

Ueber die Herkunft der subalpinen Nadelwaldvögel Mitteleuropas

von K. H. VOOUS, Amsterdam

Die Nadelwaldstufe oder subalpine Stufe der mitteleuropäischen Gebirge erstreckt sich von der oberen Grenze des Laubwaldes bis zur Baumgrenze. Der düstere, mit Flechten behangene, geschlossene Wald geht an seiner oberen Grenze in den Kampfgürtel über, in dem Lärchen, Bergföhren und Arven bis zur Baumgrenze emporsteigen. Wir werden uns im folgenden nur mit der Vogelwelt des geschlossenen Gebirgsnadelwaldes befassen.

Im Walde der subalpinen Stufe Europas herrscht die Fichte vor, neben der auch weitere Koniferen wie Lärche, Weisstanne und Bergföhre auf dem mit Heidekräutern und anderen Zwergsträuchern üppig bewachsenen Boden vorkommen. Über die eiszeitliche Verbreitung und nacheiszeitliche Herkunft der Fichte in Europa sind verschiedene, teils widerstreitende Meinungen geäußert worden. Immerhin ist man jetzt ziemlich darüber einig, dass die Fichte die letzte Eiszeit westlich der Alpen nicht überdauert hat. Der heutige Fichtenwald in Mitteleuropa muss also östlicher Herkunft sein. Jedoch gab es nach MOREAU (1954) während der letzten Eiszeit Nadelwälder an mehreren, allerdings meist eng begrenzten Stellen in Südeuropa, und auch in Norditalien sollen Fichten nicht gefehlt haben. Der ausgedehnte boreale Nadelwald in Nord- und Osteuropa, vorwiegend aus Fichten, Birken und Weiden bestehend, stammt aber sicherlich aus dem Osten: er bildet den westlichsten Teil des grossen sibirischen Taigagürtels. Im präborealen und borealen Stadium der Nacheiszeit, als die Taiga bis weit in den östlichen Teil Mitteleuropas vorgedrungen war, haben die sibirischen Fichtenwälder auch die europäischen Gebirge erreicht und sie von den Karpathen bis zu den Alpen entweder allein besiedelt oder sich dort mit den von Süden kommenden europäischen Nadelwäldern gemischt. Der heutige subalpine Fichtenwald unserer mitteleuropäischen Gebirge ist also nach seiner Ausbreitungsgeschichte als ein Element von ganz oder wenigstens teilweise östlicher Herkunft zu betrachten.

Anhand dieser Hypothese werde ich versuchen, meine Vorstellungen über die Herkunft der subalpinen Vogelwelt Mitteleuropas auseinanderzusetzen. Man wird keine neue Theorie von mir erwarten dürfen, da ähnliche Gedanken schon von mehreren Autoren, so von STRESEMANN und von STEGMANN, geäußert worden sind, doch möchte ich die Probleme mit neuem Kartenmaterial zu beleuchten versuchen.

In der subalpinen Nadelwaldstufe Mitteleuropas kommen zahlreiche Arten als Brutvögel vor. In seinem Vortrage über «Die Vogelwelt der Alpen» nennt CORTI (1955) die Zahl von «fast genau 100 Vogelarten» (S. 63) in der Stufe oberhalb 1350 m ü. M. im gesamten Alpengebiet. Eine Liste solcher Arten hat CORTI in seinem Buch «Bergvögel» (1935) gegeben (S. 50). Allerdings nimmt von unten nach oben die Artenzahl erheblich ab. Als regelmässige Brutvögel der schattigen und dichten Gebirgsfichtenwälder

sind nach WALDE und NEUGEBAUER (1936, S. 63-64) im Tirol nur 22 Arten zu betrachten, die nachfolgend zusammengestellt sind. Jeder Art habe ich in dieser Liste eine zoogeographische Charakterisierung nach europäischen Faunenelementen beigelegt, wie sie in meinem «Atlas van de Europese Vogels» (1960) durchgeführt wurde.

*Brutvogelarten der Nadelwaldstufe
im Tirol*

Wespenbussard, *Pernis apivorus*
Haselhuhn, *Tetrastes bonasia*
Birkhuhn, *Lyrurus tetrix*
Auerhuhn, *Tetrao urogallus*
Ringeltaube, *Columba palumbus*
Rauhfußkauz, *Aegolius funereus*
Sperlingskauz, *Glaucidium passerinum*
Dreizehenspecht, *Picoïdes tridactylus*
Schwarzspecht, *Dryocopus martius*
Zaunkönig, *Troglodytes troglodytes*
Ringdrossel, *Turdus torquatus*
Tannenmeise, *Parus ater*
Haubenmeise, *Parus cristatus*
Alpen(weiden)meise, *Parus montanus*
Wintergoldhähnchen, *Regulus regulus*
Kleiber, *Sitta europaea*
Erlenzeisig, *Carduelis spinus*
Zitronenzeisig, *Carduelis citrinella*
Alpenleinszeisig, *Carduelis flammea*
Gimpel, *Pyrrhula pyrrhula*
Fichtenkreuzschnabel, *Loxia curvirostra*
Tannenhäher, *Nucifraga caryocatactes*

Faunenelement ¹⁾

europäisch
sibirisch
paläarktisch
paläarktisch
europäisch-turkestanisch
sibirisch-kanadisch
sibirisch (-kanadisch)
sibirisch-kanadisch
paläarktisch
holarktisch
paläomontan
paläarktisch
europäisch
paläarktisch
paläarktisch
paläarktisch
paläarktisch
paläomontan
holarktisch
paläarktisch
holarktisch
paläarktisch

Als bezeichnend für die subalpine Stufe sind von diesen nur die ausschliesslich innerhalb des Waldes lebenden, rein arborikolen Arten zu betrachten (also nicht Wespenbussard und Ringeltaube). Ringdrossel (*Turdus torquatus*) und Alpenleinszeisig (*Carduelis flammea*) gehören mehr der oberen Waldgrenze als dem geschlossenen Walde an und sind demgemäss als alpine Arten durch STRESEMANN (1920) in seiner Arbeit über «Die Herkunft der Hochgebirgsvögel Europas» schon einleuchtend besprochen worden.

Somit bleiben noch 18 Arten unserer Liste zu untersuchen, die wenigstens teilweise in den Gebirgsnadelwäldern der Alpen brüten. Darunter fin-

¹⁾ Die hier angeführten Bezeichnungen umschreiben die Zugehörigkeit zu Faunen folgender Verbreitungsweise:

Holarktisch: Kalte, gemässigte und teilweise auch subtropische Gebiete der ganzen Nordhemisphäre.

Paläarktisch: Kalte, gemässigte und teilweise auch subtropische Gebiete der Alten Welt.

Paläomontan: Alpine oder nivale Zone der paläarktischen Gebirge.

Europäisch: Gemässigte und mediterrane Gebiete Europas.

Europäisch-turkestanisch: Gemässigte und mediterrane Gebiete Europas und Südwestasiens.

Sibirisch: Boreales Klimagebiet der Paläarktis, speziell innerhalb des Nadelwaldgürtels (Taiga).

Sibirisch-kanadisch: Boreales Klimagebiet der Holarktis, speziell innerhalb des Nadelwaldgürtels.

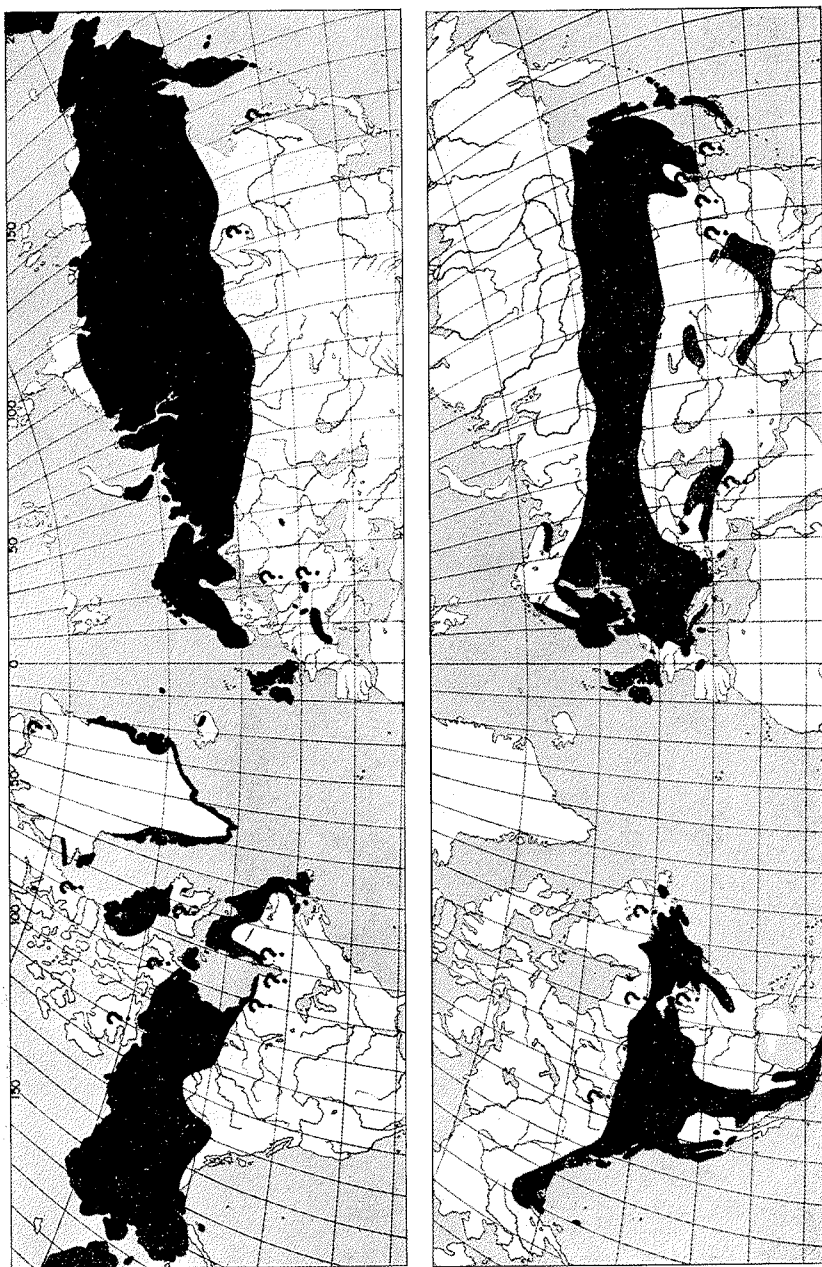


Abb. 1—2. Brutverbreitung des Birkenzeisigs, *Carduelis flammea* (links), und des Waldbaumläufers, *Certhia familiaris* (rechts), zweier holarktischer Faunenelemente.

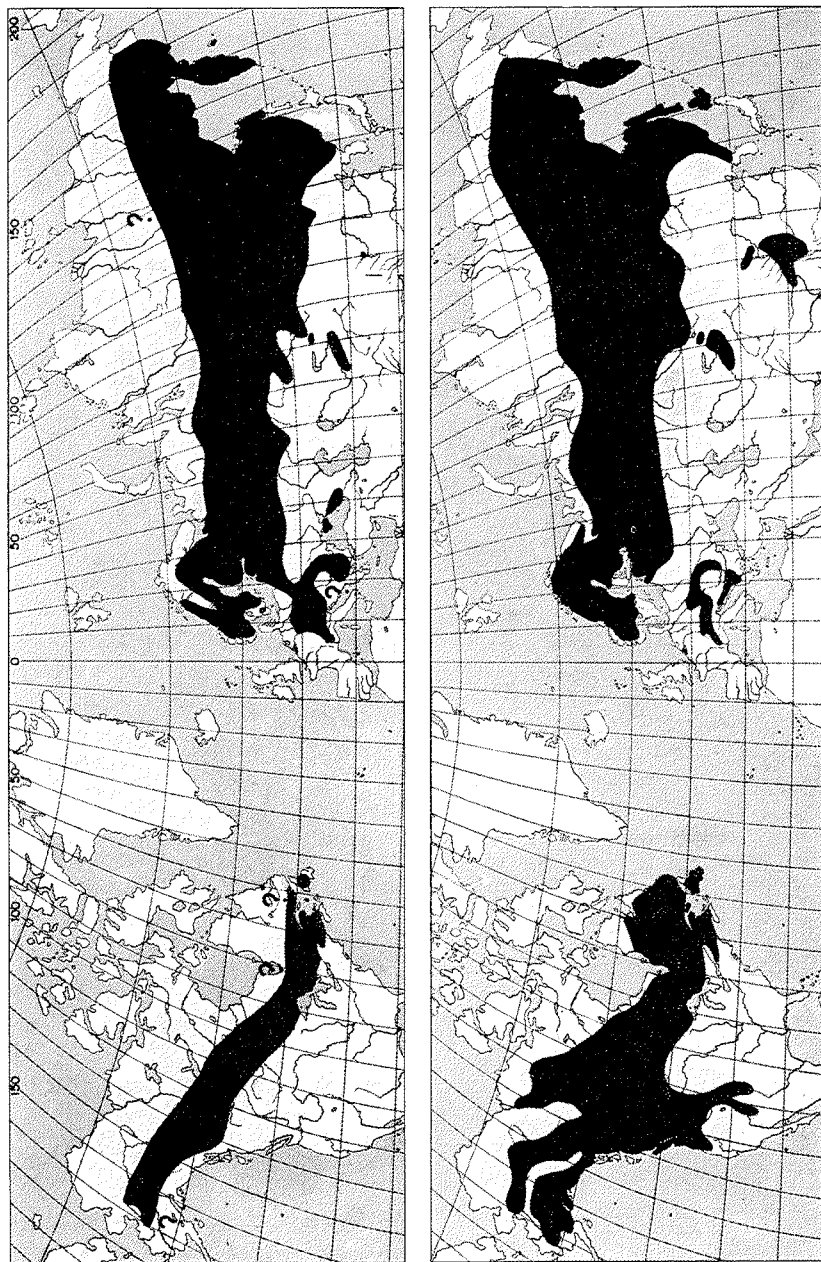


Abb. 3—4. Brutverbreitung des Rauhfußkauzes, *Aegolius funereus* (links), und des Dreizehenspechtes, *Picoïdes tridactylus* (rechts), zweier sibirisch-kanadischer Faunenelemente.

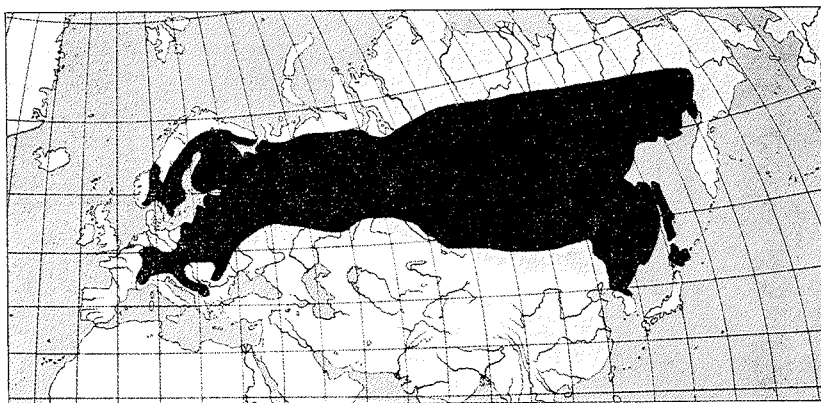


Abb. 5. Brutverbreitung des Haselhuhns, *Tetrastes bonasia*, eines sibirischen Faunenelementes.

den sich 2 *holarktische* Faunenelemente, die also in vielen weiteren Teilen der Holarktis und dort auch ausserhalb der subalpinen Höhenstufe vorkommen, sowie 10 *paläarktische*, 1 *paläomontane*, 1 *europäisches* und 4 *sibirische* und *sibirisch-kanadische* Elemente. Hervorgehoben sei, dass hier die reinen Taigavögel, d. h. sibirische oder sibirisch-kanadische Elemente, verhältnismässig schwach vertreten sind.

Umgekehrt fragt es sich, wieviele sibirische Taigavögel auch als mitteleuropäische subalpine Gebirgsvögel bekannt sind. Nach STEGMANN (1938) gibt es in Eurasien 55 charakteristische, baumbewohnende Taiga-Elemente. Von diesen kommen 23 auch noch in Skandinavien vor und 12 (d. h. nur 22%) brüten regelmässig in mitteleuropäischen Gebirgen.

Im «Atlas van de Europese Vogels» (1960) werden von mir 21 Arten als sibirische und 6 als sibirisch-kanadische (also holarktisch verbreitete) Taiga-Elemente beschrieben. Von diesen brüten nur die folgenden 5 (d. h. 19%) regelmässig in mitteleuropäischen subalpinen Gebirgsstufen:

Haselhuhn, *Tetrastes bonasia*
 Habichtskauz, *Strix uralensis*
 Raufusskauz, *Aegolius funereus*
 Sperlingskauz, *Glaucidium passerinum*
 Dreizehenspecht, *Picoïdes tridactylus*

Diese Arten möchte ich in diesem Zusammenhang vorläufig als Einwanderer von jenseits des Urals betrachten, die in der Nacheiszeit gleichzeitig mit dem Fichtenwalde nach Mitteleuropa vorgedrungen sind. Sie stellen demgemäss nacheiszeitliche sibirische Kolonisten aus präborealer bis borealer Zeit dar und wären also keine Glazialrelikte, wie es von STEGMANN angenommen wurde.

Es stellt sich nun die Frage, ob die wenig ausgedehnten eiszeitlichen Nadelwaldrefugien in Südeuropa Vogelarten beherbergt haben, die jetzt wieder die mitteleuropäischen Gebirgsnadelwälder bewohnen. Dies muss für eine ganze Anzahl von Arten angenommen werden, doch war vermutlich

nur eine in ihrer glazialen Verbreitung mehr oder weniger auf diese Nadelwälder beschränkt (Zitronenzeisig). Von den 28 Vogelarten, die im «Atlas» dem europäischen Verbreitungstyp zugeordnet wurden, sind mindestens 9 auch regelmässige Brutvögel in den geschlossenen subalpinen Nadelwäldern Mitteleuropas. Diese europäischen Arten dürften zur Eiszeit wenigstens teilweise auch in den südeuropäischen Nadelwaldrefugien gelebt haben:

Wespenbussard, *Pernis apivorus*
 Grünspecht, *Picus viridis*
 Heckenbraunelle, *Prunella modularis*
 Singdrossel, *Turdus philomelos*
 Rotkehlchen, *Eristhacus rubecula*
 Berglaubsänger, *Phylloscopus bonelli*
 Gartengrasmücke, *Sylvia borin*
 Haubenmeise, *Parus cristatus*
 Buchfink, *Fringilla coelebs*

In seiner jetzigen Verbreitung ist augenscheinlich der Zitronenzeisig (*Carduelis citrinella*) der einzige auf Europa beschränkte subalpine Nadelwaldvogel. Allerdings ist er auf Korsika und Sardinien nicht an den Nadelwald gebunden, und in den mitteleuropäischen Gebirgen meidet er geschlossene Fichtenbestände und bevorzugt den offenen, hellen Lärchenwald. Wahrscheinlich hat diese interessante Art ihre nächsten Verwandten in Afrika (vergl. NICOLAI, 1957) und jedenfalls nicht in der nördlichen Taiga.

Dieser erste Teil unserer Ausführungen lässt sich dahin zusammenfassen, dass die Vogelwelt der subalpinen Nadelwälder Mitteleuropas sich zusammensetzt aus:

- 1) ziemlich vielen Arten verschiedener Herkunft, die regelmässig aus niederen Höhen emporsteigen (z. B. Raubvögel, Ringeltaube, Zaungrasmücke, Kleiber),
- 2) ziemlich vielen Arten, worunter neun mit jetziger europäischer Verbreitung, die zur letzten Eiszeit teilweise auch in den kleinen südeuropäischen Nadelwaldrefugien gelebt haben dürften (z. B. Wintergoldhähnchen, Tannenmeise, Haubenmeise, Buchfink),
- 3) einer Art, die als einziger rein europäischer Gebirgsnadelwaldvogel gelten kann (Zitronenzeisig) und
- 4) fünf Arten, die vorläufig als nacheiszeitliche asiatische Einwanderer der altweltlichen Taiga (sibirischer Nadelwald) aufgefasst werden (z. B. Raufusskauz, Sperlingskauz).

Es steht ausser Zweifel, dass nach der oben entwickelten Gedankenreihe nicht nur einzelne Arten, sondern vielmehr die ganze nördliche Nadelwaldfauna sich im borealen Stadium der Nacheiszeit bis ins östliche Mitteleuropa ausgebreitet haben dürfte. Hingegen ist es nur wenigen Arten dieser noch immer in westlicher Richtung sich bewegenden Fauna später gelungen, sich in den europäischen Gebirgswäldern anzusiedeln. Nun müssen mit den östlichen Fichtenwäldern bestimmt auch diejenigen Vogelarten nach Westen vorgedrungen sein, die noch jetzt in der westsibirischen Taiga zahlreich auftreten. Es gehören dazu zum Beispiel das Auerhuhn, das Haselhuhn, der

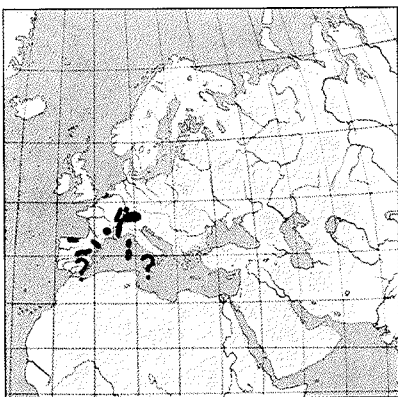
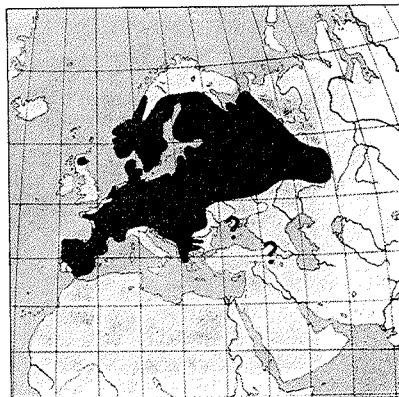
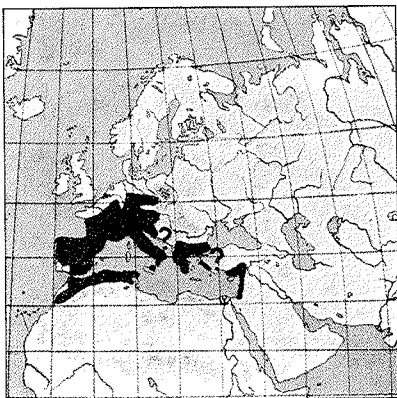


Abb. 6. Brutverbreitung des Zitronenzeisigs, *Carduelis citrinella*, eines paläomontanen Faunenelementes.

Abb. 7—8. Brutverbreitung des Berglaubsängers, *Phylloscopus bonelli* (links) und der Haubenmeise, *Parus cristatus* (rechts), zweier europäischer Faunenelemente.



Grosse Buntspecht, die Misteldrossel, die Tannenmeise, der Gimpel, der Tannenhäher und der Eichelhäher. Bei einigen dieser in der Paläarktis weit verbreiteten Arten dürfte die subspezifische, geographische Differenzierung (durch geographische Isolation) so weit vorgeschritten sein, dass wenigstens am Ende der eiszeitlichen Isolation östliche (sibirische) und westliche (europäische) Formen in mancher Hinsicht auffällig voneinander verschieden waren. In der jetzigen Verbreitung der entsprechenden Unterartgruppen dieser Arten sind denn auch dieselben Verbreitungsmuster zu erkennen, die wir zuvor bei den Arten mit sibirischem, bzw. europäischem Verbreitungstyp kennengelernt haben. Es gleichen z. B. die mittel- und osteuropäischen Brutareale der westsibirischen Formen des Grossen Buntspechtes (*Dendrocopos major major*) und des Gimpels (*Pyrrhula pyrrhula pyrrhula*) völlig dem Areal des Sperlingskauzes. Dasselbe kann z. B. von den Brutgebieten der nordeuropäischen Formen des Habichts (*Accipiter gentilis buteoides*), des Kleinen Buntspechtes (*Dendrocopos minor minor*), des Waldbaumläufers (*Certhia familiaris familiaris*) und den westlichen Arealen der folgenden sibirischen Arten gesagt werden: Spurbereule, Weindrossel und zum

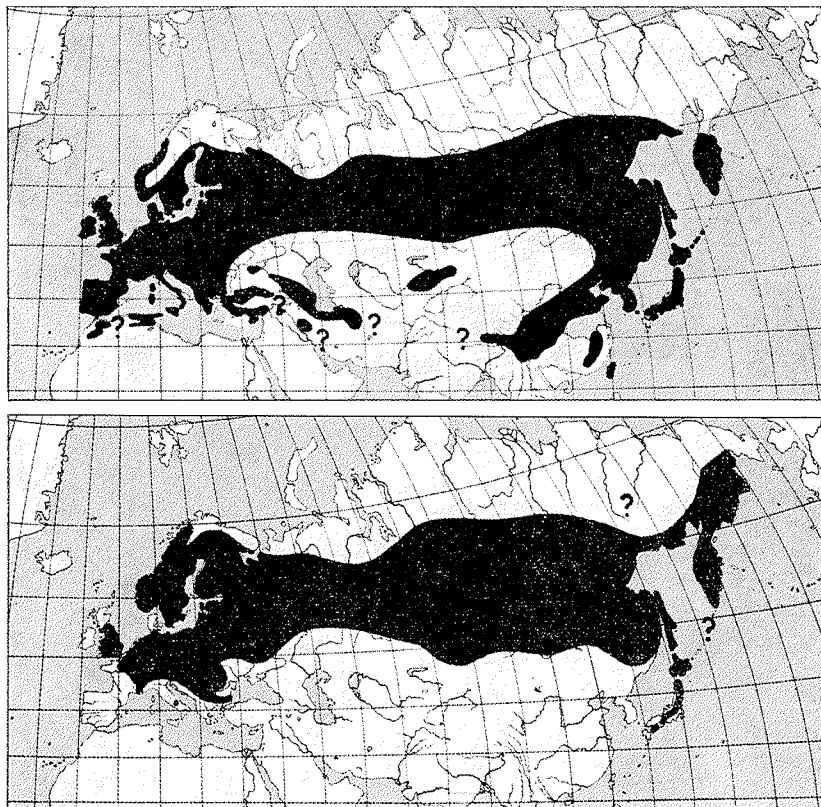


Abb. 9—10. Brutverbreitung der Tannenmeise, *Parus ater* (oben), und der Alpen(weiden)meise, *Parus montanus* (unten), zweier paläarktischer Faunenelemente.

Teil auch Unglückshäher. Die Möglichkeit einer postglazialen Einwanderung der in den höchsten Nadelwaldstufen Mitteleuropas brütenden Grossen Buntspechte und Gimpel ist durch mehrere Autoren betont worden.

Neuerdings ist es JOHANSEN (1957) gelungen, beim Auerhuhn (*Tetrao urogallus*), einer von STEGMANN als «sibirisch» und von mir als «paläarktisch» charakterisierten Art, die glazialen europäischen Populationen und die nacheiszeitlichen sibirischen Invasionspopulationen zu unterscheiden. Nach JOHANSEN gibt es kleine, augenscheinlich altertümliche Formen in den Pyrenäen und dem Kantabrischen Gebirge (*aquitanicus*) und in Teilen der dinarischen Alpen und der südlichen Karpathen (*rudolfi*), daneben noch eine autochthone mitteleuropäische Gruppe (*major*), deren eiszeitliche Geschichte mir nach den Ausführungen von JOHANSEN allerdings nicht klar ist. Diese Gruppen sind sehr verschieden von Populationen der sibirischen Invasionsgruppe (*uralensis* - *urogallus*), die bis nach Skandinavien vorgedrungen

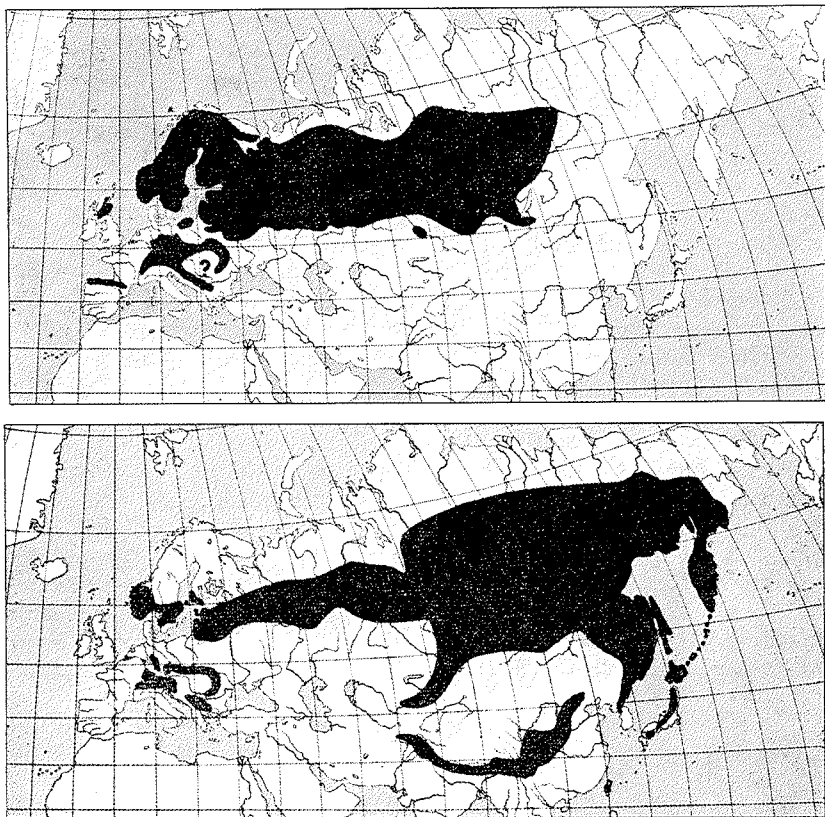


Abb. 11—12. Brutverbreitung des Auerhuhns, *Tetrao urogallus* (oben), und des Tannenhähers, *Nucifraga caryocatactes* (unten), zweier paläarktischer Faunenelemente. (Die Grenzen zwischen den im Text diskutierten Unterartgruppen sind auf den Karten nicht eingetragen.)

gen sind. Der Verbreitungsgeschichte des Auerhuhns scheint diejenige des Schwarzspechtes (*Dryocopus martius*) stark zu gleichen: auch bei dieser Art finden sich südwesteuropäische glaziale Reliktpopulationen (*pinetorum*-Gruppe mit kleinen Dimensionen), die sich nacheiszeitlich augenscheinlich bis nach Mitteleuropa ausgebreitet haben, neben sibirischen Einwanderern (*martius*-Gruppe mit grossen Dimensionen). Europäische glaziale Reliktpopulationen und nacheiszeitliche sibirische Einwanderer gibt es wahrscheinlich auch beim Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*): die dick-schnäblige, teilweise subalpine *caryocatactes*-Gruppe, bzw. die schlankschnäblige, taigabewohnende *macrorhynchos*-Gruppe.

Allerdings sind die Einzelheiten der glazialen und postglazialen Verbreitungsgeschichte aller dieser Vogelarten, namentlich auch des Tannenhähers, noch recht unklar. So mag es sein, dass Dreizehenspecht und Ha-

bichtskauz, die im ersten Abschnitt vorläufig als sibirische Elemente der mitteleuropäischen subalpinen Nadelwaldfauna klassifiziert wurden, nicht zu diesen gehören, sondern eine mit derjenigen des mitteleuropäischen Tannenhähers vergleichbare Glazialgeschichte aufweisen. Da nämlich Dreizehenspecht und Habichtskauz klare, gut unterscheidbare europäische Subspezies ausgebildet haben, können letztere kaum anders als europäische Formen aufgefasst werden, die ziemlich lange von den asiatischen Populationen isoliert gewesen sind. Sie wären somit doch als europäische Relikte und nicht als postglaziale Einwanderer in die subalpinen Nadelwaldstufen Mitteleuropas zu betrachten. Ursprünglich müssen sie allerdings ihrer Herkunft nach Taigavögel sein, die aber nicht erst kurz nach der letzten Eiszeit, sondern offenbar bereits zu einem früheren Zeitpunkt nach Mitteleuropa gelangt sind. Es hat somit den Anschein, als seien die subalpinen Taiga-Elemente von Populationen abzuleiten, die während einer der letzten Zwischenzeiten unser Gebiet besiedelt haben. Gerade die Abwesenheit heutiger Taiga-Bewohner wie Bergfink, Unglückshäher, Weindrossel und Lapplandsmeise in der subalpinen Stufe der Alpen weist darauf hin, dass nach-eiszeitliche Einwanderer aus der Taiga ausserordentlich selten sind, sofern solche überhaupt vorkommen. Das macht auch meine Schlüsse (1947, 1949) bezüglich der hypothetischen postglazialen Populationen des Grossen Buntspechtes und des Gimpels in den Alpen fraglich. Ebenso ist die durch ihre Grösse auffallende Alpenmeise (*Parus m. montanus*) eher ein europäisches Glazialrelikt als ein postglazialer Einwanderer, während man ihren nord-europäischen Artgenossen (*P. m. borealis*) als solchen zu betrachten hat.

Den allgemeinen Schlussfolgerungen (S. 32) kann also die Hypothese hinzugefügt werden, dass diese nicht nur für die Arten, sondern auch für die Unterartgruppen Gültigkeit haben. Hinsichtlich der Faunenelemente sibirischer Herkunft ergibt sich aber ein etwas modifiziertes Bild. Vermutlich sind nur wenige oder gar keine dieser Taigavögel nach der letzten Eiszeit von Osten her in die subalpinen Nadelwälder Mitteleuropas gelangt, vielmehr muss sich ihre Einwanderung in einer der jüngsten Zwischeneiszeiten abgespielt haben. Es gibt somit eine Reihe europäischer Taiga-Reliktformen, die allerdings aus dem engeren Alpengebiet zur Eiszeit wohl verdrängt worden sind und dort also eher postglaziale Kolonisten als reine Relikte darstellen.

LITERATUR

- CORTI, U. A. (1935): Bergvögel. Bern.
 — (1955): Die Vogelwelt der Alpen. Acta XI. Congr. Intern. Ornith. Basel, 1954: 59—71.
 JOHANSEN, H. (1957): Rassen und Populationen des Auerhuhns (*Tetrao urogallus*). Viltrevy, Jaktbiol. Tidskr. 1: 233—266.
 MOREAU, R. E. (1954): The main vicissitudes of the European avifauna since the Pliocene. Ibis 96: 411—431.
 NICOLAI, J. N. (1957): Die systematische Stellung des Zitronenzeisigs (*Carduelis citrinella*). Journ. f. Ornith. 98: 363—371.

- STEGMANN, B. (1938): Grundzüge der ornithogeographischen Gliederung des paläarktischen Gebietes. Inst. Zool. Ac. Sci. U.R.S.S. Nouv. éd. 19. — Faune de l'U.R.S.S. Oiseaux I (2).
- STRESEMANN, E. (1920): Die Herkunft der Hochgebirgsvögel Europas. Jaarber. Cl. Nederl. Vogelk. 10: 71—93.
- VOOUS, K. H. (1947): On the history of the distribution of the genus *Dendrocopos*. *Limosa* 20: 1—142.
- (1949): Distributional history of Eurasian Bullfinches, genus *Pyrrhula*. *Condor* 51: 52—81.
- (1960): Atlas van de Europese Vogels. Elsevier, Amsterdam.
- WALDE, K. und NEUGEBAUER, H. (1936): Tiroler Vogelbuch. Innsbruck.

Untersuchungen an Enten in der Camargue

von LUKAS HOFFMANN

Station Biologique de la Tour du Valat

Der Ornithologe verbindet den Namen der Camargue meist mit dem Gedanken an etwas Exotisches, an eine Insel in unserem zivilisierten Westeuropa, auf der eine beinahe afrikanische Fauna lebt. Er denkt an die Scharen rosaroter Flamingos, an die langbeinigen Stelzenläufer, an die bunten Bienenfresser und viele andere südländische Vögel, die über den Lagunen und der glühenden Salzsteppe in sengender Sonne umherfliegen. Er weiss meistens nicht, dass diese Landschaft im Winter ein ganz anderes, aber für den Ornithologen nicht minder interessantes Gesicht hat. Weithin überschwemmt, allen Fahrzeugen unzugänglich, vom stürmischen Mistral gepeitscht, empfängt sie gewaltige Scharen nordischer Enten, die auf der Suche nach einem eisfreien Winterquartier hierher gelangen. Den forschenden Ornithologen stellen diese Entenscharen vor manche Probleme, die ebenso sehr den reinen Zoologen wie den Naturschützer und den Jäger interessieren. Mit meinen Mitarbeitern der Station Biologique de la Tour du Valat zusammen beschäftige ich mich seit einigen Jahren mit diesen Problemen, und ich möchte hier einiges bekanntgeben von den Erfahrungen, die wir dabei machten, und von den Resultaten, die unsere Arbeit bereits gebracht hat. Dabei werde ich mich auf drei ausgewählte Kapitel beschränken und zunächst von der Grösse der überwinternden Bestände, dann von ihrer Herkunft und den Zugwegen und schliesslich vom Einfluss der Jagd auf diese Bestände sprechen.

Grösse der Bestände

Die Erfassung der Bestände bietet einige Schwierigkeiten, da die Entenscharen auf etwa hundert grössere und kleinere Gewässer verteilt sind, die ihrerseits wieder über ein Gebiet von etwa 1000 km² zwischen Aigues-Mortes und Fos-sur-Mer verzettelt liegen. Viele dieser Gewässer sind Privatbesitz, und wenn auch die meisten Grundbesitzer gegenüber den for-