (Dimorphismus) vergleichbar ist. „Presumably, such dimorphism is maintained because the changes of survival for a migrant and for a resident are, on balance, about equal. However, the operation of natural selection must be complex, since — — — the changes of winter survival differ markedly both in different habitats and in different years“ (LACK 1948, p. 262). „The survival value“ des Zuges liegt auf der Hand, welche Vorteile bringt aber das mit so offenbaren Gefährmomenten verbundene Zurückbleiben in der Brutheimat mit sich? In erster Linie neigen bekanntlich die Männchen zum Überwintern, gleicherweise wie die Männchen bei so vielen Vogelarten vor den Weibchen heimkehren, oft genug nur um den noch unsicheren Bedingungen der frühen Jahreszeit zu unterliegen. In dieser Hinsicht verdient die noch allzu wenig beachtete, weiter unten noch zu erörternde „ökologische Beharrlichkeit“ (Übersicht bei KALELA 1944) berück-

sichtigt zu werden. Besitzen doch die überwinternden bzw. früh heimkehrenden Männchen in bezug auf die Besetzung der optimalen Biotope vor den späten Ankömmlingen einen offenbaren Vorsprung.

3. „Überwandern südlicher Populationen durch nördliche“. Es überwintern bekanntlich bei vielen Zugvogelarten die nördlichen Populationen in südlicheren Gegenden als die südlichen. Nachfolgend wird die Bezeichnung „Überwandern“ bzw. „Überfliegen der Populationen“ für die bei allen hier zu behandelnden Arten mehr oder weniger deutlich hervortretende Erscheinung gemeint, dass die nördlichen, kontinentalen bzw. höhenbewohnenden Zugpopulationen in wintermilderen Gebieten überwintern als die südlichen, maritimen bzw. tieflandbewohnenden Zug- oder Standpopulationen, auch wenn eine Überwanderung, buchstäblich genommen, gar nicht vorliegt.

Es scheint mir als wären die obigen Umstände, zusammen mit der Klimaentwicklung der letzten Jahrhunderte geeignet, auf gewisse ökologische und regionale Arealveränderungen der europäischen Vogelfauna Licht zu werfen, Veränderungen, die zwar viel diskutiert worden sind, für welche aber eine allgemeiner angenommene Erklärung nicht vorliegt.

Sturnus vulgaris.

Der Star gehört zu denjenigen Vogelarten, die ihr Verbreitungsgebiet im nördlichen Fennoskandien etwa seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts am raschesten erweitert haben (siehe z. B. MERIKALLIO 1916; JÄGERSKIÖLD 1919; REINIKAINEN 1949). Gleichzeitig hat aber die Art auch im nördlichen Mitteleuropa, also inmitten ihres Brutareals, sehr stark an Anzahl zugenommen. (In bezug auf Ostpreussen siehe TISCHLER 1941, Mecklenburg KUHK 1939, Dänemark JESPERSEN 1946, die Normandie OLIVIER 1943.) Dasselbe gilt für die Britischen Inseln, die im Hinblick auf die Klimaansprüche des Stars wohl am nächsten Mitteleuropa gleichzustellen sind: in ganz England hat der Bestand seit etwa 1830 „enormously“ zugenommen, Cornwall, das westliche Wales, Nordengland, Schottland sowie grosse Teile Irlands sind im vorigen Jahrhundert vom Star besiedelt worden (ALEXANDER & LACK 1944).

Es ist nun bekannt (siehe ALEXANDER & LACK op. c.), dass dieser Expansion wenigstens auf den Britischen Inseln ein Rückgang vorausgegangen war. Gegen Ende des 18. Jahrhunderts starb nämlich der frühere Starenbestand Nordenglands, grosser Teile Irlands sowie des schottischen Binnenlandes, praktisch genommen, aus. Diese Deklination stimmt mit dem letzteren der zwei grossen Wellentäler im EASTON—WAGNERSchen Diagramm zeitlich überein. Ist erhöhte Wintersterblichkeit für die Abnahme verantwortlich oder daran beteiligt? Wenn der Nachweis erbracht werden könnte, dass der Brutbestand des Stars nach den diesbezüglich untersuchten harten Wintern in denselben Gegenden abnimmt, wo er während des vorigen und dieses Jahrhunderts, also nach der obengenannten Deklination, so gewaltig zugenommen hat, so würde diese Auffassung sehr an Wahrscheinlichkeit gewinnen. Dies trifft nun auch wirklich in weitgehendem Masse zu. Nach den drei harten Wintern 1939—42 (vielfach schon in der Brutperiode des Jahres 1940) ist eine Verminderung der Starenbestände in einem Gebiet festgestellt worden, das sich zumindest von Mittelschweden im Norden bis zum nördlichen Mitteleuropa (einschl.) im Süden erstreckt und im Westen noch die Britischen Inseln umfasst. Die Abnahme war anscheinend ziemlich gering auf den Britischen Inseln (1940), so auch in Süd- und Mittelschweden (z. B. Hallands Väderö 1937 57 Paare, 1942 50 Paare, also in diesem Falle eine kaum merkbare Veränderung; siehe OLSSON 1943), von wo die Art hauptsächlich nach den Britischen Inseln zieht. Am schwersten scheint die Vernichtung im westlichen Mitteleuropa gewesen zu sein. So betrug die Abnahme des Brutbestandes in Westfalen nach 1939—42 40—60 %, und in der Normandie kam es zu der Bildung eines regional ziemlich umfassenden Leerraums (OLIVIER 1944)! Ähnliche Erfahrungen liegen etwa aus den Wintern 1916/17 und 1946/47 vor. Verendete und verhungerte Individuen sind vielfach, zum Teil in grossen Mengen, gefunden worden, z. B. in England 1916/17, 1928/29, 1939/40, Belgien 1941/42 (LEJEUNE 1942), Holland 1939/40 (TEN KATE 1940), Deutschland 1939/40.

Dies alles scheint nun aus den Zugverhältnissen des Stars verständlich zu werden. Praktisch die gesamte britische Starpopulation besteht aus Standvögeln (ein geringer Teil zieht aus dem nörd-

lichen Grossbritannien nach Irland; siehe LACK 1944). Im nördlichen Mitteleuropa überwintert die Art in gegen Westen zunehmender Anzahl: z. B. in Ostpreussen sehr spärlich, im Rheinland in grosser Zahl (NIETHAMMER 1937). Die relative Anzahl der in Nordeuropa unregelmässig überwinterten Stare ist unbedeutend. Die Mehrzahl der Brutvögel Nordeuropas und der Zugpopulationen des nördlichen Mitteleuropas verbringt den Winter auf den Britischen Inseln oder sonst im Nordseebereich. Das Überfliegen der Populationen spielt unter diesen Umständen eine recht untergeordnete Rolle, kommt immerhin darin zum Vorschein, dass die Zugpopulationen Nord- und Mitteleuropas in wintermilderem „atlantischen“ Gebieten überwintern als die mitteleuropäischen Standvögel. (Hier sind lediglich die etwa nördlich des 50. Breitenkreises brütenden Populationen berücksichtigt worden; aus südlicheren Teilen Mitteleuropas richtet sich ja der Zug hauptsächlich nach Südeuropa.) Nun beruht natürlich die relative Jähe der Vernichtung einerseits auf der relativen Anzahl überwinterner Individuen, andererseits auf der regional variierenden Strenge des Winters. So war denn auch die Sterblichkeit etwa 1939—42 am grössten in denjenigen Gebieten -- im westlichen Mitteleuropa — wo die Art normal eben gerade imstande ist, in beträchtlicher Anzahl zu überwintern. Mit den auf den Britischen Inseln überwinterten Populationen ist es sogar in den meisten „harten“ Wintern schon günstiger gestellt. In Zeiten aber, wo ganz extrem strenge Winter vorherrschen, wie dies für den Hauptteil der 17. und 18. Jahrhunderte anzunehmen ist, muss die Verheerung unter den beinahe quantitativ überwinterten britischen Brutpopulationen um so schwerer gewesen sein.

Nach dem Obenangeführten läge die Grundursache der neuzeitlichen säkularen Zunahme des Stars in Mittel- und Nordwesteuropa zwar in der Klimaänderung, doch nicht, wie ich früher (1944) — in bezug auf den Star und die Amsel — angenommen habe, in erster Linie in der Vermilderung während der letzten hundert Jahre, sondern in den extrem strengen Bedingungen in der unmittelbar vorangegangenen Zeit. Hiermit will ich andererseits nicht gesagt haben, dass die im vorigen und diesen Jahrhundert stattgefundene Zunahme des Stars ausschliesslich in einer Tendenz zur Wiedererlangung des einst gestörten Gleichgewichtszustandes bestünde (vgl.

auch S. 23). Hier und da sind nämlich die Folgen der Populationszunahme und des Populationsdrucks dermassen auffallend gewesen (vgl. z. B. die veränderte Brutweise in Ostpreussen; TISCHLER 1941), dass mit einer gewissermassen „übernormalen“ Populationsgrösse beim Höhepunkt der rezenten Klimaerwärmung gerechnet werden muss. Diese Frage ist jedoch nicht von grossem Belang, solange es unbekannt ist, welche brutökologische Amplitude die Art in früheren „Wärmezeiten“ erreicht hat.

Vor allem in Nordeuropa — im nördlichen Grenzgebiet der Art — liegen die Verhältnisse deshalb verwickelter, weil neben der Wintersterblichkeit auch die Bedingungen im Frühjahr weitgehend in Betracht gezogen werden müssen. Es ist bekannt, dass die heimgezogenen Stare in kalten Frühjahren manchmal noch in Not geraten. Und wenn man diesen Umstand noch in die Wintersterblichkeit einbeziehen will, so spiegeln sich die Frühjahrsbedingungen höchstwahrscheinlich auch in dem Brutergebnis wider (vgl. SIIVONEN 1939, p. 149). In Nordeuropa besteht nun, wie bereits hervorgehoben wurde, ein grosser Unterschied auch in der Frühjahrstemperatur zwischen der Gegenwart und der Zeit, als die Expansion begann. Es ist heute noch gar nicht möglich, die Bedeutung dieses Umstandes von derjenigen der Wintersterblichkeit restlos zu unterscheiden. Dies gilt übrigens unter den hier zu behandelnden partiellen Zugvögeln nicht nur für den Star.

Columba palumbus, Turdus merula.

In Nordeuropa ist die Ringeltaube ein Zugvogel, der hauptsächlich nur in Skåne in nennenswerten Mengen zu überwintern versucht. Im nordöstlichen Mitteleuropa überwintert sie stellenweise, hauptsächlich in grösseren Städten, in Westdeutschland, Dänemark, und — in noch höherem Masse — in Holland und Belgien, häufig auch anderswo. Die britischen Brutpopulationen bestehen fast ausschliesslich aus Standvögeln.

Was die Einwirkung der harten Winter auf die Ringeltaubenpopulationen betrifft, so ist mir zum Teil schroffe Bestandesabnahme in Brutperioden, die von harten Wintern vorangegangen waren, aus den folgenden Gebieten bekannt: Skåne 1942 (MALMBERG 1944); Dänemark 1940; Westdeutschland 1929, 1940 (viele Abgänge in vorangegangenen Wintern), in Westfalen zum Beispiel betrug

die Verminderung des Brutbestandes nach 1939—42 etwa 60—80 %; Holland 1942 (schwere Winterverluste 1939—42; hierüber mehrere Notizen in den Zeitschriften „Ardea“ und „Limosa“ 1940—43). Auf den Britischen Inseln wurden im Winter 1939/40 verendete Individuen in grossen Mengen gefunden und eine deutliche Bestandesabnahme in der Brutperiode 1940 wurde vielenorts festgestellt; viel weniger ausgeprägt war die Verminderung etwa in den Jahren 1917 und 1947. Sogar in Ungarn wurden im Winter 1939/40 Abgänge festgestellt.

Die Dezimierung hat also eine breite nordöstliche Grenzzone desjenigen Gebietes betroffen, wo die Ringeltaube in grösseren Massen überwintert. Dagegen ist Abnahme kaum zu bemerken in Gegenden, deren Populationen aus Zugvögeln bestehen. Das hauptsächlich Winterquartier etwa der nordeuropäischen Ringeltauben liegt denn auch in Gebieten (vor allem in Südfrankreich), wo die Vögel sogar vor harten Wintern ziemlich geschützt sind. Das Überfliegen der Populationen spielt also hier eine sehr wichtige Rolle.

Im grossen und ganzen gerade in denjenigen Gebieten, wo sich die besprochene Einwirkung der harten Winter geltend gemacht hat, ist eine säkulare Zunahme der Ringeltaubenbestände festgestellt worden. Dies gilt ganz besonders für die Britischen Inseln, wo die Expansion der Art in hohem Grade an diejenige des Stars erinnert: „At beginning of 19th century, confined to S. and E. England. Increased and spread rapidly and by end of century had colonized S. W. England, Wales, N. England, S. and E. Scotland, N. E. Ireland and Isle of Man. Has continued to increase and spread to N. Scotland and S. and W. Ireland, though not yet established on W. coast of Scotland north of Argyll, nor in Kerry“ (ALEXANDER & LACK 1944). Aus Dänemark (JESPERSEN 1946) und Holland (HAVERSCHMIDT 1942) ist sowohl allgemeine deutliche Zunahme als Einwanderung in das Gartenland, u. a. auch in die Städte, wohlbekannt, in (West-) Deutschland gilt letzteres als auffälligster Zug in der rezenten Verbreitungsdynamik der Art (siehe z. B. SCHNURRE 1921; NIETHAMMER 1937). Diese „Urbanisierung“ ist ganz offenbar im wesentlichen als Ausdruck der allgemeinen Populationszunahme zu betrachten, die sich teils in einer regionalen, teils in einer ökologischen Ausbreitung geltend macht (vgl. das nachfolgend über die Misteldrossel gesagte). Denselben Umstand habe ich früher (1944) in bezug auf *Turdus merula* hervorgehoben,

eine Art, die in ihrer ganzen rezenten Verbreitungsdynamik, und auch in ihrem Verhältnis zu den harten Wintern, der Ringeltaube nahe kommt. Der wichtigste Unterschied besteht darin, dass die Amsel sogar an ihrer Nordgrenze dazu tendiert, in relativ grosser Anzahl zu überwintern.

Auch in bezug auf die besprochene, seit dem vorigen Jahrhundert stattgefundene Expansion der Ringeltaube — und der Amsel — passt also m. E. die Erklärung, dass die Bestände unmittelbar zuvor in ausgedehntem Gebiet von einer kräftigen Verheerung in Form erhöhter Wintersterblichkeit betroffen worden sind, einer Verheerung, deren Folgen sich allmählich ausebnen. Was den Umstand betrifft, dass die Ringeltaube auch an ihrer Verbreitungsgrenze etwa in Nordschweden eine Expansion aufgewiesen hat (Förteckning över Sveriges fåglar, p. 63), so muss auf die Gesichtspunkte hingewiesen werden, die weiter oben betreffs des Stars hervorgehoben wurden. Es mag noch besonders unterstrichen werden, dass die Ausbreitung der Ringeltaube auf den Britischen Inseln (Schottland vielleicht ausgenommen) nicht als Verschiebung der „klimatischen Nordgrenze“ der Art gedeutet werden darf, sondern sich an die in Mitteleuropa festgestellte Expansion näher anschliesst.

Die neuzeitlichen Veränderungen in der ökologischen und regionalen Verteilung der Ringeltaube sind bisher meist mit Kulturmassnahmen — Arealzunahme der Parke mit gleichzeitiger Durchforstung der Wälder etwa in Deutschland, Waldanpflanzungen etwa in Dänemark und Schottland, usw. — in Verbindung gesetzt worden. Dasselbe gilt zum Teil auch für die Amsel, und was den Star betrifft, so wird ja oft auf eine mehr direkte Begünstigung seitens des Menschen als Ursache der Bestandeszunahme hingewiesen. Die Bedeutung dieser Umstände will ich keineswegs ableugnen. In allen obigen Fällen hat jedoch die Bestandeszunahme ausgedehnte Areale mit recht verschiedener Kombination der Kulturmassnahmen betroffen, ein Umstand, der m. E. unbedingt für die **Mitwirkung allgemeinerer, und zwar klimatischer Faktoren** spricht.

Zwecks Klärung der regionalen Besonderheiten, wie sie in der Expansion aller hier zu behandelnden Arten zum Vorschein kommen, wäre natürlich — ausser der Berücksichtigung der Kulturmassnahmen — auch eine nähere Analyse der klimatischen Faktoren nötig, als dies im Rahmen der vorliegenden Studie möglich ist. Auf einen Punkt möchte ich jedenfalls besonders aufmerksam machen,

nämlich auf die nord- und westwärtsgerichtete Expansion der Ringeltaube — sowie des Stars und der Misteldrossel (siehe unten) — auf den Britischen Inseln. Diese Expansion kann kaum ohne Berücksichtigung der Schneedeckenverhältnisse verstanden werden; handelt es sich doch um Arten, die ihre Nahrung teilweise oder ausschliesslich auf dem Boden suchen. Soweit ich sehen kann, darf man sich hierbei nicht lediglich auf die durchschnittlichen Schneedeckenwerte stützen, die nur die allgemeine Zunahme gegen Norden (bzw. Nordosten) und nach den höheren Lagen hin zum Ausdruck bringen (siehe die Karte bei MANLEY 1947). Auf den Britischen Inseln besteht ja ein ziemlich schroffer Unterschied zwischen den sehr regenreichen westlichen und den viel regenärmeren östlichen Bezirken, und in harten Wintern spiegelt sich dies in den Schneedeckenverhältnissen wider, um so mehr, als auf den Britischen Inseln die Winterregen vorherrschen. BONACINA (1937, p. 274) schreibt mit Bezug auf den harten Winter 1928/29: „As usual in winters of this type much more snow fell in the milder western regions of Great Britain than in the colder eastern districts.“ Trägt man diejenigen Orte in England, aus denen Angaben über Abgänge in harten Wintern bzw. Bestandesabnahme im nachfolgenden Sommer für die Ringeltaube vorliegen (Literatur S. 2) auf eine Karte ein, so umranden die Punkte in recht schöner Weise die regenärmsten Gebiete in Ostengland, die zugleich wohl den wichtigsten Ausgangspunkt der rezenten Expansion der Ringeltaube darstellen.

Turdus viscivorus.

Die Misteldrossel ist in Nordeuropa und im grössten Teil Mitteleuropas ein ausgeprägter Zugvogel; sie zieht vornehmlich nach Südwesteuropa und Nordwestafrika, wo sie vor harten Wintern natürlich in hohem Grade geschützt ist. Nur stellenweise im westlichen Mitteleuropa, z. B. am Niederrhein (siehe NIETHAMMER 1937), sowie vor allem auf den Britischen Inseln, wird ein beträchtlicher Teil des Brutbestandes aus Standvögeln gebildet.

Nun ist auf den Britischen Inseln eine deutliche Bestandesabnahme nach strengen Wintern (1916/17, 1939/40, 1946/47) beobachtet worden. Andererseits hat die Misteldrossel gerade hier während des 19. und 20. Jahrhunderts rasch zugenommen und eine

kräftige Expansion aufgewiesen (ALEXANDER & LACK 1944). Dies gilt vor allem für Nordengland und Schottland, wo die Misteldrossel am Ende des 18. Jahrhunderts selten war, sowie für Irland, wo sie damals anscheinend fehlte.

So weit liegen die Verhältnisse denen bei der Ringeltaube prinzipiell analog. Abweichend ist aber die Verbreitungsdynamik der Art in Westfalen, wo sie von PEITZMEIER (1939, 1940, 1942, 1944, 1947, p. 31—36, 42—76) eingehend untersucht worden ist. Es handelt sich um eine in Anbetracht der deutschen Biotopansprüche der Art ökologisch abweichende, für Parklandschaft (Laubwald) eigentümliche Population, die sich nach Westfalen erst in den letzten Dezennien sehr rasch (mit einer mittleren jährlichen Geschwindigkeit von 5—10 km) von Westen her ausgebreitet hat. In den größeren Wäldern Westfalens war die Art schon früher heimisch (PEITZMEIER 1947, p. 34). Die Einwanderer scheinen nun, wie PEITZMEIER ausdrücklich betont, ausnahmslos Zugvögel zu sein, während doch sogar in Ostdeutschland vereinzelt Individuen überwintern. Hiermit steht im Einklang, dass trotz quantitativer Untersuchungen keine Abnahme der westfälischen Parklandschaftspopulation nach 1939—42 festgestellt werden konnte.

Indem nun die Misteldrossel auch in Holland in letzter Zeit häufiger geworden ist (HAVERSCHMIDT 1942) und der Bereich ihrer rezenten Bestandeszunahme somit mehr oder weniger einheitlich ist, so fragt man sich, ob die abweichenden westfälischen Verhältnisse mit den von den Britischen Inseln bekannten irgendwie in Einklang gebracht werden könnten. Eine theoretische Möglichkeit besteht im folgenden: 1. Die Parklandschaft Westfalens ist früher von überwinterten Misteldrosselpopulationen bevölkert worden (vgl. die Verhältnisse am Niederrhein). 2. Diese Populationen sind durch harte Winter etwa im 17.—18. Jahrhundert vernichtet worden. 3. Die rezenten Einwanderer stammen aus einer erhaltengebliebenen Zugpopulation eines westlichen Nachbargebietes.

Während ihrer Ausbreitung in Westfalen hat die Misteldrossel immer mehr die unmittelbare Nähe menschlicher Behausungen besiedelt. Wenn sie sich auch hierbei erst nur mehr gelegentlich in die Stadtparke ausgebreitet hat, so beleuchten die diesbezüglichen Untersuchungen PEITZMEIERS (unberuhend davon, ob die obige

Hypothese über die Beweggründe der Ausbreitung der Misteldrossel in Westfalen richtig ist oder nicht) im Prinzip auch die „Urbanisierung“, wie sie bei der Ringeltaube und der Amsel vorkommt und das auffallendste Beispiel für ökologische Ausbreitung bei diesen Arten darstellt.

In der Ausbreitung der Misteldrossel kommt die „ökologische Beharrlichkeit“ deutlich zum Vorschein, d. h. die Vögel beziehen in erster Linie Gelände, die ihrem Brutbiotop strukturell am nächsten kommen, und schreiten auf mehr abweichenden Biotoptypen erst als Folge des zunehmenden Populationsdruckes zur Brut. Namentlich auch das Brüten in Menschnähe findet nach PEITZMEIER erst unter ökologischem Druck statt. Die Besetzung der verschiedenen Biotoptypen erfolgt also gewissermassen in systematischer Reihenfolge. (Diese bei vielen Vogelarten verzeichnete Erscheinung bedeutet in der Praxis wohl meist eine Ausbreitung von jeweils optimalen Biotoptypen gegen immer ungünstigere; vgl. KALELA 1938, p. 216 ff., 1944.) Auf diese Weise wird es verständlich, dass jeweils extreme Biotoptypen lange „leer“ bleiben können, dass aber ihre Besiedlung dann, einmal in Gang gekommen, sehr rasch vor sich gehen kann. Dieser für die „Urbanisierung“ etwa der Amsel so kennzeichnende Zug (siehe z. B. KUHK 1939) wäre sonst im Rahmen der in der vorliegenden Studie aufgestellten „Leerraumshypothese“ schwer verständlich.

Motacilla cinerea.

Die Gebirgstelze gehört zu den wenigen Vogelarten, die etwa seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts eine nordwärtsgerichtete, regional umfassende Expansion in Mitteleuropa aufgewiesen haben (Übersicht bei NIETHAMMER 1937). Hierbei hat die Art auch Südkandinavien (Schweden seit 1916, Norwegen seit 1919) erreicht. Auf den Britischen Inseln ist die Gebirgstelze ein weitverbreiteter Brutvogel, der in Südostengland, also dicht am mitteleuropäischen Expansionsgebiet, in neuerer Zeit merklich zugenommen hat (ALEXANDER & LACK 1944).

Ich habe selbst früher (1946 a, 1949 a) die Ausbreitung der Gebirgstelze in Mitteleuropa derjenigen der nordeuropäischen Expansionsarten vom „Wettervogel“-Typus an die Seite gestellt. Es ist jedoch zu bemerken, dass die Expansion im vorliegenden Fall

wesentlich von den Gebirgen abwärts nach der Tiefebene stattgefunden hat (vgl. auch MAYR 1942, p. 239), und deshalb fällt es in der Tat schwer, sie in üblicher Weise mit der Temperaturzunahme des Winterhalbjahres in Verbindung zu setzen.

Die Gebirgstelze ist ein typisch partieller Zugvogel. Auf den Britischen Inseln ist sie Strichvogel, der im Winter in zunehmender Anzahl im Tiefland vorkommt (WITHERBY 1943). Auf den mitteleuropäischen Tiefebeneen überwintert sie in wechselnder Anzahl. Ganz allgemein nimmt der Brutbestand der besagten Gebiete nach harten Wintern merklich ab. So verhält es sich auf den Britischen Inseln (1917/18, 1939/40, 1946/47), in Dänemark, in Schweden (LUND 1944) sowie jedenfalls örtlich auch in Deutschland (DROST & SCHÜZ 1940). Folgendes Zitat aus der Arbeit von JØRGENSEN (1943) mag beweisen, dass der Rückgang sehr schroff sein kann:

„Bjergvipstjerten (*Motacilla cinerea*), som først efter Aar 1900 er invandret til den jydsk Halvø og stærkt har bredt sig med talrige Ynglepladser i den sydlige Del, er efter de tre efter hinanden følgende strenge Vintre [1939—1942] forsvundet fra Sydslesvig. — — — Vinteren 1938—39 var den almindelig overalt paa passende Lokalteter“ (Sperrung von mir).

Um Auskunft über das Verhalten der mitteleuropäischen Gebirgspopulationen zu erhalten, habe ich mich an Dr. A. SCHIFFERLI in Sempach gewandt, und er hat die grosse Freundlichkeit gehabt, mir folgendes mitzuteilen:

„Die Gebirgstelze kommt in der Schweiz an fließenden Gewässern vor, vom Mittelland bis hinauf zu den Gletschern. Ich habe sie dieses Jahr (1949) im Lotschental (Tellialp, oberer Teil des Wallis) auf ca 2000 m Höhe als Brutvogel festgestellt. — Wie gross die Verhältnisse der Zug- und Standpopulationen sind, weiss ich nicht. Immerhin scheint ein deutlicher Unterschied in den höhern und tiefern Lagen zu bestehen. In höhern Lagen werden alle Zugvögel sein, weiter unten werden Stand- und Zugvögel vorkommen. Wir haben bis jetzt keine Bestandesaufnahmen gemacht und ich kann Ihnen aus diesem Grunde nicht sagen, wie stark die kalten Winter 1939/42, 1946/47 unsere Bergstelzenpopulationen dezimierten. Es scheint mir 1949/50 im Vergleich zu früher kein Unterschied zu bestehen. Da wahrscheinlich ein grosser Teil unserer Bergstelzen Zugvögel ist, werden unsere Bestände nicht stark unter kalten Wintern zu leiden haben“ (Sperrung von mir).

Wo die schweizerischen Zugpopulationen den Winter verbringen, ist wegen Mangels an Beringungsergebnissen nicht bekannt; nach NIETHAMMER (1937) überwintern aber die mitteleuropäischen Ab-

wanderer im südlichen Europa, teils sogar in Nordafrika. Hier sind sie natürlich vor harten Wintern in hohem Grade geschützt ¹⁾).

Ich bin geneigt anzunehmen, dass die seit etwa hundert Jahren andauernde Expansion von *Motacilla cinerea* nach den Tiefebene Mitteleuropas und nach dem südlichen Skandinavien sowie wohl auch ihre Zunahme in Südostengland wesentlich in der Wiederauffüllung eines in unmittelbar vorangegangener Zeit entstandenen, durch strenge Winter verursachten Leerraums besteht. Als Ausgangspunkt der Expansion haben die Gebirgsgegenden gedient, weil deren Populationen ausschliesslich oder jedenfalls zu einem grösseren Teil als die der Tiefebene aus Zugvögeln bestanden haben und deswegen der Vernichtung entgangen sind.

Aythya fuligula.

Mit Vorbehalt möchte ich hier noch die rezente Verbreitungsdynamik der Reiherente zur Erörterung aufnehmen.

Gegen den Hintergrund der neuzeitlichen Erwärmung und Maritimisierung des Klimas in der Westwindzone Europas betrachtet, erscheint es überraschend (vgl. KALELA 1946 b, p. 34), dass sich eine Anzahl Wasservogelarten, die sich am ehesten dem sibirischen Faumentypus STEGMANN'S (1938) angliedern, gegen Westen bzw. Südwesten ausgebreitet haben oder jedenfalls an der betreffenden Grenzzone eine ausgeprägte Bestandeszunahme aufgewiesen haben. Hierher gehören *Aythya fuligula*, *Melanitta nigra*, *Mergus merganser* und *M. serrator*. Während die Expansion der drei letztgenannten Arten jedenfalls vorwiegend auf die Britischen Inseln beschränkt ist (siehe BAXTER & RINTOUL 1922; BERRY 1939; ALEXANDER & LACK 1944), handelt es sich bei *Aythya fuligula* um eine grosszügige Erweiterung des Wohngebietes (LÖNNBERG 1924; SCHÜZ 1941; u. a.). Um die Mitte des vorigen Jahrhunderts fehlte die Art, wenigstens praktisch genommen, in Südschweden (Gotland ausgenommen),

¹⁾ Während der Drucklegung des vorliegenden Aufsatzes teilt mir Dr. SCHIFFERLI gütigst mit, dass eine am 16. September 1949 in Saillon/Sion als Fängling beringte Gebirgstelze am 2. Januar 1950 in Antibes (A. M.) and der Mittelmeerküste Frankreichs tot aufgefunden worden ist. Vorausgesetzt, dass es sich hier um einen in der Schweiz geborenen Vogel handelt, findet die obige Auffassung auch an dem Teil der schweizerischen Gebirgstelzen eine direkte Stütze.

Dänemark, Nordwestdeutschland, Holland und auf den Britischen Inseln, in Gebieten also, wo sie nunmehr — teilweise sogar als häufiger — Brutvogel vorkommt. Ausserdem ist die Art im Schärenhof Finnlands (siehe z. B. v. HAARTMAN 1945) und im nordöstlichen Mitteleuropa (KUHK 1939; TISCHLER 1941; u. a.) häufiger geworden.

Die Reiherente ist Standvogel auf den Britischen Inseln, zum Teil auch in Mitteleuropa, Zugvogel in Nord- und Osteuropa. Nach Beringungsergebnissen zu schliessen, überwintern wohl die Hauptmassen der Brutvögel des südlichen Fennoskandiens und die der mitteleuropäischen Zugvögel im Bereich der Nordsee und der südlichen Ostsee, am Kanal usw., zum Teil auch in Binnengewässern anschliessender Gebiete. Wo die östlichen und nördlichsten Populationen den Winter verbringen, darüber sind die direkten Kenntnisse sehr mangelhaft, es möge aber darauf hingewiesen werden, dass die Art im Winter nicht nur — und zwar zahlreich — im Mittelmeergebiet, sondern auch in Afrika bis Abessinien, Kenya Nigeria und Liberia vorkommt (NIETHAMMER 1938). Offenbar handelt es sich hier in erster Linie um östliche und nördliche Populationen.

Es ist nun ohne weiteres klar, dass nur die an den nordwesteuropäischen Küsten nebst anschliessenden Binnengewässern überwintrenden Bestände den Wirkungen der harten Winter ernstlich ausgesetzt sind, falls die Art in dieser Hinsicht überhaupt empfindlich ist. Was ist nun über letzteres bekannt?

In der Literatur habe ich folgende Angaben über Winterverluste 1939/40 bei der Reiherente gefunden. Schweden: Öresund, einige Dutzende (HANSTRÖM 1940). Dänemark: København, zahlreich (GERNA 1940; WILLADSEN 1940). Deutschland: Flensburg, „viele Abgänge“, Helgoland, 5—7 halbverhungerte Individuen (DROST & SCHÖZ 1940). Holland: Angaben über rund 40 Winteropfer (TEN KATE 1940). — Im Winter 1946/47 wurden an der offenen Nordseeküste der Insel Fanö (Dänemark) auf einer Strecke von ca 15 km 47 verendete Reiherenten gefunden (LANGE 1947).

Bei meinem Besuch in Amsterdam im Sommer 1949 erzählte mir Dr. K. H. Voous, dass die in Holland 1946/47 überwinterten Wasservögel schwere Verluste gelitten hatten, und zwar war die Reiherente unter den Winteropfern auffallend reichlich vertreten. Der Hauptteil des diesbezüglichen holländischen Materials ist leider noch unveröffentlicht, Dr. Voous hat mir aber liebenswürdigerweise Daten darüber zur Verfügung gestellt, in welcher Anzahl solche Winteropfer beim Zoologischen Museum in Amsterdam eingeliefert wurden. Das Material enthält auch einige Feldbeobachtungen von

Dr. Voous. Die „Ölvögel“ sind nicht mitgerechnet worden. Von insgesamt 100 an der Meeresküste und 113 in Binnengewässern tot aufgefundenen Wasser- und Ufervögeln (23 Arten) war die Reiherente mit 5 bzw. 22 % vertreten. Nur das unter harten Wintern bekanntlich besonders stark leidende Blässhuhn kam unter den Winteropfern reichlicher vor (33 bzw. 46 %). Etwa Ende Februar und Anfang März „war das Nordmeer der ganzen Küste entlang von ausgedehnten Eisfeldern und vielen Eisbergen bedeckt!“

Natürlich kommt solchen Zahlenwerten an sich keine allzu grosse Beweiskraft zu, da aus den Angaben nicht hervorgeht, in wie grossen Mengen die Reiherente an den betreffenden Stellen überwintert hat. Und entscheidend ist ja schliesslich doch der Umstand, ein wie grosser Teil des Brutbestandes der betroffenen Gegenden verloren gegangen ist. In letzterer Hinsicht sind die Befunde viel spärlicher oder auf jeden Fall uneinheitlicher verteilt als in bezug auf die vorher behandelten Arten.

Aus verschiedenen Schärengebieten Finnlands — Aspskär bei Hamina und Söderskär unweit Helsinki (PAAVOLAINEN 1950), Schärenhof bei Mariehamn (Dr. S. NORDBERG, mündl.), Schärenhof von Uusikaupunki (Stud. rer. nat. K. ILVESSALO, mündl.), Valsörarna bei Vaasa (NYKVIST, vgl. auch TAXELL 1934) — liegen Angaben vor, die einstimmig für einen ernstlichen Rückgang des Reiherentenbestandes in den 1940er Jahren zeugen; in der Tat sind hier die Populationen auf einen Bruchteil vom Stand der 1930er Jahre herabgesunken. Die zeitliche Übereinstimmung mit der in Mitteleuropa festgestellten erhöhten Wintersterblichkeit ist auffallend. Unabhängig von mir sind auch Dr. NORDBERG und Stud. ILVESSALO zu der Auffassung gekommen, dass die Überwinterungsverhältnisse bei der Dezimierung eine wichtige Rolle gespielt haben mögen. Ob hier die einzige Ursache für den zwischen den 1930er und 1940er Jahren feststehenden schroffen Unterschied in der Grösse der Schärenhofpopulationen der Reiherente liegt, mag jedoch dahingestellt bleiben. Aus den eutrophen Seen und Brackwasserbuchten Südfinnlands ist mir eine entsprechende Verminderung nicht bekannt. Ob in den Binnengewässern Südschwedens eine Abnahme stattgefunden hat, ist nach S. DURANGO (briefl.) ebenfalls ungewiss; um eine ähnliche Katastrophe wie im finnischen Schärenhof handelt es sich jedenfalls nicht.

Die längs den Küsten Finnlands festgestellte Deklination steht jedoch nicht allein da. Die einzige grosse Reiherentenpopulation Dänemarks, nämlich die von Madstedborg, wies nach LÖPPENTHIN (1943) in den Brutperioden von 1941 und 1942 einen jähen Rückgang („rivende Tilbagegang“) gegenüber 1937—39 auf. In Ostpreussen ist lokale Verminderung in 1940 und 1941 vermerkt worden (DROST & SCHÜZ 1942).

Im Winter 1946/47 erlitten auch in Schottland viele überwintrende Wasservögel schwere Verluste (DACKER 1948). Die Reiherente wird nicht unter den Arten aufgezählt, die unter den Winteropfern am reichlichsten vertreten waren, DACKER erwähnt aber, dass „ducks generally“ in der Brutperiode von 1947 abgenommen hatten, sowie dass der Reiherentenbestand im Herbst und Winter 1947/48 unternormal war. Sonst sind mir nur vereinzelte Angaben über Verminderung in oder nach harten Wintern (1916/17, 1928/29) auf den Britischen Inseln bekannt.

Recht eigenartigen Verhältnissen begegnen wir in Holland. Die Reiherente war hier vor kurzer Zeit noch als äusserst seltener und sporadischer Brutvogel bekannt. „In 1941, mogelijk reeds in 1940, verscheen de soort plotseling op verscheidene plaatsen in het land“ (HAVERSCHMIDT 1942, p. 22). Es liegt die Vermutung nahe, dass es sich hier um Abbreviation des Zuges handelt, bedingt durch Verhungering in den strengen Wintern 1939/40 (?) und 1940/41.

Das Obenangeführte lässt sich nun folgendermassen zusammenfassen. Es ist direkt bewiesen worden, dass die im Bereich der Nordsee und in deren Nachbarschaft überwinternden Reiherentenpopulationen durch harte Winter überrascht und dezimiert werden können. Hiermit dürfte, wenigstens zum Teil, die in den 1940er Jahren in gewissen Teilen des nordwestlichen Europas festgestellte deutliche Bestandesabnahme in Zusammenhang zu bringen sein. Diese Verminderung scheint keineswegs gleichmässig das ganze Gebiet betroffen zu haben, in welchem sich die Art seit etwa hundert Jahren so rasch ausgebreitet hat. Es erscheint aber durchaus nicht ausgeschlossen, dass dies, und zwar in hohem Masse, unter den extremen Bedingungen etwa des 17. und 18. Jahrhunderts der Fall gewesen ist. Die Möglichkeit verdient m. E. erwägt zu werden, dass die rezente Expansion, wenigstens zum Teil, gegen diesen Hintergrund zu verstehen wäre.

Dieselbe Erklärung halte ich auch in bezug auf die säkulare Bestandeszunahme von *Melanitta nigra*, *Mergus merganser* und *M. serrator* auf den Britischen Inseln für möglich. Alle drei Arten treten in den Verzeichnissen über Winteropfer im Nord- und Ostseebereich nicht selten auf, und die Isolierung der kleinen britischen Brutbestände mag an der der rezenten Expansion vorangegangenen vermutlichen Dezimierung einen Anteil gehabt haben.

Schlussbemerkungen.

In bezug auf *Columba palumbus*, *Turdus merula*, *T. viscivorus*, *Motacilla cinerea* und *Aythya fuligula* liegen mir keine direkten Beweise dafür vor, dass der rezenten Expansion bzw. Bestandeszunahme wirklich eine Deklination vorangegangen wäre. Die bekannten Tatsachen lassen sich jedoch m. E. mit einer solchen Annahme sehr gut vereinigen, um so mehr, als eine Deklination für einen partiellen Zugvogel, nämlich den Star, feststeht. Sind aber nicht andere Alternativen betreffs des Zeitpunktes der Deklination

vorhanden, als die weiter oben vorgeschlagene? Die einzige diesbezügliche direkte Unterlage besteht in der Schleunigkeit der festgestellten regionalen oder ökologischen Ausbreitung, unter obiger Voraussetzung also in der approximativen Wellenlänge der Schwankung.

Vorerst dürfte die Möglichkeit ruhig beiseitegelassen werden können, dass es sich hier um postglaziale Wanderungen im Sinne der klassischen Tiergeographie handelte. Die bisweilen geäußerte Annahme zum Beispiel, dass die rezente Expansion der Reiherente nach Nordwesteuropa die erstmalige nacheiszeitliche Einwanderung der Art etwa aus Steppengebieten darstellen würde, wird dadurch widerlegt, dass Reste dieses Vogels in den aus der postglazialen Wärmezeit stammenden „Køkkenmøddinger“ Dänemarks in mehreren Stücken gefunden worden sind (WINGE 1925), auch wenn dabei unbekannt ist, ob es sich um Überwinterer, Durchzügler oder Brutvögel handelt. (Hiermit soll die Möglichkeit nicht bestritten werden, dass eine von Südosten stattgefundene Ausbreitung bei der rezenten Expansion der Art eine Rolle gespielt haben könnte.)

Die tiefste nacheiszeitliche Depression im Klima Nord- und Mitteleuropas dürfte mit ziemlicher Sicherheit in die Zeit um den Wendepunkt unserer Zeitrechnung zu verlegen sein. Es ist durchaus anzunehmen (vgl. KALELA 1946 b), dass mit dieser Klimadepression eine im Verhältnis zur Gegenwart (und noch mehr natürlich zu der vorangegangenen postglazialen Wärmezeit) zurückgezogene Lage der Nordgrenzen vieler südlicher Tierarten verbunden war. Das rasche Tempo der rezenten Bestandesschwankungen und Grenzverschiebungen der zu besprechenden partiellen Zugvögel spricht aber entschieden dagegen, dass die betreffende Dynamik einen Teil einmal so langfristiger, jahrtausendelanger Schwankung darstellen sollten.

In der Tat ist die rezente Expansionsperiode bei *Columba palumbus*, *Turdus merula*, *Turdus viscivorus*, *Motacilla cinerea* und *Aythya fuligula* von so ausgeprägt derselben zeitlichen Grössenordnung wie bei *Mustela putorius*, *Capreolus capreolus*, *Galerida cristata* und *Sturnus vulgaris*, dass es durchaus am nächsten bei der Hand liegt, einen gemeinsamen Zeitpunkt für die Deklination anzunehmen. Hierbei braucht m. E. nicht vorausgesetzt zu werden, dass die im EASTON—WAGNERSchen Diagramm hervortretende kurze „Wärmezeit“ in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts bei sämtlichen hierhergehörigen Arten als besondere Expansionsperiode deutlich zum Vorschein getreten wäre; ist doch eine solche bei *Mustela putorius*

unbekannt und bei *Galerida cristata* anscheinend schwach vertreten. Nach Diagr. 2 zu schliessen war denn auch der in Frage stehende Gipfel im Hinblick auf seine Höhe nur mit dem Anfangsteil der rezenten Klimaerwärmung vergleichbar. In der Tat dürfte es z. B. ausgeschlossen sein, dass die Reiherente im 18. Jahrhundert auf den Britischen Inseln auch nur annähernd in ihrer heutigen Reichlichkeit vorgekommen wäre, ohne dass dies in der damaligen faunistischen Literatur (vgl. hierüber NICHOLSON 1927) verzeichnet worden wäre.

Andererseits darf die Sache natürlich nicht so einfach aufgefasst werden, dass die Expansion nach der „Katastrophe“ kontinuierlich vor sich gegangen wäre, in dem Masse wie es das Ausbreitungsvermögen der verschiedenen Arten zugelassen hat. Schon die in und nach den letztverflossenen harten Wintern gewonnenen Erfahrungen zeigen, dass Unterbrechungen und Rückschläge stattgefunden haben müssen. Hier spiegelt sich also die allgemeine, durch die Frequenzabnahme der harten Winter gekennzeichnete Entwicklung der rezenten Klimaänderung wider. Es möge hierbei auch auf folgende Tatsachen hingewiesen werden, die sich auf die Dynamik von *Perdix perdix* in Finnland beziehen (SIIVONEN 1949). Die Nordgrenze dieser Art wies in den 1850er Jahren ungefähr denselben Verlauf wie gegenwärtig auf (für das weitere Vordringen der Art gegen Norden setzt, wie es SIIVONEN hervorhebt, die Verteilung des kultivierten Bodens eine Grenze), durch die bekannten harten Winter in den letzten 1860er Jahren wurde sie aber vorübergehend weit zurückgeworfen.

Oben ist auf einige winterkalte Zeitabschnitte hingewiesen worden, die je für sich als Ausdruck klimatischer Rhythmizität, und zwar von sehr verschiedener Wellenlänge, gelten müssen, und denen beweislich oder wahrscheinlich eine Bedeutung im Hinblick auf faunistische Grenzverschiebungen zugekommen ist. Diese Verschiebungen haben sich zum Teil sehr rasch abgespielt. Zwar sind die oben für die Geschwindigkeit der Arealveränderungen beigebrachten Beispiele nicht ohne weiteres zu verallgemeinern. Die raschesten Grenzverschiebungen lenken natürlich die grösste Aufmerksamkeit auf sich und alle hier behandelten Veränderungen können nur für die in Frage stehenden Gebiete bzw. für entsprechende klimatische Verhältnisse als Beispiel gelten ¹⁾. Andererseits besteht kein Grund

¹⁾ Invasionsbedingte Arealveränderungen kommen bei den hier behandelten Arten kaum in Betracht, es sei denn bei den Wasservögeln.

anzunehmen, dass Schwankungen im Grenzverlauf, wie wir sie in den letzten Jahrhunderten zu verzeichnen gehabt haben, exzeptionell jäh wären. Dieses stark dynamische Gepräge im Grenzverlauf wird bei Berechnungen der Ausbreitungsgeschwindigkeit der Vögel und Säugetiere oder bei Rekonstruktionen ihrer nacheiszeitlichen Ausbreitungsgeschichte noch kaum genügend berücksichtigt, auch wenn hierbei die Schwankungen an sich meist wohl in Betracht gezogen werden.

Auf Grund von Beringungsergebnissen und aus diesen ermittelter Ortstreue hat v. HAARTMAN (1949, p. 57 ff.) Berechnungen über die theoretische Ausbreitungsgeschwindigkeit gewisser Vogelarten (*Muscicapa hypoleuca*, *Erithacus rubecula*, *Turdus migratorius*) ausgeführt, und zwar unter Anwendung a) der durchschnittlichen Entfernung der Individuen einer Population vom Ausgangspunkt der Ausbreitung nach n Generationen und b) der entsprechenden radiären Streuung. Erstere wird aus der Formel $\sqrt{n} \cdot D$ ermittelt, wo D die mittlere Entfernung der Vögel einer Generation vom Geburtsort bedeutet. Die entsprechende radiäre Streuung ist $\sqrt{n} \cdot \sigma_m$, wo σ_m die Standardabweichung der Abstände zwischen den Nistplätzen und den Geburtsplätzen darstellt. Der Autor scheint die erhaltenen Werte als solche als gewissermassen repräsentativ etwa im Hinblick auf die nacheiszeitliche Ausbreitung der Vögel Europas zu betrachten, selbst wenn er damit rechnet, dass die Umsiedlungsdistanzen u. a. durch die Populationsdichte modifiziert werden können. Er schreibt u. a. (p. 59):

„Um die Ausbreitungsgeschwindigkeit berechnen zu können, müssen wir noch das Alter einer Generation kennen. — — — In hundert Jahren hat *Turdus migratorius* 50 Generationen. Die fünfzigste Generation ist im Mittel $\sqrt{50} \cdot 16 \text{ km} = 112 \text{ km}$ vom Geburtsort der ersten gewandert. Das ist so wenig, dass das Artenareal leicht 'erstarrt' (KALELA 1944) erscheint, obwohl es im Laufe längerer Zeit stetig wächst. Rechnet man mit 23,000 Jahren seit dem Maximum der letzten Eiszeit, so befinden sich die rezenten *Turdus migratorius* schon im Mittel 1,700 km entfernt von den Nistplätzen ihrer eiszeitlichen Ahnen. Dieser Abstand gehört derselben Größenordnung an wie der Einwanderungsweg der nord-europäischen Vogelfauna aus ihren vermutlichen Verbreitungsarealen während der Eiszeit¹⁾. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit von *Erithacus rubecula* und *Muscicapa hypoleuca* (nach dem deutschen Material) ist während derselben Zeit fast nur ein viertel davon.

— — —“

„Dadurch, dass einige Individuen weiter, andere weniger weit vom Geburtsort wandern, erhalten wir für eine Generation eine gewisse radiäre Streuung σ_m der Individuen. Für *Turdus migratorius* beträgt σ_m 53 km,

¹⁾ Im Original kursiviert.

für *Erithacus rubecula* 8 km und für *Muscicapa hypoleuca* in Deutschland 5,5 km. Nach der Eiszeit ist die radiäre Streuung für *Turdus migratorius* (teoretisch) schon über 5,000 km, so dass die ersten Vorposten wohl das ganze dieser Art zusagende Areal haben erreichen können. Für die beiden anderen Arten erreicht σ_m seit der Eiszeit kaum 1,000 km.“

Als Gesamtbild ergibt sich also eine langsame Ausbreitungsbewegung, die mit zunehmender Anzahl Generationen immer langsamer wird.

Es ist eine Frage an sich, inwieweit die Veränderungen in der mittleren Entfernung einer Population vom Ausgangspunkt der Ausbreitung überhaupt Schlüsse in bezug auf die Ausbreitungsgeschwindigkeit in zoogeographischem Sinne erlauben. Hiervon unberuhend erscheint es aber aus nachstehend angeführten Gründen offenbar, dass sich die Anwendung der obigen Formeln zur Bestimmung dieser Entfernung im vorliegenden Zusammenhang nicht eignet. Sie setzt nämlich voraus (siehe z. B. DOBZHANSKY & WRIGHT 1943, p. 305), dass die Ausbreitung in beliebiger Richtung fortsetzen kann. Dies ist seinerseits nur unter der Voraussetzung möglich, dass der Vermehrungskoeffizient (V) sukzessiv und gleichmässig über die ganze Population konstant verbleibt. Es ergeben sich dann drei Möglichkeiten: a) Die absolute Grösse der Population verbleibt während der Arealzunahme unverändert ($V = 1$). Es leuchtet ein, dass die Ausbreitung unter dieser Voraussetzung höchstens nur in sehr engem Rahmen fortsetzen kann, so dass eine diesbezügliche Berechnung für zoogeographische Zwecke praktisch belanglos ist. b) In der Tat muss eine Population, die ihr Areal sukzessiv erweitert, ständig zunehmen ($V > 1$). Unter den obigen Voraussetzungen müsste aber die Population dann im Zentrum der Ausbreitung schon im Laufe weniger Generationen Grössenwerte erreichen, die biologisch unmöglich sind. Berechnet man nun, ohne den letzterwähnten Umstand zu berücksichtigen, die mittlere Entfernung der Population vom Ausgangspunkt der Ausbreitung, so bekommt man natürlich allzu kleine Werte. c) Die dritte Möglichkeit, dass die absolute Grösse der Population während der Arealzunahme abnimmt ($V < 1$), braucht kaum erörtert zu werden.

Die von v. HAARTMAN gefundene Verminderung der theoretischen Ausbreitungsgeschwindigkeit mit zunehmender Anzahl Generationen ist, wie aus dem Obigen erhellt, eine Konsequenz der in Frage stehenden Berechnungsweise.

Die angeborene stärkere oder schwächere Ortstreue ist zweifelsohne eine der ausschlaggebenden Komponenten der theoretischen Ausbreitungsgeschwindigkeit. Ein — sei es noch so schematisches — Bild über die letztere lässt sich aber ohne Rücksicht auf weitere Faktoren, vor allem auf den Geburtenüberschuss, nicht entwerfen. Ausserdem ist zu beachten, dass die Beringungsergebnisse, so wichtig sie beim Studium der Ausbreitungsgeschwindigkeit auch sind, an sich nichts darüber besagen, in welchem Masse der in einem gegebenen Fall gefundene Grad der Ortstreue durch äussere Faktoren, etwa durch die Populationsdichte, beeinflusst worden ist ¹⁾.

¹⁾ Die mathematische Seite der obigen Fragen habe ich mit Dr. phil. PENTTI KALAJA diskutieren dürfen, wofür ich ihm bestens danke.

Der rezenten Expansion etwa von *Sturnus vulgaris*, *Columba palumbus*, *Turdus merula*, *T. viscivorus*, *Motacilla cinerea* und *Aythya fuligula* kommt ja deswegen eine Sonderstellung zu, weil sich die ökologische oder regionale Ausbreitung hier ganz oder teilweise in Gegenden abspielt, die weit von der „klimatischen Nordgrenze“ (bzw. der entsprechenden vertikalen Grenze: *Motacilla cinerea*) liegen. Dies gilt allerdings nur, wenn die ganze brutzeitliche Verbreitung berücksichtigt wird. Hält man nur die Verbreitung der sedentären Populationen im Auge, so besteht kein prinzipieller Unterschied etwa im Vergleich zu *Galerida cristata*, *Mustela putorius* oder *Capreolus capreolus*.

Diese Verhältnisse dürften am besten charakterisiert werden können, wenn man von der „Gliederung des Artenareals“ (vgl. BODENHEIMER 1938; KALELA 1944) ausgeht. Betrachten wir hier die Bedingungen, wie sie etwa in den gemäßigten humiden Teilen Europas häufig vertreten sind (z. B. in der Arktis oder in Steppengebieten mag es sich in mancher Hinsicht anders verhalten, vgl. KALELA 1949 b) und begnügen wir uns hierbei mit einer groben Einteilung des Artenareals in das „Zentrum“ und die „Peripherie“ (Grenzzone in sehr weiter Bedeutung). Die im Verhältnis zum „Zentrum“ lichten Populationen der „Peripherie“ sind durch einen mehr oder weniger stark ausgeprägten Massenwechsel¹⁾ gekennzeichnet; in der äussersten Peripherie kommt es zu Grenzverschiebungen. Die wichtigste allgemeine Ursache dieser Schwankungen liegt ohne Zweifel im Wechsel der jeweils kritischen klimatischen Faktoren (vgl. SOLOMON 1949, p. 8), stellt doch das Klima unter denjenigen Faktoren, von denen die Populationsdichte bei den Landtieren abhängt, die wichtigste Variable dar. Im „Zentrum“ hingegen zeichnen sich die Populationen durch relativ hochgradige Stabilität aus, weitgehend als Folge des Überwiegens dichteabhängiger biotischer Faktoren über die klimatischen. So erholt sich nach harten Wintern der Bestand vieler Standvögel in den zentralen Teilen ihrer Verbreitung in der Regel im Verlauf von wenigen Jahren um sich dann bis zum folgenden harten Winter annähernd auf gleicher Höhe zu hal-

¹⁾ Hier wird nicht in erster Linie der nach den „ELTONSchen Perioden“ ablaufende Massenwechsel gemeint, der ja in den gemäßigten humiden Gebieten nicht besonders ausgeprägt ist.

ten (siehe z. B. PEITZMEIER 1947, p. 22 ff.). An der Nordgrenze kommt es dagegen zu jähren Fluktuationen, wobei ein relativ stabiler Zustand eher zu den Ausnahmen gehören mag.

Dass sich der Massenwechsel und die mit ihm verbundenen Schwankungen in der ökologischen oder regionalen Verbreitung, wie wir sie oben in bezug auf die partiellen Zugvögel besprochen haben, teilweise oder sogar überwiegend im Innern (bisweilen fast im regionalen Zentrum) der betreffenden Artenareale abspielen, beruht nach der hier vertretenen Auffassung auf dem für die partiellen Zugvögel eigentümlichen Überwinterungsmechanismus, bei welchem das Überfliegen der Populationen in der Regel eine wichtige Rolle spielt. Diesem Mechanismus zufolge hat die durch ausgeprägten Massenwechsel gekennzeichnete „periphere“ Zone eine exzeptionelle Breite (Star, Amsel) oder gewissermassen abnorme Lage (Ringeltaube, Misteldrossel, Gebirgstelze, Reiherente) erhalten.

Literatur. — AHLMANN, H. W., 1949. Cons. Perm. l'Exploration de la Mer, Rapports 125: 9—16. — ALEXANDER, W. B. & LACK, D. 1944. Brit. Birds 38: 42—88. — BAXTER, EVELYN V. & RINTOUL, LEONORA J., 1922, Some Scottish breeding Duck, their arrival and dispersal. Edinburgh. — BERRY, J., 1939, The status and distribution of wild Geese and wild Ducks in Scotland. Cambridge. — BODENHEIMER, F. S., 1938, Problems of animal ecology. Oxford. — BONACINA, L. C. W., 1937. Brit. Rainfall 1936: 272—292. — BRANDT, A., 1948. Ann. Bot. Soc. 'Vanamo' 23, n:o 4: 1—131. — BROUWER, G. A. & HAVERSCHMIDT, FR., 1929. Ardea 18: 61—69. — BROUWER, G. A. & JUNGE, G. C. A., 1943. Ibid. 32: 179—250. — DACKER, H., 1948. Scott. Naturalist 60: 171—176. — DOBZHANSKY, TH. & WRIGHT, S., 1943. Genetics 28: 304—340. — DROST, R. & SCHÜZ, E., 1940. Vogelzug 11: 161—191. — 1942. Ibid. 13: 153—155. — DURANGO, S., 1945. Svensk Faun. Revy 7: 1—16. — 1946. Vår Fågelvärld 5: 145—190. — EASTON, C., 1928, Les hivers dans l'Europe occidentale. Leyden. — EKMAN, S., 1922, Djurvärldens utbredningshistoria på Skandinaviska halvön. Stockholm. — Förteckning över Sveriges fåglar utgiven av Sveriges Ornitologiska Förening. Stockholm 1949. — GERNAÄ, I., 1940. Dansk Orn. For. Tidsskr. 34: 189—191. — v. HAARTMAN, L., 1945. Acta Zool. Fenn. 44: 1—120. — 1949. Ibid. 56: 1—104. — HANSTROM, B., 1940. Fauna o. Flora 35: 105—114. — HAVERSCHMIDT, FR., 1942, Faunistisch overzicht van de Nederlandsche broedvogels. Leiden. — JÄGERSKIÖLD, L. A., 1919. Sveriges Natur 1919: 47—73. — JESPERSEN, P., 1941. Dansk Orn. For. Tidsskr. 35: 66—78. — 1946, The breeding birds of Denmark. Copenhagen. — 1949. Cons. Perm. Internat. l'Explor. de la Mer, Rapports et Procès-Verbaux 125: 36—39. — JOURDAIN, F. C. R. & WITHERBY, H. F., 1918. Brit. Birds 11: 266—271, 12: 26—35. — JUTIKKALA, E., 1934. In: Suomen Kulttuurihistoria II. Porvoo/Helsinki. — JØRGENSEN, J., 1943, Dansk Orn. For. Tidsskr. 37: 132—136. — KALELA, O., 1938. Ann. Zool. Soc. 'Vanamo' 5, n:o 9: 1—291. — 1944. Ibid.

- 10, n:o 3: 1—23. — 1946 a. *Ornis Fenn.* 23: 77—98. — 1946 b. *Ann. Acad. Scient. Fenn., Ser. A*, 4, n:o 12: 1—81. — 1948 a. *Suomen Riista* 2: 77—96. — 1948 b. *Ibid.* 3: 34—56. — 1949 a. *Bird Banding* 20: 77—103. — 1949 b. *Ann. Zool. Soc. 'Vanamo'* 13, n:o 5: 1—90. — KERANEN, J., 1925. *Mitt. Meteorolog. Zentralanstalt des Finn. Staates* 15: 1—8. — KUHK, R., 1939. *Die Vögel Mecklenburgs*. Münster. — LACK, D., 1944. *Brit. Birds* 37: 122—150. — 1948. *Ibis* 90: 252—279. — LANGE, H., 1947. *Dansk Orn. For. Tidsskr.* 41: 293—294. — LEHTONEN, L., 1945. *Ornis Fenn.* 22: 24—28. — 1948. *Ornis Fenn.* 25: 1—18. — LEIVO, O., 1946. *Ibid.* 23: 65—77. — LEJEUNE, J., 1942. *Gerfaut* 32: 102—103. — LÖNNBERG, E., 1924. *Fauna o. Flora* 19: 97—119. — LUND, J. F., 1944. *Ibid.* 39: 95—96. — LÖPPENTHIN, B., 1943. *Dansk Orn. For. Tidsskr.* 37: 89: 98. — MALMBERG, T., 1944. *Vår Fågelvärld* 3: 81—99, 113—131. — MANLEY, G., 1947. *Meteorolog. Magazine* 76: 28—36. — MAYR, E., 1942. *Systematics and the origin of species*. New York. — MERIKALLIO, E., 1916. *Luonnon Ystävä* 20: 6—12. — 1946. *Ann. Zool. Soc. 'Vanamo'* 12, n:o 1: 1—143. — NICHOLSON, E. M., 1926. *Birds in England*. London. — NIETHAMMER, G., 1937, 1938. *Handbuch der deutschen Vogelkunde* I, II. Leipzig. — NYKVIST, K. (Manuskript.) — OLIVIER, G., 1944. *L'Oiseau* 14: 41. — OLSSON, G., 1943. *Fauna o. Flora* 38: 49—58. — PAAVOLAINEN, E.-P., 1950, *Suomen Riista* 5. (Im Druck.) — PALMGREN, P., 1936. *Ornis Fenn.* 13: 159—164. — PEITZMEIER, J., 1939. *Orn. Monatsber.* 47: 161—166. — 1940. *Ibid.* 48: 37—41. — 1942. *Journ. f. Orn.* 90: 311—322. — 1944. *Orn. Monatsber.* 52: 16—18. — 1947. *Ornithologische Forschungen* 1. Paderborn. — REINKAINEN, A., 1949. *Arch. Soc. 'Vanamo'* 2: 131—141. — SALOMONSEN, F., 1948. *Dansk Orn. For. Tidsskr.* 42: 85—99. — SCHNURRE, O., 1921, *Die Vögel der deutschen Kulturlandschaft*. Marburg a. L. — SCHÜZ, E., 1941. *Beitr. Fortpflanzungsbiol. der Vögel* 17: 41—50. — 1942. *Zool. Jahrbücher* 75: 103—120. — SHIVONEN, L., 1939. *Ann. Zool. Soc. 'Vanamo'* 7, n:o 1: 1—289. — 1948. *Papers on Game Research* 2: 1—26. — 1949. *Suomen Riista* 4: 125—170. — SHIVONEN, L. & KALELA, O., 1937. *Acta Soc. F. Fl. Fenn.* 60: 606—634. — SOLOMON, M. E., 1949. *Jour. Animal Ecology* 18: 1—35. — STEGMANN, B., 1938. *Faune de l'URSS, Oiseaux* 1, n:o 2: 1—156. — STRESEMANN, E., 1930. *Orn. Monatsber.* 38: 37—43. — TAXELL, C. G., 1934. *Ornis Fenn.* 11: 5—13. — TEN KATE, C. G. B., 1940. *Limosa* 13: 73—88. — TICEHURST, N. F. & HARTLEY, P. H. T., 1948. *Brit. Birds* 41: 322—334. — TICEHURST, N. F. & WITHERBY, H. F., 1940. *Ibid.* 34: 118—132, 142—155. — TISCHLER, F., 1941. *Die Vögel Ostpreussens und seiner Nachbargebiete*. Königsberg/Berlin. — VASVARI, N., 1939—42. *Aquila* 46—49: 352—365. — WAGNER, A., 1940. *Klimaänderungen und Klimaschwankungen*. Braunschweig. — WILLADSEN, S., 1940. *Dansk Orn. For. Tidsskr.* 34: 191—193. — WINGE, H., 1925. In: SCHJØLER, E. L., *Danmarks Fugle* I. København. — WINGSTRAND, K. G., 1949. *Vår Fågelvärld* 8: 49—74. — WITHERBY, H. F. & JOURDAIN, F. C. R., 1929. *Brit. Birds* 23: 154—158. — WITHERBY, H. F. etc., 1943, *The Handbook of British Birds* I. London. — ÅNGSTOM, A., 1946, *Sveriges klimat*. Stockholm.

Summary: On secular rhythm in the distributional dynamics of some European birds and mammals and its relation to winter conditions. —

1. Mammals and permanently resident birds. — Numerous permanently resident birds and some mammals have expanded markedly along their northern limits since about the middle of the last century. This applies especially to northern but also to central Europe. It is characteristic of most of these species (mentioned on pp. 4 to 6) that their populations are greatly reduced by hard winters, such as 1916/17, 1928/29, 1939—42 and 1946/47. It is apparent, as has been pointed out in several previous investigations, that their present expansion is in connection with the winters becoming milder, a process which has continued since the first half of the previous century (diagr. 2). Further, it is known that in the 16th century the polecat (*Mustela putorius*) in Finland and the crested lark (*Galerida cristata*) in central Europe have had a northern distribution approximately as wide as at present. Between in the 17th and 18th centuries, their northern limit has been pushed far back. This depends without doubt on the fact that, except for a short period in the early half of the 18th century, the winters in the 17th and 18th centuries (as well as those at the beginning of the 19th century) have, on the average, been extremely severe (diagr. 1). To the same group the roe-deer (*Capreolus capreolus*) also belongs. In its decline in the 17th and 18th centuries in Scandinavia, besides the climate, the direct destructive effects of man have also played an important part.

2. Partial migrants. — It seems that this climatic period with its severe winters in the 17th and 18th centuries and at the beginning of the 19th century has also had a bearing of a particular kind on the distributional dynamics of certain partially migrant birds.

The situation is in principle the same in all the species treated below. Of these, the wood pigeon (*Columba palumbus*) offers perhaps the most instructive example. Since the middle of the last century this species has become far commoner in certain inner parts of its range, i. e. in the northern parts of central Europe and in the British Isles, climatically comparable with them. In central Europe, the notable spread of the species to the parks is one of the most conspicuous features of the growth of the population. The northern parts of central Europe and the British Isles form the northern marginal zone where the whole nesting wood pigeon population or a considerable part of it overwinters. Further it is known that the wood pigeon populations in these same areas are greatly reduced during hard winters. This is evident on the one hand from the individuals found dead, and on the other hand from the decrease in the nesting populations in the following summer. The northern European populations, on the other hand, are all migrant birds and pass the winter in areas — mainly in southern France — where they are largely protected from the effect of hard winters. (This „Überfliegen der Populationen“ is more or less distinct in all the partial migrants treated here.) The author assumes that the wood pigeon population of the northern parts of central Europe and the British Isles decreased catastrophically during the period previous to the present period of amelioration of the climate, principally in the 17th and

18th centuries, and that the present expansion of the species in these areas chiefly involves the filling of the „gap“ produced at that time.

The increase of the mistle thrush (*Turdus viscivorus*) in the British Isles, the blackbird (*Turdus merula*) in the northern parts of central Europe and the starling (*Sturnus vulgaris*) in both these areas are interpreted in the same way, even when cultural factors, too, are involved. As regards the starling, it is actually known that in the British Isles at least it was markedly decreasing towards the end of the 18th century, a fact which agrees well with the climatic scheme given in diagram 1. Although the period with warm winters that occurred in the beginning of the 18th century is thus in this way reflected in the distributional dynamics of the starling (possibly also in that of the roe-deer in Scandinavia and the crested lark in central Europe), in the author's opinion it need not necessarily be clearly manifested in all the species in question (cf. diagr. 2 which shows that the increase of the winter temperature at the beginning of the 18th century was much less pronounced than the recent one).

The grey wagtail (*Motacilla cinerea*) has expanded markedly since the middle of the last century from the central European mountain regions to the lowlands, reaching even to the southern parts of Scandinavia. At least in the higher mountain regions the species is a typical migrant bird, but a considerable proportion of the populations of the lowlands overwinters. These wintering populations are greatly reduced during severe winters. The recent expansion of the grey wagtail becomes understandable if one assumes that the species has formerly (perhaps in the 16th century) occupied about the same range as at present, that the lowland populations were to a great extent destroyed during the hard winters of the 17th and 18th centuries, but that the mountain populations of central Europe, wintering in southern Europe and North Africa, survived. From these the recent expansion has taken its origin.

The same principle can perhaps be further used to explain the recent great increase in the tufted duck (*Aythya fuligula*) in the southern parts of northern Europe, in the northern parts of central Europe and in the British Isles. In these regions the nesting populations winter chiefly in the areas (in the zone of the North Sea and the southern Baltic), which belong to the sphere of influence of the hard winters. On the other hand, the northernmost and eastern populations of Europe appear mainly to winter in the Mediterranean zone and further south, protected from severe winters. Certain observations made during hard winters and in the following nesting periods support this impression.
