

# ORNIS FENNICA

XXIX, N:o 1

SUOMEN LINTUTIETEELLISEN YHDISTYKSEN JULKAISEMA  
UTGIVEN AV ORNITOLOGISKA FÖRENINGEN I FINLAND

1952

Toimitus P. Voipio, G. Nordström  
Redaktion

## Ökogenetische Differenzierung und Populationsdynamik.

PAAVO VOPIO

(Zoologisches Museum der Universität Helsinki)

### Ökogenetische Differenzierung als Grundlage der Emigrationen innerhalb einer Artpopulation.

Es gibt zwei Grundfaktoren, die bei normalen, unveränderten Verhältnissen und daher bei sich ungefähr konstant erhaltender Verbreitungsstruktur (DIVER 1940) einer Art verhindernd auf die genetische Kontinuität zwischen den verschiedenen Teilen der kontinuierlich verbreiteten Artpopulation einwirken. Der eine von diesen Faktoren wird von der blossen Distanz innerhalb einer genügend weit verbreiteten Population gebildet (sog. Distanzisoliation), für den anderen wiederum ist das Auftreten der der Art zusagenden Standorte als mehr oder minder zerstreute, von weniger geeigneten oder vollends ungeeigneten Biotopen umgebene Inselchen massgebend (sog. Isoliation zwischen den Kolonien).

Nun verhält es sich aber so, dass die äusseren Verhältnisse in der Natur nie völlig konstant sind. Daher werden die in der normalen Distributionsstruktur der Populationen schon an sich enthaltenen Differenzierungsmöglichkeiten wesentlich vergrössert, wenn es den äusseren Verhältnissen zufolge in dieser oder jener Weise zu Veränderungen in der Verbreitungsstruktur kommt (siehe hierzu VOPIO 1950 b). Die Möglichkeiten zur Steigerung der Isoliation zwischen den Subpopulationen sind in allen Teilen der Artpopulation dauernd vorhanden, was seinerseits die lokalen Selektionsfaktoren relativ ungestört wirken und vor allem die sich von der Beschränkung der effektiven Populationsgrösse herleitenden zufälligen Schwankungen der Genhäufigkeiten (Sewall Wright-Effekt) neue Genkombinationen dem Wirkungsbereich der Selektion zuführen lässt. Auf diese Weise obwaltet in wilden Populationen ein effekti-

ver Mechanismus des Experimentes und Irrtums (sog. Trial-and-error-Mechanismus), der in allen Verhältnissen der Selektion weit vielseitigere Möglichkeiten gewährt, günstige und relativ differenzierte Genkombinationen zu finden, als dies in einer ganz kontinuierlichen, panmiktischen Population der Fall ist.

Wie aber WRIGHT (1940 a und b, 1943, 1946, 1948, 1949) betont hat, verhält es sich so auch bei unveränderten Verhältnissen und sogar dann, wenn diese in isolierten Kolonien dieselben sind. Es ist zudem zu bemerken, dass die Entwicklung wilder Populationen keineswegs, wie man die populationsmathematischen Analysen vielfach hat erklären wollen, lediglich eine Differenzierung entweder der sog. grossen oder in bezug auf Individuenanzahl sehr kleinen Populationen darstellt, sowie dass die Bedingungen nicht für die Entwicklung um so günstiger sind, je kleiner die Gesamtpopulation, sondern gerade im Hinblick auf den Trial-and-error-Mechanismus und deshalb auf die Entwicklung selbst sind die mittelgrossen Kolonien am günstigsten. Bei solchen Verhältnissen haben sowohl die Selektion als der Sewall Wright-Effekt einen bestimmten Anteil an der Bildung der genetischen Struktur der Population. Weil sich dabei weder eine zufällige Differenzierung zur endgültigen Fixierung der Gene, noch eine adaptive Gruppierung bis zum Gleichgewicht vollzieht, ist eine derartige Lokalpopulation sowohl unter konstanten als veränderlichen Verhältnissen einer kontinuierlichen Wandlung unterworfen. Eine einzelne Population mag dann schliesslich vermöge der als Folge der zufälligen Schwankung der Genhäufigkeiten hervorgetretenen rezessiven Mutationen sowie auch der ihr von anderen Lokalpopulationen durch Immigration zufällig zugeführten Gene einen solchen vom Sieb der Selektion ausgelesenen Genotyp (harmonisch stabilisierte Genkombination, HUXLEY 1939, 1940) finden, der sich in den allgemeinen Milieubedingungen der Art besonders günstig gestaltet. Dies bedeutet seinerseits eine entscheidende Erhöhung der Vitalität und der Vermehrung der betreffenden Kolonie, woraus folgt, dass die Individuenanzahl der letzteren wächst und sie nach einer Erweiterung ihres ursprünglichen Areals strebt („excess emigration“, WRIGHT 1940 b). Auf diese Weise wird sie mit den anderen Lokalpopulationen in Kontakt geraten und unter dem Zwang des Populationsdruckes immer mehr einzelne Individuen in die letzteren eindringen lassen, wobei diese allmählich in den Typ der Eindringlinge umgewandelt werden.

Es ist also „the expansion of centers of population characterized by certain genetic systems and contraction of those characterized by other systems“ (WRIGHT 1943: 136) im Gange oder m. a. W., „the welling up of population growth and emigration from those centers in which at the moment the most adaptive systems happen to have been arrived at and the modification by immigration of those centers in which population growth has become relatively depressed because of less successful general adaptation“ (WRIGHT 1948: 290).

Es handelt sich dabei somit nicht um Selektion zwischen einzelnen Individuen innerhalb derselben Kolonien, sondern um eine Selektion zwischen Gruppen (WRIGHT 1940 usw.; vgl. auch PATAU 1939). Wie ich schon früher bemerkt habe (VOIPPIO 1948: 27; 1950 b: 39), so bedeutet dies, um siegreich in der Konkurrenz zu sein, eine relativ schnellere Vermehrung der zum erfolgreichen Typ gehörigen Individuen, wobei die relative Häufigkeit (Frequenz) des günstigen Erbfaktors oder der Genkombination wächst. SIMPSON (1950: 224) definiert den Sinn der Selektion als „a process of differential reproduction“. Dies stimmt auch, sofern es sich um Selektion zwischen den Gruppen handelt. Dann ist die Rede nur von ganzen Populationen mit ihren eigenen Genkombinationen, die wegen der grösseren Schnelligkeit ihrer Vermehrung „tend to become denser and to send out more than their share of migrants and thus enlarge in extent“ (WRIGHT 1943: 136), was seinerseits zu „inter-group selection by means of differential rates of dispersal“ (WRIGHT 1946: 58) führt.

Wahrscheinlich strebt die Vermehrlichkeit jeder Spezies einer bestimmten, sich mit den obwaltenden Bedingungen in Harmonie befindlichen Optimumstufe zu. Die bei der Selektion zwischen den Gruppen siegreiche Population vertritt offenbar den Typ, dessen Vermehrungsgeschwindigkeit grösser als die der anderen ist, ohne jedoch die ihm in diesen Verhältnissen vorgeschriebene Optimumstufe zu überschreiten. Wenn ein solcher Typ in das von einem anderen Typ besiedelte Gebiet eindringt, so vermag er die der Art zusagenden Biotope — trotz deren bisheriger Besetzung beinahe zur Sättigungsstufe — zu erobern. Dies mag dadurch erfolgen, dass entweder die weniger günstigen Biotope zuerst und durch Vermittlung dieser schliesslich auch die günstigsten besetzt werden, oder es richtet sich der Druck direkt auf die letztgenannten, wo die relativ höhere Optimumstufe der Vermehrlichkeit der Eindringlinge effektiver als die des ursprünglichen Typs den dichtkontrollierenden Faktoren entgegenarbeitet. Die Absorption des in diesen Gebieten ehemals heimischen Typs wird dann die Folge sein.

Erreicht die Ausbreitung auf diese Weise schliesslich solche Gebiete, in denen sich die allgemeinen ökologischen (z. B. klimatischen) Ver-

hältnisse mehr oder minder stark abweichend gestalten, so kommt man dahin, dass ihr irgendeine andere Population mit einer gerade in diesen Verhältnissen vorteilhaften harmonisch-stabilisierten Genkombination entgegensteht, deren eigener natürlicher Populationsdruck die erstgenannte Population daran verhindert, in ihr Areal einzudringen. Dann wird ein gewisser Gleichgewichtszustand erreicht, als dessen Kennzeichen zwei Lokalrassen sich mittels einer durch Kreuzung bedingten schmalen Übergangszone gegenseitig ausschliessen, und der fortbesteht, soweit die Verhältnisse unverändert bleiben (vgl. jedoch unten S. 10).

### Ökologische Klinen und deren Struktur.

Innerhalb einer ausgedehnten, kontinuierlich verbreiteten Population kann die blosse Distanzisolierung genügende Voraussetzungen für die Entwicklung der genetischen Struktur ihrer verschiedenen Teile nach verschiedenen Richtungen hin schaffen. Die Tatsache, dass es bei Arten mit kontinuierlicher Verbreitung Unterarten (geographische Rassen) gibt, die sich nur mittels ganz schwacher Intergradationszonen getrennt erhalten, und dass auch beim Fehlen von jederlei Verbreitungsschranken die einzelnen Populationen ein und derselben geographischen Rasse ihren durchschnittlichen Eigenschaften nach verschieden sein können, ist ein Zeichen davon und ein Beweis dafür, dass die fraglichen Arten mehr oder minder sedentär sind (DICE 1940, MAYR 1942, 1947). Andererseits ist — wie vordem erwähnt wurde — der Verbreitungsstruktur der Artpopulationen zufolge auch die Isolation zwischen den Kolonien neben der Distanzisolierung unter normalen Verhältnissen tätig, ein Umstand, der die partielle Isolation zwischen den verschiedenen Teilen der Artpopulationen um so effektiver macht. Wenn sich die Milieubedingungen von einem Gebiet zum anderen allmählich ändern, was in zusammenhängenden kontinentalen Gebieten gewöhnlich der Fall ist, so ist es der in den verschiedenen Teilen der Artpopulationen sich abspielenden divergenten Selektion zuzuschreiben, dass sich die Hauptlinie der Populationsdifferenzierung in gleichmässigen Klinen äussert, deren Struktur und Lage sich somit *in situ* entwickelt haben. Solche bei kontinentalen Arten festgestellten Fälle, wo gleichmässige Klinen über weite Abstände ohne erkennbare Änderungen in der Steilheit ihres Verlaufes fortlaufen, sind ein Zeichen davon. Von

mehreren zur Verfügung stehenden Beispielen möge in diesem Zusammenhang nur auf einige in MILLERS (1941) Arbeit analysierte Fälle bei *Junco* hingewiesen werden.

Die Bildung einer steilzügigen Intergradationszone zwischen zwei solchen in gegenseitiger Nachbarschaft gelegenen Unterarten, die sich *in situ* differenziert haben und die somit — um sich der Terminologie ÖKLANDS (1937) zu bedienen — autochthone Unterarten darstellen, ist nur in solchen Fällen möglich, wo sich die betreffenden Populationen an ökologisch sehr verschiedenen Standorten adaptiv nach den Ansprüchen ihrer Areale differenziert haben (z. B. gewisse *Peromyscus*-Rassen, siehe BLAIR 1943, 1950) oder wo neben den Selektionsfaktoren auch die zufälligen Schwankungen der Genhäufigkeiten eine wesentliche Rolle gespielt haben, weil die streng sedentäre Lebensweise eine Reduktion der effektiven Populationsgrösse möglich gemacht hat (z. B. *Passerella melodia* in der Umgebung der Bucht von San Francisco, siehe MILLER 1947, MARSHALL 1948). Entsprechend, wenn es sich um eine weitverbreitete, dem sich allmählich ändernden Milieu parallel mit Klinien variierende Artpopulation handelt, wo ein Sprung im Laufe der Kline einer raschen Milieuänderung entspricht, so haben wir zweifellos einen Fall vor uns, wo sich die für die Kline eigene Struktur *in situ* entwickelt hat. In allen diesen Fällen hat man es somit mit Intergradationszonen zu tun, die je nach den Verhältnissen in verschiedener Stärke zwischen den sich in fortdauerndem Kontakt erhaltenden, aber nach verschiedenen Richtungen hin differenzierten Lokalpopulationen hervortreten. Sind sie steil genug, so bilden sie die Übergangszonen zwischen taxonomisch definierbaren autochthonen Unterarten. Die obengenannte Untersuchung MILLERS über die *Junco*-Formen bietet viele Beispiele einer derartigen, verschieden-gradigen Differenzierung der Lokalpopulationen.

#### **Die Klinien als Zeichen populationzdynamischer Prozesse.**

Aber auch solche Fälle sind bekannt, wo die Korrelation zwischen den klinalen Sprüngen und Milieuänderungen gänzlich fehlt. Diese Tatsache offenbart uns zweifellos den vom populationsdynamischen Standpunkt aus interessanten Umstand, dass die voneinander in durchschnittlichen Stufen ihrer Charaktere abweichenden, an ein und derselben Kline beteiligten Populationen, die jetzt durch eine durch

einen kinalen Sprung markierte Intergradationszone voneinander getrennt sind, sich nicht in fortdauerndem Kontakt haben differenzieren können, sondern es muss der schroffe Sprung in dieser oder jener Weise eine sekundäre Erscheinung darstellen. Wie lässt sich dies erklären, wenn im Verbreitungsgebiet der betreffenden Art keine chorologische Isolation im eigentlichen Sinne des Wortes gegeben ist, sondern die entstandene Diskontinuität sich im Rahmen einer kontinuierlichen Population hat bilden müssen? <sup>1)</sup>

Eine Antwort auf unsere Frage finden wir, wenn wir uns ins Gedächtnis rufen, was oben über die in der normalen Fortpflanzungsstruktur versteckten Differenzierungsmöglichkeiten gesagt wurde. Wie dort festgestellt wurde, besteht die Möglichkeit, dass in einzelnen Lokalpopulationen vermöge des dauernd wirkenden Trial-and-error-Mechanismus solche vom Sieb der Selektion ausgelesene Genotypen gebildet werden, die besonders günstig sind und denen zufolge die fraglichen Lokalpopulationen sich zu den Zentren einer kräftigen Emigration ausbilden können. Infolge der dabei entstandenen Selektion zwischen den Gruppen breitet sich der siegreiche Genotyp mit seinem eigenen phänotypischen Zügen aus, bis ihm irgendeine andere Population begegnet, in deren Wohngebiet sich die Vitalität des sich ausbreitenden Typs unter den dort obwaltenden Milieubedingungen nicht mehr in der Konkurrenz mit der eingeborenen Population zu behaupten vermag. Wenn es sich um einen Kontinent handelt, wo sich die Milieubedingungen relativ langsam und gleichmässig ändern, kann der Abstand vom Zentrum der Emigration bis dorthin, wo die Intergradationszone zwischen den Populationen auf der Stelle „erstarrt“, recht weit und um so weiter sein, je kräftiger die Expansion des sich ausbreitenden Genotyps ist. In der früher relativ gleichmässigen Kline entsteht demzufolge ein um so grösserer Sprung (eine Intergradationszone zwischen den Unter-

---

<sup>1)</sup> Wir berühren in diesem Zusammenhang nicht die vieldiskutierte Frage über die Bildung der partiellen biologischen Diskontinuitäten (HUXLEY 1939, 1940) zwischen den in mutuellem Kontakt differenzierten Lokalgruppen bei kontinuierlich verbreiteten Arten. Im Brennpunkt unseres Interesses stehen in diesem Falle die Bewegungen als solche innerhalb der Artpopulation, sei es, dass sie offensichtlich eine recht zentrale, bisher nur allzu viel vernachlässigte Bedeutung namentlich in bezug auf die Natur der Zwischenzonen zwischen den Unterarten haben. Die diesbezüglichen Probleme werden in einer anderen, in Vorbereitung befindlichen Untersuchung behandelt.

arten), von je entfernterer Herkunft und somit auch je abweichender in ihrem Genotyp (und Phänotyp) die ausgebreitete Population ist.

Es ist jedoch zu bemerken, dass die in das neue Gebiet ausgebreitete Population binnen kurzem unter den sich graduell ändernden Milieuverhältnissen daselbst umgestaltet wird, und darum behält sie nicht in ihrem ganzen neuen Gebiet die ursprünglichen Züge der expansierten Population bei, sondern die Merkmalsgradienten beginnen sich in ihr nach derselben Richtung hin wie in der ursprünglichen Population zu entwickeln. So nehmen die Klinien schliesslich ihre allgemein festgestellte deutlich schrägstufige (stepped ramp) Struktur an, und darum beginnt auch der anfänglich schroffe Sprung der Intergradationszone sich auszugleichen. Jeder in einer Kline hervortretende Sprung, der nicht lokal unter der Wirkung irgendeiner milieubedingten Diskontinuität entstanden ist, bildet somit einen seinem Alter nach mehr oder minder klaren Beweis für einen bestimmten historischen populationsdynamischen Vorgang. Es handelt sich um eine Grenzzone zwischen zwei in ihrer genetischen Struktur verschiedenen Populationen, die wenigstens theoretisch einander beinahe ebenso fremd sein können, als hätten sie sich unter einer vollständigen chorologischen Isolation entwickelt.

Die Intergradationszone zwischen den Rassen *polionotus* und *albifrons* des nordamerikanischen und durch die Untersuchungen von SUMNER (1930, 1932) klassisch gewordenen Nagers *Peromyscus polionotus* mag ein Beispiel von einem solchen Vorgang sein (vgl. auch WRIGHT 1940 b). Interessant ist dabei, dass der fragliche Fall auch in bezug auf die Struktur der Kline dem oben umrissenen Bild insofern entspricht, als die expandierte Rasse *albifrons* in ihrer neuen Umgebung allmählich dunkler in der Ausbreitungsrichtung wird, was die Folge der Wirkung lokaler Selektion sein mag (vgl. FORD 1945), auch wenn neben ihr, wie SUMNER (1932: 75) bemerkt, die noch fortbestehende Absorption der früheren Form die Ursache der in diesem Gebiet auftretenden Kline sein kann.

Eine unmittelbare Wahrnehmung dynamischer Vorgänge obenerwähnter Art in der Natur ist selbstverständlich schwierig, weil sie sich innerhalb des Artenareals abspielen und daher keine Ausbreitung im üblichen Sinne des Wortes bedeuten. Nur die aus ihnen resultierenden Diskontinuitäten sind ein Zeichen davon, dass die gegenwärtige Lage der Populationen nicht primärer Natur ist. Es gibt

aber Fälle, wo eine Expansion von bestimmten Populationen aus auch innerhalb des Artenareals unmittelbar festzustellen ist.

Eine solche Möglichkeit erbietet sich z. B. dann, wenn irgendeine Gross- (Major-) Mutation mit bestimmter Häufigkeit in einer expandierenden Population auftritt. Die Ausbreitung der melanistischen Mutation des Hamsters (*Cricetus cricetus*) längs der Nordgrenze des Verbreitungsgebietes der Art im südrussischen Steppengebiet ist ein klassisches Beispiel von der Schnelligkeit eines solchen Phänomens (KIRIKOV 1934, TIMOFEEFF-RESSOVSKY 1940). Die Untersuchungen von GERSHENSON (1945) haben weiter interessantes Licht in die Sache gebracht. In einigen Gebieten hat man nämlich feststellen können, dass bei zunehmender Frequenz der schwarzen Hamster ihr Verbreitungsgebiet sich erweitert, was in einem Falle eine lineare Erweiterung des Areals um etwa 150 km bedeutet hat, wobei sich die jährliche Grenzüberschreitung auf etwa 30 km belaufen hat. Ausserdem ist die Frequenz, die gerade in dem ziemlich einheitlichen Wohngebiet des schwarzen Typs am grössten ist, mit der Populationsdichte positiv korreliert. Es ist festgestellt worden, dass in Verbindung mit dem Massenaufreten die Frequenz des schwarzen Hamsters oft recht schroff steigt. Weil die Migrationen bei dieser Art häufig sind, scheint die rasche Ausbreitung des Typs nach Westen auf Bewegungen innerhalb der Artpopulation zu beruhen, bei welchen die sich ausbreitende Population den in ihrem Bereich kräftig zugenommenen schwarzen Typ mit sich reisst.

Die Expansion einer Population aus irgendeinem Gebiet lässt sich auch dann verfolgen, wenn die Ausbreitung in neue, früher unbewohnte Biotope fortschreitet. Ein Beispiel davon ist die neulich stattgefundene rasche Ausbreitung der Misteldrossel (*Turdus viscivorus*) in Nordwesteuropa, wo die Art nach dieser Expansion auch in Laubwäldern und Gärten und nicht, wie dies noch bis zum Jahre 1928 der Fall war, nur in den Nadelwäldern der Gebirgsgegenden vorkommt. PEITZMEIER (1942) hat zeigen können, dass diese Expansion von Nordfrankreich und Belgien aus, wo die Misteldrossel ein Bewohner der Laubwälder und Gärten der Niederungen gewesen ist, vor sich gegangen ist. Wir haben hier einen recht charakteristischen Fall vor uns, bei welchem die ökologische Beharrlichkeit einer Population zum Vorschein kommt. Inwieweit dies genetisch fixiert ist oder auf psychologischen Faktoren beruht, weshalb also die „Gewöhnung“ (conditioning) an einen bestimmten Biotop als modifika-

torische Eigenschaft auf die Nachkommenschaft übertragen wird, ist eine Frage, die trotz ihrer Bedeutung in diesem Zusammenhang nicht die interessanteste Seite der Sache bildet. Am wichtigsten ist zu konstatieren, dass in bestimmten Teilen der Artpopulation die Vermehrlichkeit rasch zunimmt und dass — wie dies bei der Misteldrossel konstatiert worden ist — dieser kräftige Vermehrungsquotient auch in denjenigen Teilen des Expansionsareals bestehen bleibt, wo die ökologischen Verhältnisse denen des Emigrationsgebietes entsprechen. Solche Fälle sind besonders geeignet die Auffassung zu stützen, dass sich im Rahmen der Fortpflanzungsstruktur bestimmter Lokalpopulationen Änderungen in deren genetischer Konstitution abspielen (Trial-and-error-Mechanismus), die unter obwaltenden Verhältnissen vorteilhaft sind und zur Emigration führen. Wenn sich die Expansion in ein ökologisch „leeres“, früher von der fraglichen Art nicht bewohntes Areal erstreckt, so ist dieser populationsdynamische Vorgang erkennbar und vollzieht sich so rasch, wie es das Vermehrungspotential der Migranten erlaubt. Wenn sie aber sozusagen in demselben ökologischen Fach (niche) erfolgt, so wird davon die Selektion zwischen den Gruppen die Folge sein, die allmählich fortschreitet, bis in gewissen Teilen des Artenareals das Gleichgewicht der einander entgegenwirkenden Populationsdrucke in dort herrschenden Verhältnissen erreicht wird und die Grenzzone zwischen den Populationen auf der Stelle erstarrt.

#### **Multidimensionale Bewegungen der Artpopulationen.**

Wie WRIGHT (1948: 291) hervorgehoben hat, führt eine bemerkenswerte säkulare Änderung in den äusseren Verhältnissen dazu, dass der Selektionsdruck zu einem die Entwicklung der Populationen fast einzig regierenden Faktor wird, bis dann schliesslich ein bestimmtes Anpassungsgleichgewicht erreicht worden ist. Danach hat der Trial-and-error-Prozess seinerseits wieder die Möglichkeit, in Aktion zu treten. Ähnlich verhält es sich zweifellos auch dann, wenn die Art in den Wirkungsbereich der ausserhalb ihres bisherigen Areals herrschenden Bedingungen gerät oder wenn eine Population mit bestimmter genetischer Konstitution durch eine kräftige Emigration in neue ökologische Konstellationen gelangt. Es besteht somit unter allen Umständen, sowohl bei unveränderten Milieubedingungen (Faktoren) als auch dann, wenn diese im Begriff sind, sich zu verändern

(nicht nur absolut, sondern auch relativ im Hinblick auf eine bestimmte genetische Gruppe), die Möglichkeit zur Bildung neuer Emigrationszentren, soweit nur die Fortpflanzungsstruktur der Art dazu förderlich ist. Die schon früher entstandene Intergradationszone zwischen den Subspezies kann jetzt als Folge irgendeiner, von einer Lokalpopulation aus geschehenden kräftigen Emigration verschoben werden. Liegt der Ausgangsherd der Expansion weiter als in einer an die Grenzzone grenzenden Population oder erstreckt sich diese Verschiebung der Grenzzone über das gesamte Areal der anderen an dieselbe grenzenden Population, so wird diese alte Intergradationszone im Laufe der stattfindenden Expansion ganz verschwinden. Die sichtbaren Zeichen der einst stattgefundenen Bewegungen innerhalb der Artpopulation können m. a. W. mehr oder minder vollständig verschwinden.

Die Differenzierung der Populationen und die Bewegungen innerhalb der Art können sich in gewissen (zwar keineswegs seltenen) Einzelfällen in unidimensionaler Richtung abspielen. So verhält es sich z. B. in den Küstenzonen, an Flüssen und an den Grenzen der Verbreitungsareale der Arten. In solchen Fällen sind, wie WRIGHT (1943, 1946) gezeigt hat, die Differenzierungsmöglichkeiten der Populationen ausserordentlich gross. Die Tatsache, dass die in ihrer Variabilität am meisten abweichenden Populationen allgemein an den Grenzen der Artenareale anzutreffen sind (MAYR 1947, MAYR & VAURIE 1948, BLAIR 1950), mag wenigstens zum Teil ein Zeichen davon sein. Im allgemeinen aber ist die Artpopulation in weitgehendem Masse ein multidimensionales System, dessen auf der ökogenetischen Differenzierung beruhende Dynamik in einem Netzwerk zahlreicher irregulär in verschiedenen Richtungen sich abspielender Bewegungen resultiert.

Bei den über weite Kontinente verbreiteten Arten, deren geographische Variation eingehend geklärt ist, treten manchmal Züge auf, die zweifellos erst gegen den oben skizzierten Hintergrund betrachtet völlig erfasst werden können. MILLER (1941) hat in seiner grossen *Junco*-Monographie seine Aufmerksamkeit darauf gerichtet, wie in der Variabilität der mit den Milieuverhältnissen an sich korrelierten Charaktere manchmal Disparallelitäten mit den lokalen Milieubedingungen auftreten, und hat daraus seine Schlussfolgerungen gezogen, die die oben von uns dargelegten Gesichtspunkte nahe tangieren:

„Just as Sumner has pointed out in *Peromyscus*, environmentally correlated characters in *Junco* by no means coincide in their occurrence with the precise geographic area over which the particular environmental conditions prevail, probable because of the effect of other factors such as barriers and population pressures” (S. 362—363).

In einigen Fällen kann zudem festgestellt werden, dass gewisse Eigenschaften, die bei manchen Formen charakteristisch sind, bei anderen nur als mehr oder minder zufällige Aberrationen auftreten:

„The characters which are typical of certain species but which occur as anomalies in another species may be characters once common to the two or they may have resulted from interbreeding sometime in the past“ (MILLER op. c., S. 368).

Es ist sehr möglich, dass die letztgenannten in einigen Fällen „Denkmale“ der ehemals stattgefundenen Emigrationen innerhalb des Artenareals sind, während welcher einige ausgeprägte Charaktere der absorbierten Form in der genetischen Struktur der expansierten Form übrig geblieben sind.

Das Schicksal der einzelnen Erbfaktoren und Genkombinationen während solcher Bewegungen innerhalb der Artpopulation ist in der Tat „a question of the relative values of certain coefficients“ (WRIGHT 1948: 291), m. a. W., obgleich der Selektionsdruck in bezug auf bestimmte Erbfaktoren hoch ist, können die Selektionskoeffizienten anderer Gene innerhalb derselben Populationen von einer anderen, kleineren Grössenordnung sein, einer sogar so unbedeutenden, dass die diesbezüglichen genetischen Eigenschaften für ungefähr neutral gehalten werden können. Die sich in ihrer Frequenz abspielenden Veränderungen beruhen zur wesentlichen Hauptsache nur auf zufälligen Schwankungen. Somit bietet der Trial-and-error-Mechanismus mit seinen Populationszunahmen und Emigrationen den Charakteren die Möglichkeit, sich innerhalb der Artpopulation weithin auszubreiten und auf verschiedene Weise an der Bildung der lokalen Qualitäten teilzunehmen.

Bei solchen Arten, deren Genetik und somit auch die genetische Struktur ihrer wilden Populationen besser bekannt sind, treten die obengenannten Umstände deutlich hervor. DOBZHANSKY (1941) ist bei *Drosophila pseudoobscura* zu dem Schluss gelangt, dass die Art ein von Lokalpopulationen geformtes System darstellt, wo die einzelnen Kolonien innerhalb bestimmter Grenzen selbständigen evolutiven Linien folgen. Die elementären Evolutionsvorgänge beziehen

sich nicht auf die Art als Ganzes und nicht einmal auf deren als Rassen definierbare Teile, sondern auf die Kolonien. Erst sekundär sind die innerhalb dieser gebildeten siegreichen Genotypen im Begriff, die Struktur der Art mit Hilfe der Migration und Selektion sukzessiv zu verändern. Auf solchen Umständen beruht wohl in vielen Fällen die Ausbreitung der Art ausserhalb ihres ehemaligen Areals nicht nur beim Erobern neuer Biotope (wie z. B. die oben genannte Misteldrossel), sondern auch beim Vermögen, sich mit solchen Bedingungen abzufinden, die für sie früher allzu streng gewesen sind (siehe unten!). MAYR (1947: 267) findet es für möglich, dass die meisten Erweiterungen des Artenareals aus solchen neuen Populationen innerhalb der Art entstehen.

#### **Das Zusammenwirken der äusseren Faktoren und der Genodynamik der Populationen.**

Gegen diesen populationsgenetischen Hintergrund betrachtet, werden zweifellos manche bisher ungelöste Probleme der Populationsdynamik in einen Schauwinkel gebracht, der, ohne eigentlich neu zu sein (vgl. z. B. KALELA 1944), doch unzweifelhaft von bestimmten alternativen Erklärungsgründen einen bisher vielleicht für weniger wahrscheinlich gehaltenen in mehr begründeter Form hervorbringt. Es kann nicht geleugnet werden, dass die Veränderungen in den Milieubedingungen (z. B. im Klima) oft eine entscheidende Rolle bei den Bewegungen der Artpopulationen spielen, ebenso unleugbar ist es aber, dass der Erklärung vieler solcher Phänomene dieser Grund gänzlich fehlt.

Um von den im vorliegenden Zusammenhang bereits erörterten Fällen auszugehen, kann z. B. gefragt werden, warum denn die melanistische Mutation des Hamsters, die als seltene „Aberration“ hier und da im gesamten Wohngebiet der Art vorkommt, nicht schon früher die heutige hohe Frequenz an der Nordgrenze des Artenareals erreicht hat, sondern der Ursprung der schwarzen Hamster dieser Gegenden im Osten, im Baschkirien liegt? Offensichtlich hat die fragliche Mutation im Rahmen des dort herausgebildeten Genkomplexes ungewöhnlich vorteilhaft gewirkt. Weil — wie bereits auf S. 8 festgestellt wurde — ihre Frequenz mit der Populationsdichte positiv korreliert und das Areal ihres bedeutenden Vorkommens praktisch kontinuierlich ist, stellt es sich heraus, dass es sich um

ein und dieselbe von Osten her expandierende Population handelt, deren Genotyp in den an der Nordgrenze des Verbreitungsareals herrschenden Verhältnissen günstiger als der ursprünglichen Population ist und bei deren Ausbreitung die melanistische Mutation sich ausbreitet.

Was wieder die Misteldrossel betrifft, so ist besonders hervorzuheben, dass sie die Parklandschaft Westfalens nicht von den Nadelwäldern der nahegelegenen Gebirgsgegenden her besiedelt hat. Diese Tatsache ebenso wie die, dass die fragliche neue Population in ihrem Expansionsgebiet „zweifellos biologisch vorteilhafter dasteht als die Waldmisteldrossel“ (WEBER 1950: 59) weisen darauf hin, dass hier irgendeine wesentliche adaptive (und somit genetische) Änderung in jener Population, die unter gleichzeitiger Erhaltung ihrer Lebensweise fähig war, den neuen Biotop *bestehend* zu besiedeln, nötig gewesen ist. Es ist wahr, dass sich die Misteldrossel schon früher, nämlich im 19. und 20. Jahrhundert, wohl aus klimatischen Gründen, auch anderswo rasch ausgebreitet hat (siehe KALELA 1950). Mit diesem Ereignis schiene auf den ersten Blick auch die Expansion der westfälischen Population verknüpft zu sein (PEITZMEIER 1951). Was aber jetzt auffällt, das ist der Umstand, dass diese Ausbreitung, die schon am Ende des vorigen Jahrhunderts Nord-Hessen erreicht hatte (PEITZMEIER op. c.) und die eine Steigerung des Populationsdruckes innerhalb der Populationen rings um die westfälische Parklandschaft hat bedeuten müssen, nicht zur Besiedlung der letztgenannten Gebiete geführt hat. Die Parklandschaft hat diesen Populationen einen so grossen ökologischen Widerstand dargeboten, dass eine Besiedlung — jedenfalls eine bestehende — im Rahmen ihrer genetischen Struktur nicht hat stattfinden können. Es ist angenommen worden (siehe WEBER 1950), dass die im Beginn des laufenden Jahrhunderts stattgefundenen Abholzungen der grossen Wälder Nordfrankreichs und Flanderns die Ursache der Anpassung der Misteldrossel an den Parklandschaftsbiotop gewesen wäre. Offenbar ist der dort neuentstandene Biotop im Rahmen des der *dortigen* Population eigenen Genotyps nicht zu ungünstig gewesen, demzufolge sich der Selektion die Gelegenheit dargeboten hat, unter diesen neuen ökologischen Bedingungen einen noch günstigeren Genkomplex zu „finden“, welcher zu einem kräftigen Populationszuwachs und zur Migration geführt hat. Diese Expansion wäre somit ein von der anderswo zutagetretenden Ausbreitungstendenz der Art getrenntes Phänomen, das zudem

in einen späteren Zeitraum als letztgenannte fällt (vgl. KALELA 1950).

Als Beispiel einer Expansion, bei welcher sich die Erweiterung des Artenareals von einem viel ferner gelegenen Emigrationsgebiet als aus den dem Expansionsgebiet am nächsten beheimateten Populationen her vollzogen hat, möge das Birkhuhn (*Lyrurus tetrrix*) erwähnt werden. STEGMANN (1932) hat auf Grund der geographischen Variabilität der Art nachgewiesen, dass die Besiedlung Nordsibiriens seitens der Art nicht von den südsibirischen Populationen her hat stattfinden können, sondern sich offensichtlich durch Vermittlung der von Europa her ostwärts gerichteten Expansion der Nominatrasse (*tetrrix*) vollzogen hat. Warum ist dieser Vorgang nicht von den südsibirischen Populationen aus erfolgt, obwohl doch diese Gegenden wahrscheinlich schon während der letzten Vereisung von der Art bevölkert waren? Zur Erklärung dieses Umstandes dürfte wohl nichts anderes zu finden sein, als dass die isolierte europäische Population offensichtlich vermöge eines von ihr „gefundenen“ günstigen Genotyps die Fähigkeit hatte, die bewohnbar gewordenen Gebiete besser auszunutzen, als es die sibirischen Populationen tun konnten, trotzdem sich diese während der Eiszeit in den an die Tundra grenzenden Waldgebieten dem kalten Klima angepasst hatten.

Dass es sich bei der Besiedlung Nordsibiriens seitens der *tetrrix*-Populationen wirklich um eine Neubesiedlung und nicht um eine kräftige Emigration innerhalb der Artpopulation gehandelt hat, geht daraus hervor, dass die *tetrrix*-Population innerhalb ihres ganzen nordsibirischen Areals morphologisch recht einheitlich und bis Jakutien der europäischen ähnlich ist. Alles dies zeigt, dass die Nordgrenze der (süd-)sibirischen Population mehr oder minder lange Zeiten „wie erstarrt“ geblieben ist, währenddessen die gegen Osten sich ausbreitende *tetrrix*-Rasse die Gebiete nördlich der genannten Grenze bevölkert hat.

Ein entsprechendes Beispiel von einer relativ jungen Expansion bietet offensichtlich die Nominatrasse von *Junco hyemalis*, die in ihrem ganzen weiten Verbreitungsgebiet, das sich von den nordöstlichen Teilen der Vereinigten Staaten nebst Labrador nach Alaska erstreckt, morphologisch — im Gegensatz zu manchen anderen Arten und Rassen der Gattung — sehr einheitlich ist (MILLER 1941). Auch in diesem Falle ist die Besiedlung bestimmter grosser Areale (Alaska, Yukon) von weitem her und nicht von den *Junco oregonus*-Populationen des nahegelegenen Küstengebietes aus erfolgt. Die

genannten *Junco*-Formen bilden zwar zwei Gruppen, die sich schon zum sog. Semispezies-Stadium differenziert haben, prinzipiell aber ist dieses Phänomen dasselbe wie beim Birkhuhn: ungleiche Fähigkeit der lokalen naheverwandten Gruppen, sich für die Besiedlung eröffnende Gebiete auszunutzen.

Die Fälle obengenannter Art (wenngleich es sich bei jenen um Populationen handelt, die sich während einer vollständigen chorologischen Isolation differenziert haben, siehe STEGMANN 1932 und MILLER 1941), sind an sich ein Beispiel davon, wie die mehr oder minder lang andauernde Phase der erstarrten Verbreitung aufhören kann. Besonders in unserem Beispiel des Birkhuhns ist freilich das Aufhören der Phase an und für sich nur scheinbar, denn die alte erstarrte Nordgrenze der Art scheint auf der Stelle liegen zu bleiben. Aber einige von den wesentlichen Seiten der Sache treten bei solchen Erscheinungen immerhin zum Vorschein. Erstens, dass die erstarrte Verbreitung in sehr entscheidender Weise ihren Grund in inneren (Populations-) Faktoren hat, unter denen — offensichtlich einschliesslich der sog. psychologischen Faktoren (PALMGREN 1938), die ihrerseits auch selbst genetisch bedingt sein können — der Mangel an solchen Ökotypen, die ihrer Vorteilhaftigkeit wegen die Vermehrlichkeit unter den herrschenden Verhältnissen entscheidend über das approximative Gleichgewicht zwischen Nativität und Sterblichkeit hinaus steigern könnten, eine massgebende Rolle spielt. Zweitens geht aus ihnen hervor, wie die von bestimmten Gruppen ausgestaltete Grenze des Artenareals auch bei sich verändernden Verhältnissen aus denselben Gründen erstarrt bleibt und wie dagegen in anderen Gegenden die zufällig vorhandenen Ökotypen dann zu einer kräftigen Erhöhung der Vermehrlichkeit führen, wobei die Ausbreitungsphase beginnt, um wieder zu erlöschen, wenn die Toleranzgrenze des expandierenden Ökotyps (Genotyps) erreicht wird.

Mit dem Obengesagten will keineswegs behauptet sein, dass in *allen* jenen Fällen, wo sich keine Änderungen in den äusseren Verhältnissen gleichzeitig mit oder etwas vor der Expansion ergeben haben, die Ursachen rein genetisch wären. Es ist nämlich durchaus nicht gesagt, dass alle auf die Verbreitung der Art einwirkenden ökologischen Faktoren, unter denen sich zweifellos auch manche andere als das Klima befinden, im Bereich unserer Wahrnehmung stehen. Andererseits ist es aber sicher, dass auch bei solchen Arten, deren Ausbreitungsvorgänge offensichtlich in Verbindung mit den

Veränderungen der Umweltsbedingungen stehen, auch die ökogenetische Differenzierung in manchen Fällen eine Rolle spielen muss. Dann können folgende zwei Möglichkeiten in Frage kommen:

1. Eine auf ökogenetischer Differenzierung eines bestimmten Teiles der Artpopulation beruhende Erweiterung des Artenareals führt die Art in Gebiete, wo gleichzeitig oder später günstige Änderungen in den äusseren Verhältnissen eintreten. Diese können eine so grosse lokale Erhöhung der Vermehrlichkeit (Nativität) bedeuten, dass die Art sich unmittelbar oder nach einem „Stillstand“ von bestimmter Dauer wieder auszubreiten beginnt.

2. In bestimmten Teilen der Artpopulation werden lokale Ökotypen ausgebildet, die unter den obwaltenden Verhältnissen nicht besonders günstig wirken, die aber bei Änderung der Bedingungen als solche auftreten können. Solche Lokalpopulationen sind somit potentielle Emigrationszentren, deren Ökotypen an die später möglicherweise eintretenden ökologischen Konstellationen „präadaptiert“ sind.

Was die erste Möglichkeit betrifft, so ist es wohl denkbar, dass die rasche Ausbreitung z. B. des Grünen Laubsängers (*Phylloscopus trochiloides viridanus*) gegen Westen durch neue, in bestimmten Teilen der Artpopulation entstandene Ökotypen ausgelöst worden ist, die unter ganz bestimmten ökologischen Konstellationen günstig wirken. Darauf weist die begrenzte, zungenförmige Form des westlichen Verbreitungsareals hin, ein Umstand, der auch bei einigen anderen Arten, wie z. B. bei *Parus major* und *Passer domesticus* (siehe REINIG 1938), bekannt ist. Diese Expansion hat die fragliche Art in die Gebiete geführt, die bekanntlich neuerdings recht grossen klimatischen Veränderungen unterworfen gewesen sind, durch welche u. a. auch die sog. Sommervögel begünstigt worden sind. Die in diesen Gebieten stattgefundenen klimatischen Schwankungen sind dann später für die Ausbreitung der Art bestimmend gewesen, die mittlerweile aufgehört und wieder aufs neue eingesetzt hat (VALIKANGAS 1951).

Als Beispiel von der zweiten Möglichkeit scheint mir der Girlitz (*Serinus canaria*) geeignet. Die eigentliche Grundursache der kräftigen, von MAYR (1926) eingehend untersuchten Expansion dieser Vogelart ist ein Rätsel geblieben. MAYR (op. c.) hat zwar die Möglichkeit des Auftretens „ökologischer Mutanten“ in Betracht gezogen, er hält aber diese Erklärung selbst für unwahrscheinlich, da bei der Art gleichzeitig zwei getrennte Emigrationszentren auftraten, was auf die Wirkung ein und desselben (unbekannten) Faktors hinwies. Es ist

aber zu beachten, dass die in getrennten Teilen der Artpopulation entstandenen Genkomplexe keineswegs identisch zu sein brauchen (was geradezu unwahrscheinlich ist), auch wenn sie beide unter bestimmten Voraussetzungen günstig wirken. Das gleichzeitige Auftreten zweier Expansionszentren spricht somit nicht unbedingt gegen die ökogenetische Differenzierung. Erst irgendeine Änderung in den äusseren Verhältnissen bewirkt es nämlich, dass sie gleichzeitig zur Auswirkung gelangen.

Zwei Umstände sind es, die nachdrücklich auf die ökogenetische Natur der Ausbreitung des Girlitzes hinweisen. Erstens trat die Expansion nicht in breiter, die ganze Verbreitungsgrenze der Art umfassender Front auf, sondern war lediglich auf ganz bestimmte Teile der Artpopulation einerseits auf der westlichen, andererseits auf der östlichen Seite der Alpen beschränkt. Zweitens ist zu bemerken, dass die östliche Expansion schon von Anfang an bedeutend kräftiger gewesen ist und ihre grössere Schnelligkeit in den östlichen Teilen Zentraleuropas bewahrt hat. Dies mag darauf beruhen, dass es sich in der östlichen expandierenden Population um eine mehr erfolgreiche Genkombination gehandelt hat, was seinerseits ein Zeichen von der Nicht-Identität der betreffenden Ökotypen ist.<sup>1)</sup>

Die obenangeführten Fälle, derengleiche auch andere und überall dort, wo die Verbreitungsgeschichte der Fauna ausführlicher geklärt ist, bekannt sind, sowie die auf populationsgenetischen Gründen schon theoretisch abgeleitete Tatsache, dass innerhalb der Populationen eine Genodynamik obenerwähnter Art tätig ist und auch bei unveränderten Verhältnissen Bewegungen innerhalb der Populationen oder zur Ausbreitung führende Vorgänge verursacht, zeigen, dass die in den äusseren Verhältnissen (am nächsten im Klima) sich abspielenden Veränderungen nicht unbedingt die einzige Ursache sind, die man in jedem Einzelfall heranziehen müsste. Wir können mit Recht sagen, dass die Zeit reif genug ist, die populationsdynamischen Vorgänge als das Resultat einerseits der von den äusseren Faktoren, andererseits der Genodynamik der Populationen gebildeten

<sup>1)</sup> Vgl. hierzu MAYR (1951, Proc. Xth Int. Ornith. Congr. Uppsala 1950, S. 118), der zu dem Schluss kommt, dass „ — — — in all cases of explosive range expansion such as have occurred in the Serin Finch (*Serinus serinus*) — — —, there is reason to believe that this expansion was initiated by a genetic alteration of the peripheral populations“.

Komponenten zu betrachten, von denen einmal die eine, ein andermal wieder die andere die Möglichkeit hat, in den Einzelfällen als wirksames Hauptagens aufzutreten, oder die sich wechselseitig Voraussetzungen bereiten, auf das Schicksal der Art effektiv einzuwirken.

### A n h a n g.

Als das Obige schon niedergeschrieben war, ist von PEUS (1951) eine interessante Untersuchung über das Misteldrosselproblem erschienen. PEUS kommt zu dem Schluss, dass die Biotope der Wald- und Parklandschaftsmisteldrossel nur verschiedene Fazies ein und desselben (Parklandschaft-) Biotops vertreten und dass es sich hier nicht um irgendeine ökologische Beharrlichkeit und auch nicht um ökotypische „Wald-“ und „Parklandschaftspopulationen“ der Misteldrossel handelt, sondern um den normalen Erfolg einer Massenvermehrung, indem die Art als Folge des wachsenden Populationsdruckes die verschiedenen Fazies von den günstigsten aus beginnend gegen Pejus fortschreitend erobert. In dieser Skala verträte die „Parklandschaft“ Westfalens den ungünstigsten und zuletzt eroberten Bezirk. Der Grundgedanke der PEUSschen Anschauung geht aus folgenden Sätzen (op. c., S. 67) hervor:

„Wir sind überzeugt, dass das Individuum im Rahmen seiner artspezifischen ökologischen Amplitude omnipotent ist“. Oder anders ausgedrückt: „— dass jedes Individuum über die seiner Art eigene ökologische Potenz bis zu den Extremwerten der Amplitude voll und ganz verfügt, gleichviel ob es sie im Einzelfall jemals zu realisieren genötigt ist. Das Individuum hat die volle ökologische Plastizität, die es ihm erlaubt, einen günstigen Standort mit einem ungünstigen zu vertauschen und diesen Tausch wieder rückgängig zu machen, wenn ihm der günstigere Standort wieder offensteht“ (Sperrung im Original).

Somit ist die Auffassung, dass die Individuen-Gruppen an die Enge eines Ausschnittes ihrer Art-Amplitude gefesselt wären und dass sie sich nicht anders als mutativ aus ihr wieder befreien könnten, nach PEUS „im übrigen reine Hypothese“ (S. 67). Es ist zwar allgemein bekannt, dass beim Anwachsen des Populationsdruckes manche Arten neue, weniger günstige Biotope besetzen, welches zeigt, dass die ökologische Plastizität der Art grösser ist, als sie es un-

ter bestimmten (normalen) Verhältnissen zu sein scheint. Doch ist die obengenannte Vermutung betreffs der Omnipotenz aller Individuen einer bestimmten Spezies in allen Einzelfällen gar zu stark generalisierend. Was ist z. B. von den polymorphen Arten zu sagen, bei welchen mehrere Typen (Individuen) von ökologisch verschiedenem Wert nebeneinander auftreten, deren Resistenz unter variierenden Verhältnissen ganz verschieden ist (VOIPIO 1950 a), und die nur deshalb zusammen auftreten können, weil die Vitalität der Heterozygoten relativ am grössten ist? Dabei ist es zudem gleichgültig, ob der Vitalitätsunterschied der Homozygoten nur ein relativer ist oder ob der eine von beiden unter bestimmten Verhältnissen geradezu letal ist. In solchen Fällen dürfte wohl kaum zu vermuten sein, dass jedes Individuum im Rahmen seiner artspezifischen ökologischen Amplitude omnipotent wäre! Der eine (ungünstigere) von den Homozygoten würde als Folge der Auslese aus der Population ausgestossen werden, wenn die höchste Lebensfähigkeit der Heterozygoten aufhörte, und dies würde beinahe augenblicklich geschehen, wenn zugleich die Wirkung des betreffenden Gens unter den obwaltenden Verhältnissen letal wäre. Kennt man doch Fälle, wo die in einem Allel homozygoten Individuen in gewissen, durch bestimmte ökologische Bedingungen charakterisierten Teilen des Verbreitungsgebietes so selten sind, dass sie beinahe in dem Masse untergehen müssen, wie sie erzeugt werden.

Von diesem ungleichmässigen Wettstreit zwischen verschiedenen Individuen innerhalb *derselben Population* ist es nur ein Schritt zu einer Konkurrenz zwischen den Ökotypen unter den ungleichen ökologischen Verhältnissen innerhalb des *ganzen Artenareals*. *Oenanthe xanthopyrna* bietet ein anschauliches Beispiel davon, wie beim Aufhören der höchsten Vitalität der Heterozygoten die ungleiche ökologische Potenz der Homozygoten sofort in Erscheinung tritt. Die anderswo zusammen auftretenden Typen sind jetzt beide als ausschliesslicher Typ auf je seinen eigenen, mit dem des anderen benachbarten Biotop beschränkt (MAYR & STRESEMANN 1950). Die geringe Breite der zwischenliegenden polymorphen Zone ist ein sichtbares Zeichen davon, wie eng begrenzt die ökologische Toleranz der betreffenden Ökotypen in der Tat ist. Die ökologische Potenz der Art ist grösser als die der einzelnen Individuen oder Individuen-Gruppen. Wäre jedes Individuum im Rahmen seiner artspezifischen ökologischen Amplitude omnipotent, so könnte das „Nebeneinan-

der“<sup>1)</sup> verschiedener Populationen mit eigener individueller Stenökie nicht so deutlich in Erscheinung treten, weil der in der Natur fortwährend sich abspielende Massenwechsel einzelne Individuen in Gebiete werfen muss, wo der herrschende Populationsdruck zu niedrig ist, um es zu verhindern.

Um auf die Misteldrossel zurückzukommen, so dürfte diese Art keineswegs eine Sonderstellung in dieser Hinsicht einnehmen, auch wenn es sich nur um verschiedene Erscheinungsformen oder Fazies der Parklandschaft handelt, die sie während ihrer Ausbreitung erobert hat und von denen das Parklandschaftsgebiet Westfalens den ungünstigsten Bereich vertritt. Auch die Biotope von *Oenanthe xanthopyrna* repräsentieren zweifellos die gesamte Wertigkeitskala der beanspruchten Bedingungen vom Optimum bis zum Pessimum, und doch sind die Ökotypen innerhalb der Art augenscheinlich ungleich fähig, sie zu verwerten. In diesem Falle sind die Ökotypen zufällig auf Grund ihrer morphologischen Verschiedenartigkeit taxonomisch definierbar. Wir würden kaum von erblichen „Foothill“ und „Mountain“-Ökotypen reden, wenn die fraglichen Populationen morphologisch gleich wären!

Die morphologischen Verschiedenheiten kommen uns bei der Misteldrossel nicht zur Hilfe. Somit hat sich die Auffassung über die Herkunft der Misteldrosselpopulationen Westfalens auf verbreitungshistorisches Material gestützt. Wie die Arbeit von PEUS zeigt, ist dieses Material noch so mangelhaft gewesen, dass man zu Deutungen geraten kann, die von den im vorliegenden Zusammenhang eingangs erörterten abweichen. Nach der Auffassung PEUS' hätte die Misteldrossel schon in Verbindung mit früheren Massenzunahmen die Parklandschaft des Münsterlandes von den „Waldpopulationen“ aus, die die als optimale Bezirke zu bezeichnende Parklandschaftsfazies bewohnen, besiedelt. Er weist auf zwei diesbezügliche Angaben in der älteren Literatur hin. Auf seine Auffassung über die Omnipotenz der Individuen gestützt, zieht PEUS folgenden Schluss:

„Es ist — — — unnötig und unbegründet, die von uns oben so genannte ökologische Ausuferung, wo immer sie auftrat und auftritt, auf eine unmittelbar aus Flandern kommende Einwanderungswelle zurückzuführen“, weil „diese Fähigkeit kein Monopol der flandrischen Misteldrosseln ist,

<sup>1)</sup> Das „Nebeneinander“ in diesem Falle zwar in weiterem Sinne auf die geographisch sich ausschliessenden Populationen bezogen, als es PEITZMEIER (1942) dargelegt hat.

sondern — — — die Art diesen Schritt — in unserem Sinne die Ausnutzung der vollen ökologischen Kapazität — an jedem beliebigen Ort ebenso zu tun fähig ist, wenn sie durch gleiche oder andere Umstände wie in Flandern dazu genötigt ist" (S. 72).

Unserer Meinung nach (siehe oben S. 19) bedeutet aber „die Ausnutzung der vollen ökologischen Kapazität“ für die einzelnen Populationen sicher etwas ganz anderes als für die ganze Artpopulation, in einigen Spezialfällen (polymorphe Arten) sogar für die einzelnen Individuen anderes als für diejenige Population im ganzen, deren Mitglieder sie sind. Wir würden es daher nicht wagen, mit PEUS zu vermuten, dass die neuen Standorte der Parklandschaft des Münsterlandes „selbstverständlich innerhalb der ökologischen Potenz bzw. Amplitude liegen“ (S. 72), soweit es sich um die an dieses Gebiet grenzenden „alten“ Waldmisteldrosselpopulationen handelt. Ausserdem — wie auch PEUS (op. c., S. 69) mit gutem Grunde bemerkt — wissen wir nicht, „ob nicht eine bestimmte Fazies — — — der Parklandschaft einen — — — lebenswichtigen Faktor vermissen lässt und daher unbewohnbar ist“.

Wie früher erwähnt wurde, hat die Misteldrossel sich im 19. und 20. Jahrhundert auch anderswo ausgebreitet. Auffallend ist aber, dass dessenungeachtet die Parklandschaft des Münsterlandes während langer Zeiten unbesiedelt geblieben ist, ja es hat sich dort die Entwicklung — wie es die von PEUS mitgeteilten älteren Angaben zeigen — sogar in entgegengesetzter Richtung abgespielt. Und obgleich die Erstansiedlungen des Münsterlandes nach PEUS in einen wenigstens zehn Jahre früheren Zeitpunkt fallen, als vermutet worden ist, weist die Tatsache, dass „die — — — Erstansiedlungen — — — ökologisch in einem Parklandschaftstyp [liegen], den wir — — — als 'menschenfern' (= 'Wald' im Sinne von Peitzmeier!) bezeichnet haben“ (PEUS, S. 74), ebensogut darauf hin, dass die Erstansiedlungen sich in Wirklichkeit auf die Waldmisteldrossel bezogen haben. Beim Anwachsen des Populationdruckes hat diese die ihr noch zusagenden (extremen) Biotope besiedelt, während die aus denselben Gründen auf die wirklichen (eigentlichen) Parklandschaftsbiotope vorgedrungenen Individuen nach zufällig gelungenen Einzelauftritten gezwungen worden sind, sich in den ihnen besser zusagenden Waldbiotop zurückzuziehen.

„Such colonizations are often temporarily succesful, but a single adverse season usually reduces the ecological amplitude of the species to its normal width“ (MAYR 1947, S. 265).

Auf das letztgenannte weist gerade der Umstand, dass gleichzeitig wie die Misteldrossel anderswo und auch in Nordhessen (!) in Ausbreitung begriffen war (siehe oben S. 13), sie sich von der münsterischen Ebene zurückzog.

Es dürfte sich hier somit am Ende nicht nur um einen scheinbaren, wie PEUS auf Grund der genannten Erstansiedlungen meint, sondern um einen wirklichen invasionsartigen Ausbreitungsvorgang handeln. Die Tatsache, „dass die Häufigkeitszunahme und Ausbreitung im Münsterland eine lange Anlaufzeit mit ganz allmählicher Zunahme gehabt haben“ (PEUS op. c., S. 74), bedeutet nicht eine Vorbereitung der plötzlich heftig gewordenen Ausbreitung. Andererseits wieder betrifft die „Überwindung der anfänglichen grossen Widerstände“ in Wirklichkeit eine später aus anderen Ursachen von Westen her eingedrungene Populationswelle. Die genannten Umstände sowie die Tatsache, dass die Dynamik der westfälischen Misteldrosselpopulation „die Folge einer in ihren Gründen unbekanntem Übervermehrung [darstellt], die in geographischer Progression von SW nach NO“ (PEUS, op. c., S. 81) fortgeschritten ist, sind gewichtige Zeichen davon, dass die Überwindung des augenfällig grossen ökologischen Widerstandes nur mit Hilfe einer neuen Population innerhalb der Art möglich gewesen ist, einer Population, deren ökologische Potenz bzw. Amplitude eine andere als die derjenigen Populationen gewesen ist, die ursprünglich eng anschliessende Gebiete bewohnt haben. Dies wird überdies durch den Umstand gestützt, dass die Siedlungsdichte der jetzigen Population zweifelsohne viel grösser ist als je der anderen zuvor in diesen Gegenden, sowohl wie dadurch, dass diese Populationen zweifellos biologisch vorteilhafter als die Waldmisteldrosseln sind.

Es versteht sich von selbst, dass es auf Grund blosser Literaturangaben schwierig ist, ein klares Bild von den Phänomenen oben-erörterter Art zu gewinnen, ebenso wie dass es gewagt ist, darauf jegliche Schlussfolgerungen zu begründen. Die Vortragung der oben-erwähnten Gesichtspunkte möge uns indes gestattet werden, weil in der Arbeit von PEUS die Hypothese der Besiedlung neuer Biotope mit Hilfe ökologisch beharrlicher Populationen durch eine andere, nämlich die der Besetzung ein und desselben Biotops von dessen Optimumfazies aus gegen Pejus mit Hilfe des wachsenden Populationsdruckes ersetzt wird und weil im betreffenden Fall keine von den beiden Hypothesen solche Tatsachen zur Stütze erbietet, die

entscheidend die eine oder die andere ausschliessen liesse. Dass wir uns sogar so lange mit diesem Fall beschäftigt haben, obgleich wir mit PEUS derselben Meinung sind darüber, dass „nüchterne Tatsachenforschung und -beachtung immer noch mehr wiegen als grundlose oder gesuchte Spekulationen“, beruht darauf, dass die Auffassung PEUS' sich auf die Hypothese der Omnipotenz aller Individuen stützt, was ich für falsch halte. Es soll vielleicht nicht bezweifelt werden, ob nicht das künftig anwachsende Tatsachenmaterial noch einmal zeigen wird, dass die Ausbreitung der westfälischen Misteldrosselpopulationen in der Weise stattgefunden hätte und immer noch stattfindet, wie es PEUS angenommen hat, auch wenn uns das deutliche südwest-nordöstliche Vordringen der Ausbreitungswelle in Gedanken darüber versetzt, warum diese Besetzung eines neuen Biotops (oder einer Fazies) — weil sie in diesem Fall ja doch irgendeine allgemeine äussere Ursache haben muss — nicht gleichzeitig überall erfolgt ist.<sup>1)</sup> Aber auch wenn es sich in diesem Falle so verhielte, führt uns die Annahme der Omnipotenz unumgänglich zur folgenden verallgemeinernden und von PEUS auch als solche gemeinten Schlussfolgerung:

„Eine an Individuen oder bestimmte Populationen gebundene ökologische Beharrung in Bezug auf einen bestimmten Ausschnitt der Wertigkeitsskala der Amplitude von auch nur vorübergehender Dauer, geschweige denn in erblicher Fixierung, können wir nicht anerkennen — —“ (S. 67, Sperrungen von mir).

Dieser Schluss steht in ebenso offenbarem Widerspruch mit den gewonnenen Erfahrungen wie die zu seiner Begründung geäusserte Behauptung über die Omnipotenz der Individuen (siehe oben, S. 19). Es lässt sich z. B. fragen, in welchem Umfange soll die Omnipotenz der Individuen in bezug auf die südsibirischen Birkhuhnpopulationen verstanden werden, die während langer Zeiträume nicht die weiten nordsibirischen Waldgebiete benutzen konnten, während

<sup>1)</sup> Inzwischen ist von PEITZMEIER (1951, Bonner Zool. Beitr. 2: 217—224) eine Erwiderung zu den Anschauungen von PEUS erschienen. PEITZMEIER hält fortwährend an seiner Auffassung über die ökologische Beharrung durch psychologische Schranken fest, zeigt aber (z. T. mit gleichartigen Argumenten wie im vorliegenden Aufsatz) bei der Widerlegung der PEUSschen Hypothese der Omnipotenz der Individuen ziemlich überzeugend, dass eine räumliche sowie zeitliche Kontinuität der die Parklandschaft bewohnenden Population und ihres Ausbreitungsvorgangs von Flandern bis zur deutschen Nordseeküste besteht.

die von Europa her in dieselben ausgebreiteten Populationen eine ganz andere Weite der ökologischen Art-Amplitude zeigen? Wie sonst ist diese erstarrte Verbreitung und die dahinterliegende, „an bestimmte Populationen gebundene ökologische Beharrung“ sowie deren Authören auf Umwegen zu verstehen, als ausschliesslich so, dass die betreffenden Individuengruppen (d. h. Populationen) an die Enge eines Ausschnittes ihrer Art-Amplitude in erblicher Fixierung gefesselt waren, sowie dass die Art sich nicht anders als durch Bildung neuer Ökotypen, d. i. mutativ, aus ihr befreien konnte? Dies ist nur einer unter mehreren solchen Fällen.

Die hier vorgelegten Gesichtspunkte dürften deutlich genug zeigen, dass die ökologische Amplitude der Art (die Art-Amplitude von PEUS) desto weiter ist, je mehr sich Ökotypen in ihrem Bereich entwickelt haben. Normalerweise (Spezialfälle sind die polymorphen Arten, siehe oben) sind die Ökotypen Populationen, die territorial (geographisch) einander ausschliessen. Die taxonomisch definierbaren geographischen Rassen sind stets gleichfalls Ökotypen, zudem sind aber die meisten von ihnen in ökologisch abweichende Populationen zerfallen. Die Art-Amplitude umfasst aber einen Bereich, der durch die ökologische Potenz der einzelnen Ökotypen (d. i. Populationen) keineswegs immer ausgefüllt wird. Die einfache Ursache dieses Umstandes ist die, dass von den in der Art-Amplitude enthaltenen Einzelfaktoren irgendeiner oder einige die für jeden Ökotyp eigene tragbare Höchst- oder Mindestgrenze überschreiten, oder dass ein bestimmter lokaler Faktorenkomplex (oder eine Fazies im Sinne PEUS') einen lebenswichtigen Faktor vermissen lässt, demnach es nicht mehr Rede von der Umwelt des fraglichen Ökotyps sein kann, d. i., die entsprechende Fazies ist für den letztgenannten unbewohnbar. Die Omnipotenz aller Individuen bezieht sich nur auf eine bestimmte, einem Ökotyp eigene Amplitude, welchem sie als Mitglieder der entsprechenden Population angehören. In diesem Rahmen müssen die Individuen nicht, wohl aber können sie unter bestimmten Verhältnissen die Extremwerte der (ihrer) Amplitude ausnutzen (siehe PEUS, S. 66), d. i. sie sind „omnipotent“. Aber die ökologische Potenz der Individuen, die zu einem anderen Ökotyp (d. i. Population) gehören, gilt in einem anderen, von dem vorigen abweichenden Faktorenkomplex, oder die tragbare Grenze irgendeines Faktors oder deren mehrerer ist für sie verschieden, m. a. W. ihre Umwelt ist von der vorigen abweichend.

Wenn in bestimmten Teilen (in einer Lokalpopulation) der Artpopulation die Höchst- oder Mindestgrenze eines Faktors als Folge der populationsgenetischen Entwicklung (Trial-and-error) überschritten wird, erweitert sich die ökologische Amplitude der betreffenden Population, weil ihrem Biotop dadurch neue Fazies zugeführt werden, die der veränderten ökologischen Potenz der Population entsprechende neue Faktorenkomplexe bedeuten. Wenn diese Änderung die Grenzen der Art-Amplitude überschreitet, beginnt die Art sich auszubreiten, wobei sie entweder neue Standorte innerhalb des alten Artenareals besiedelt oder das Verbreitungsareal der Art selbst erweitert. Wenn wiederum die populationsgenetische Änderung erwähnter Art an sich die Art-Amplitude selbst nicht berührt, sondern es sich nur um eine mehr oder minder bedeutende Erweiterung des ökologischen Optimumbereichs und dessen effektivere Ausnutzung handelt, schreitet die infolgedessen einsetzende Expansion der fraglichen Population fort, bis die ökologische Potenz der ihr angehörigen Individuen nicht mehr derjenigen der Individuen der begehrenden Populationen gewachsen ist. Damit wird das Gleichgewicht der gegensätzlichen Populationsdrucke erreicht. Wenn morphologische Unterschiede sich an die Ökotypen knüpfen, so sprechen wir von einer Intergradationszone zwischen den Populationen.

**Literatur:** BLAIR, W. F., 1943, Ecological distribution of mammals in the Tularosa Basin, New Mexico. *Conr. Lab. Vert. Biol.* 20: 1—24. — 1950, Ecological factors in speciation of *Peromyscus*. *Evolution* 4: 253—275. — DICE, L. R., 1941, Speciation in *Peromyscus*. *Amer. Nat.* 74: 289—298. — DIVER, C., 1940, The problem of closely related species living in the same area. In: Huxley, J., *The New Systematics*. Oxford. — DOBZHANSKY, Th., 1941, On the genetic structure of natural populations of *Drosophila*. *Proc. 7th Int. Genet. Congr. Edinburg 1939*. Cambridge. — FORD, E. B., 1945, *Mendelism and evolution*. 4th edition. London. — GERSHENSON, S., 1945, Evolutionary studies of the distribution and dynamics of melanism in the hamster (*Cricetus cricetus*). *Genetics* 30: 207—251. — HUXLEY, J., 1939, Clines: an auxiliary method in taxonomy. *Bijdr. Dierk.* 27: 491—520. — 1940, *Towards the new systematics*. *The New Systematics*. Oxford. — KALELA, O., 1944, Zur Frage der Ausbreitungstendenz der Tiere. *Ann. Zool. Soc. „Vanamo“* 10, 3. — 1950, Zur säkularen Rhythmik der Arealveränderungen europäischer Vögel und Säugetiere, mit besonderer Berücksichtigung der Überwinterungsverhältnisse als Kausalfaktor. *Ornis Fennica* 27: 1—30. — KIRIKOV, S. V., 1934, Sur la distribution géographique du hamster noir et ses relations avec la forme normale de *Cricetus cricetus*. *Zool. Žurn.* 13: 361—368. (Russisch, mit franz. Ref.) — MARSHALL, J. T., Jr., 1948, *Ecologic races of song sparrows*

in the San Francisco Bay region. *Condor* 50: 193—215; 233—256. — MAYR, E., 1926, Die Ausbreitung des Girlitz (*Serinus canaria serinus* L.). *Jour. Ornith.* 74: 571—671. — 1942, Systematics and the origin of species. New York. — 1947, Ecological factors in speciation. *Evolution* 1: 263—288. — MAYR, E. & STRESEMANN, E., 1950, Polymorphism in the chat genus *Oenanthe* (Aves). *Ibid.* 4: 291—300. — MAYR, E. & VAURIE, C., 1948, Evolution in the family Dieruridae (birds). *Ibid.* 2: 238—265. — MILLER, A. H., 1941, Speciation in the avian genus *Junco*. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 44: 173—434. — 1947, Panmixia and population size with reference to birds. *Evolution* 1: 186—190. — PALMGREN, P., 1938, Zur Kausalanalyse der ökologischen und geographischen Verbreitung der Vögel Nordeuropas. *Arch. Nat., N. F.* 7: 235—269. — PEITZMEIER, J., 1942, Die Bedeutung der oekologischen Beharrungstendenz für faunistische Untersuchungen. *Jour. Ornith.* 90: 311—322. — 1951, Über die weitere Entwicklung der Wacholderdrosselpopulation in Südost-Westfalen. *Natur und Heimat* 11: 44—46. — PEUS, Fr., 1951, Nüchterne Analyse der Massenvermehrung der Misteldrossel (*Turdus viscivorus* L.) in Nordwesteuropa. *Bonner Zool. Beitr.* 2: 55—82. — PATAU, K., Die mathematische Analyse der Evolutionsvorgänge. *Zeitschr. Abst.-Vererb. Lehre* 76: 220—228. — REINIG, W. F., 1938, Elimination und Selektion. Jena. — SIMPSON, G. G., 1950, The meaning of evolution. London. — STEGMANN, B., 1932, Die geographischen Formen des Birkhuhns. *Jour. Ornith.* 80: 342—354. — SUMNER, F. B., 1930, Genetic and distributional studies of three subspecies of *Peromyscus*. *Jour. Genet.* 23: 275—376 — 1932, Genetic, distributional and evolutionary studies of the subspecies of deer mice (*Peromyscus*). *Bib. Genet.* 9: 1—106. — TIMOFEEFF-RESSOVSKY, N. W., 1940, Mutations and geographical variation. In: Huxley, J., *The New Systematics*. Oxford. — VOIPIO, P., 1948, Riistan laadun parantaminen ja sen biologiset edellytykset. (Summary: Improving the quality of the game and the biological requirements therefore). *Suomen Riista* 2: 7—76. — 1950 a, Jaksoittainen runsaudenvaihtelu ja paikallisten eläinkantojen säilyminen. (Summary: On survival during the cycles). *Ibid.* 5: 144—164. — 1950 b, Evolution at the population level with special reference to game animals and practical game management. *Riistatiet. Julk.* — *Pap. Game Res.* 5: 1—176. VALIKANGAS, I., 1951, Die Expansion von *Phylloscopus trochiloides viridanus* Blyth im nordwesteuropäischen Raum, insbesondere nach Finnland, und ihre Ursachen. *Ornis Fennica* 28: 25—39. — WEBER, H., 1950, Die Misteldrossel in Münster. *Natur und Heimat* 10: 57—59. — WRIGHT, S., 1940 a, The statistical consequences of Mendelian heredity in relation to speciation. In: Huxley, J., *The New Systematics*. Oxford. — 1940 b, Breeding structure of populations in relation to speciation. *Amer. Nat.* 74: 232—248. — 1943, Isolation by distance. *Genetics* 28: 114—138. — 1946, Isolation by distance under diverse systems of mating. *Ibid.* 31: 39—59. — 1948, On the roles of directed and random changes in gene frequency in the genetics of populations. *Evolution* 2: 279—294. — 1949, Adaptation and selection. In: Jepsen-Mayr-Simpson, *Genetics, Paleontology, and Evolution*. Princeton. — ÖKLAND, F., 1937, Die geographischen Rassen der extramarinen Wirbeltiere Europas. *Zoogeographica* 3: 389—484.