



SOCIETAS
PRO
FAUNA ET FLORA FENNICA

ACTA
SOCIETATIS
PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

71

SOCIETAS
PRO
FAUNA ET FLORA FENNICA

HELSINGFORSIÆ

1954, 1956



HELSINGFORS 1954, 1956
TILGMANN'S TRYCKERI

Acta

71.

N:o

1. **Voipio, Paavo**, Über die gelbfüssigen Silbermöwen Nordwesteuropas. Zoologisches Museum der Universität Helsinki, 1954 1—56
2. **Fagerström, Lars**, Den botaniska utforskningen av Strömfors—Pyttis skärgård i östra Nyland, 1954 1—20
3. **Wallgren, Henrik**, Migration in some species of *Emberiza* during the late Pleistocene, 1956 1—14
4. **Wallgren, Henrik**, Zur Biologie der Goldammer, *Emberiza citrinella* L., 1956 1—44
5. **Järnefelt, H.**, Materialien zur Hydrobiologie des Sees Tuusulanjärvi, 1956 1—38

172 pag.

Über die gelbfüssigen Silbermöwen Nordwesteuropas.

PAAVO VOIPIO

I N H A L T

	Seite
Silbermöwen des Binnenlandes	1
Silbermöwen auf den Meeresbiotopen	5
Herkunft und Ausbreitungszentren des gelbfüssigen Elements.....	8
Ökologische Hinweise	8
Ausbreitungshistorische Hinweise	14
Taxonomische Hinweise	25
Die Fussfarbe als taxonomisches Merkmal	25
Körpergrösse	30
Andere Merkmale	32
Omissus als Rasse	36
Taxonomie der finnischen Gelbfüsser	42
Schlussbemerkungen und Übersicht über die Resultate	47

Silbermöwen des Binnenlandes

Als ich im Sommer 1953 die Silbermöwenkolonien an dem weitflächigen Teil des Saimaasees südlich vom inneren Salpausselkä (Kylänniemi) eingehend untersuchte, stellte ich fest, dass wahrscheinlich alle Mitglieder der da angetroffenen Kolonien gelbfüssig waren. Jedenfalls waren die Eltern der fünf Brutten, aus denen je ein oder zwei Junge beringt wurden, gelbfüssig, was auch ohne optische Hilfsmittel deutlich erkennbar war, als die alten Vögel ihre heftigen Angriffe machten. Wegen der Beleuchtungsverhältnisse u.a. konnte

jedes Individuum der einzelnen Kolonien natürlich nicht in dieser Hinsicht bestimmt werden, aber in allen den Fällen — die die absolute Mehrzahl der ganzen Individuenzahl umfassten —, wo dies mit dem Feldglas möglich war, erwiesen sich die alten Vögel als gelbfüssig. Von demselben Typus waren auch die drei von mir für taxonomische Untersuchungen geschossenen Exemplare, die zwei Kolonien angehörten. Damit war die hochinteressante Feststellung gemacht worden, dass nicht nur die auf Mooren nistenden Silbermöwen gelbfüssig sind, sondern auch die auf den Klippen der grossen Binnenseen wohnenden Kolonien augenscheinlich nur aus gelbfüssigen Vögeln bestehen.

Wie im anderen Zusammenhang von mir gezeigt (VOIPPIO 1954), haben sich die Silbermöwen im Bereich des südlichen Saimaasees in den letzten Jahren bedeutend vermehrt. Die ersten Nachrichten über das Nisten der Silbermöwen in dem von mir jetzt untersuchten Gebiet beziehen sich auf einen Beringungsbericht, der im Zoologischen Museum der Universität Helsinki verwahrt wird. Nach dieser unserer faunistischen Literatur unbekannt gebliebenen Meldung hat Dr med. I. Väänänen ein Silbermöwenjunges im Jahre 1934 auf Kylänniemi am 27.VI. beringt. Er hat die Freundlichkeit gehabt, mir über die damaligen Verhältnisse mündlich zu berichten. Nach ihm kam die Art spärlich vor und nistete nur in *einzelnen Paaren* ausser am westlichen Ende der ausgestreckten Landzunge Kylänniemi auch an deren östlichem Ansatz nahe dem kleinen Kanal Kutvele. Daraus erklärt sich, warum ich die Art nicht angetroffen hatte, obgleich ich in den 1930er Jahren mehrmals die südlichen Teile des offenen Gross-Saimaa besucht hatte. Im Sommer 1953 hatten aber die Silbermöwen drei *Kolonien* mit 3—6 Paaren besetzt, und zudem hielt sich ein einzelnes Paar mit drei Jungen auf einem teilweise bewaldeten Inselchen auf. Das letzt genannte sowie eine der Kolonien befanden sich in dem südlichen Teil des genannten Wasserbereichs. Ausserdem erschienen die Silbermöwen nunmehr täglich in den von den Seeweiten entfernt gelegenen Teilen des Saimaasees, was früher nicht der Fall gewesen war, ein Umstand, der zuerst meine Aufmerksamkeit erweckte und schon als solcher auf eine starke Vermehrung der Art hinwies.

Wie verhält es sich nun bei anderen grossen Binnenseen des Landes? Aus den im Zoologischen Museum verwahrten Beringungsberichten ist zu ersehen, dass Silbermöwenjunge in den letzten Jahren auch am Vanajanselkä in Tavastland, nämlich in den Sommern 1951—1953 sowie am Hauhonselkä i.d.J. 1952 u. 1953, beringt worden sind. Nach mündlicher Mitteilung von Herrn Stud.rer. nat. P. LINKOLA haben sich die Silbermöwen auch am Vanajanselkä während der letzten Jahre merklich vermehrt. Die Art ist dort erst während der letzten Menschengeneration erschienen. Die Fussfarbe ist nur einmal bei einem Individuum konstatiert worden und hat sich dann als gelb erwiesen.

Auch der grosse Binnensee Päijänne hat kürzlich (?) seine Silbermöwen bekommen. Nach einer Meldung im Palménschen Archiv des Zoologischen Museums sind einige Stücke in den Sommern 1949—1950 am südlichen Teile des Sees angetroffen worden (S. SIIKALA). Im Sommer 1953 hat man zwei Junge im Kirchspiel Padasjoki, wo die Art recht zahlreich vorkommt, beringt (M. LINKOLA). Über die eventuelle Zugehörigkeit dieser Möwen zu der gelbfüssigen Form wissen wir einstweilen nichts.

Alle Tatsachen weisen darauf hin, dass die Art am Gross-Saimaasee im Begriff ist, sich stark zu vermehren. Jedenfalls erwiesen sich in allen Fällen, wo die Anzahl der Jungen gezählt werden konnte, sämtliche Bruten als dreizählig, was auch für die flüggen Jungen galt. Bruten mit nur einem oder zwei Jungen wurden nicht angetroffen (näheres siehe VOIPPIO 1954). Offensichtlich stellt diese Vermehrung im Sommer 1953 eine unmittelbare und vielleicht auch beschleunigte Fortsetzung der augenfälligen Zunahme der Population während der letzten zwei Jahrzehnte dar.

In unseren älteren Handbüchern (WRIGHT—PALMÉN 1873, MELA 1882, MELA—KIVIRIKKO 1909) finden wir ausser vom Ladoga keine einzige Meldung über das Nisten der Silbermöwe an den grossen Binnenseen. Alle Nachrichten beziehen sich nur auf solche Fälle, wo die Art zufällig »gesehen« oder regelmässig »angetroffen« worden ist. In den wenigen Fällen, wo man das Nisten im Binnenland konstatiert hat (MELA—KIVIRIKKO op. c.), handelt es sich um Kolonisation von Mooren. Auch in späteren Werken ist die Silbermöwe als »sehr selten«

im Binnenland bezeichnet (KIVIRIKKO 1927). Wenn sich diese Art als Nistvogel an eben so vielen Binnenseen wie heutzutage gezeigt hätte, wäre es sicher festgestellt worden.

Das spricht aber nicht unbedingt dafür, dass die Silbermöwe im Binnenlande nicht in einzelnen Paaren spärlich hier und da hätte nisten können. Vielmehr weisen einige ältere, wenn auch nicht absolut sichere Nachrichten (WRIGHT—PALMÉN 1873, MELA—KIVIRIKKO 1909) darauf hin, dass die Art vielleicht die mittleren Teile des Seensystems Vuoksi schon lange bewohnt hat. Sie muss aber sehr selten gewesen sein, und die erste Nistbeobachtung stammt erst aus dem Jahre 1929, zu welcher Zeit Silbermöwenjunge am Haukivesi beringt worden sind (M. ANTTINEN und P. KUUSISTO), und die zweite Nistbeobachtung wird in diesen Gegenden zehn Jahre später gemacht, nämlich im Sommer 1939 (J. P. HYNINEN und A. REINIKAINEN). Nur die erste Meldung ist in die jüngeren Handbücher aufgenommen worden (HORTLING 1929/31), die andere aber unbekannt geblieben. Bisher sind in unsere faunistische Literatur insgesamt nur drei solche Nachrichten eingegangen, die das Nisten auf Klippen von Binnenseen (nicht auf Mooren) betreffen, Oulujärvi-See, Haukivesi-See und Lappträsk im Kirchspiel Siuntio (Sjundeå).

Wir können somit für eine unleugbare Tatsache halten, dass sich die Silbermöwe nicht nur am Saimaasee sondern auch an den anderen grossen Binnenseen vermehrt hat. Das gilt aber auch für die Möwen, die die Moore bewohnen. Den von HYTÖNEN (1934) gesammelten Angaben ist nämlich zu entnehmen, dass vielleicht nur 7 unter den 29 von Möwen besiedelten Mooren vor dem Jahre 1900 kolonisiert waren. Die Silbermöwe hat sich also während der letzten Jahrzehnte als Binnenlandbewohner stark vermehrt und als Besiedler von Mooren wie auch Grosseen ausgebreitet.

Was die Fussfarbe der auf Mooren nistenden Silbermöwen anbelangt, so ist aus den wenigen diesbezüglichen Nachrichten HYTÖNENS (op. c.) zu ersehen, dass die einzige Möwe, die abgeschossen wurde (vom Moore Kesonsuo in Ilomantsi), gelbfüssig war. In einem anderen Fall (auf dem Moore Lintusuo in Heinjoki) hat aber eine gelbe Farbe an den Füßen der Möwen mit dem Feldglas nicht erkannt werden können. Diese zwei Mitteilungen sind zwar die einzigen

von den 29 Mooren, die HYTÖNEN in seiner Schrift behandelt. Andererseits wissen wir jedoch, dass eine im Mai 1938 auf einem Moor in Paavola erlegte Möwe gelbfüßig war (METSÄVAINIO 1939) und dass die auf Mooren im Kirchspiel Pöytyä nistenden Silbermöwen gelbfüßig sind (drei Exemplare in den Sammlungen des Zool. Mus.). Zudem hat mag. phil. P. K. SEISKARI mir freundlich mitgeteilt, dass sich auf allen den südfinnischen Hochmooren (insgesamt 12), wo Silbermöwen nisten, alle daraufhin beobachteten Vögel sich als gelbfüßig erwiesen haben.

Silbermöwen auf den Meeresbiotopen

Wenn wir die gegenwärtigen Verhältnisse im Schärenhof unserer Meeresküste betrachten, sind einige Vergleiche mit den älteren faunistischen Nachrichten am Platze. Zuerst ist zu beachten, dass der Bestand der Silbermöwe auch auf den Schären Südfinnlands zugenommen hat, was mit Ausnahme einzelner Fälle (wo die lokalen Verhältnisse, wie besonders das Aufsuchen von Abfallplätzen in der Nähe der Städte Voraussetzungen der Zunahme gewesen sind) doch in irgendeiner Weise mit der allgemeinen Ausbreitungsphase der Art im atlantischen Bereich während der letzten 30 Jahre zusammenhängen mag. Diese Vermehrung ist gleichzeitig an europäischen und amerikanischen Meeresküsten vor sich gegangen. Ihre primäre Ursache mag die allgemeine Klimaverbesserung sein. In Nordamerika ist diese Zunahme bei der Unterart *L. argentatus smithsonianus*, auf Island und in Westeuropa im allgemeinen bei den Unterarten *L. argentatus argenteus* und *L. argentatus argentatus* beobachtet worden. Die letztere Form hat auch in Schweden auffallend zugenommen und ist da auch — was für uns am interessantesten ist — neu an viele Binnengewässer vorgedrungen, die sie früher nicht bewohnt hat (LINDROTH 1946). Es ist somit die Nominatform, die in Schweden als Binnenlandbewohner hervortritt, d.h. die Vögel mit rosafarbenen Füßen. Die Rassenzugehörigkeit der Kolonisten ist wenigstens an folgenden Seen bestätigt worden (LINDROTH op. c.): Södergunningen in Uppland, Torneträsk, Vättern, Vänern u. Mälaren. Soweit be-

kannt, hat sich die gelbfüssige Form nur in einem Falle an einem Binnensee Schwedens gezeigt, nämlich am Mälaren 7.VI.1919.

Zunächst klingt dies ganz eigentümlich, da wir wissen, dass gelbfüssige Möwen die finnischen Binnenseen kolonisiert haben. Wenn wir aber andererseits in Betracht ziehen, dass die Besiedlung der grossen schwedischen Binnenseen Vänern, Vättern und vielleicht auch Hjälmaren uralte ist und dass sich der Populationsdruck der westlichen Populationen des Ost- und Nordseegebiets allmählich, aber stark gesteigert haben muss, ist es unserer Meinung nach ganz begreiflich, dass sie die nächstgelegenen Binnenseebiotop verhältnismässig rasch erobert haben. Aber auch und besonders die Verhältnisse an der schwedischen Ostseeküste wie auch im gesamten maritimen Baltikum überhaupt bieten ein noch rätselhafteres Problem hinsichtlich der Fussfarbe der Silbermöwen.

In allen älteren schwedischen und finnischen Handbüchern (z.B. NILSSON 1858, gemäss diesem WRIGHT—PALMÉN 1873, MELA—KIVIRIKKO 1909) heisst es, dass die Füsse der Silbermöwe hellgrau oder weiss sind. Auch in jüngeren Werken findet sich die Auffassung, dass nur rosafüssige Silbermöwen auf den Schären der Finnischen Meeresküsten nisten. Besonders ist zu beachten, dass nach HORTLING (1930), der die Rassenfrage der Art behandelt hat, die an unseren Meeresküsten (und auf Åland) nistenden Silbermöwen »so weit bisher bekannt ist, graufüssig« (orig. schwedisch) sind. Und doch ist die Sachlage heute etwas anders. Das oben gesagte gilt nicht mehr ohne Ausnahmen, denn die Individuen mit blassgelben oder gar gelben Füßen treten mit den rosafüssigen Vögeln mancherorts auf. Ihre jetzige Frequenz ist mir unbekannt und wohl noch ganz ungeklärt. Von den Verhältnissen auf Åland hingegen wissen wir etwas mehr. Wegen der starken Zunahme der Silbermöwenpopulation Ålands ist man dort zu einer künstlichen Verminderung der Population geschritten. Nach Mitteilung von Herrn M. DONNING war der Anteil der gelbfüssigen Individuen an den von ihm zu Dutzenden geschossenen Vögeln recht hoch, über 60 %. Diese überraschend hohe Zahl gründet sich gewiss nur auf eine ungefähre Schätzung und kann somit einigermassen zu hoch sein. Doch ist anzunehmen, dass die tatsächliche Frequenz jedenfalls mehrere Zehner von Prozenten

ausmacht. Das ist merkwürdig und zugleich ein Zeichen dafür, dass da eine bedeutende Veränderung in der Zusammensetzung der Silbermöwenpopulation in letzter Zeit hat stattfinden müssen.

Ob das gelbfüssige Element den Ornithologen früher oder gar bisher entgangen oder ob es anderswoher an unsere Küste gekommen ist, ist eine Frage, die sich schon früher anderswo erhoben hat. Wir meinen hier die seinerzeit (erstmalig i. J. 1919, später 1921 u. 1922) überraschende Entdeckung gelbfüssiger Silbermöwen zur Brutzeit in den Schären Södermanlands (LÖNNBERG 1921, 1932), eine Beobachtung, die HARTERT (1923) veranlasste, folgendes zu schreiben: »Es ist auffallend, dass dies den schwedischen Ornithologen bisher entgangen war — oder sollte es sich um eine erst in neuerer Zeit erfolgte Weiterverbreitung dieser Form handeln?«¹

Es ist zu betonen, dass die gelbfüssigen Silbermöwen auch anderswo im Bereich des Finnischen Meerbusens von ihrem ersten Auftreten an vermerkt worden sind. So sind nach russischen Autoren die ersten Gelbfüsser im Jahre 1907 am Krasnoje Gorka am östlichen Teil des Finnischen Meerbusens gesehen worden (LÖNNBERG 1921). Es ist besonders zu bemerken, dass die gelbfüssigen Silbermöwen auch am Lappträsk im Kirchsp. Siuntio zum ersten Male gerade i. J. 1907 nisteten (HORTLING 1930).

Später ist die gelbfüssige Form auch auf Stora Karlsö bei Gotland in den Jahren 1934, 1946 und 1951—1952 angetroffen und dort in vielen Exemplaren mit hellgelber und auch intermediärer Fussfarbe konstatiert worden (LÖNNBERG 1934, HOLMSTRÖM etc. 1947, FLACH 1953). Wenn wir schliesslich in Betracht ziehen, dass

¹ Nach demselben Autor (HARTERT 1910, S. 85) sind die Füße bei der Nominatform »blass fleischfarbig, mitunter mit gelbem Anfluge«. Der Nachsatz dieser Äusserung ist an sich recht interessant, da er mit der Beschreibung des obengenannten älteren skandinavischen Autors übereinstimmt. NILSSON (S. 342) charakterisiert nämlich die Fussfarbe wie folgt: »Beine weiss mit perlgrauem, Füße mit gelbem Anfluge« (»benen hvita stötande i perlgrätt, fötterna i gult«). Dies kann nur so ausgelegt werden, dass NILSSON nur solche Vögel gekannt hat, deren Fussfarbe im ganzen weiss ist, obwohl die Schwimnhäute (ob immer?) einen gelblichen Anflug erkennen lassen. Wirklich gelbe Füße sind somit ganz unbekannt gewesen. Wir werden auf diese Frage später noch zurückkommen (siehe S. 21).

die Silbermöwe auch in Lettland als Brutvogel auf Hochmooren vorkommt und dass diese erst seit 1925 bekannten Kolonisten gelbfüssig sind (BERZINS 1946), ist unumgänglich festzustellen, dass der Anteil der gelbfüssigen Silbermöwen im ganzen Baltikum ausserordentlich stark zugenommen hat.

Herkunft und Ausbreitungszentren des gelbfüssigen Elements

Um jetzt die Frage nach der Herkunft dieser neuen oder jedenfalls in der Menge stark vermehrten Kolonisten zu behandeln, können wir zunächst als evident ansehen, dass diese Vögel aus solchen Populationen stammen, die in ihrer Fussfarbe entweder dimorph (d.i. teils rosafarbig, teils gelb) oder ausschliesslich gelb sind. Die Verhältnisse im Bereich des Finnischen Meerbusens würden auf den ersten Blick die erstere Möglichkeit an sich nicht ausschliessen. Aber die Tatsache, dass der *relative* Anteil der gelbfüssigen Möwen in marinen Kolonien neben der allgemeinen Zunahme der Silbermöwen so sehr angewachsen ist, weist vielmehr darauf hin, dass starker Zuzug eines rein gelben Elementes von aussen her in den letzten Jahrzehnten hat stattfinden müssen. So verhält es sich auch im Binnenlande, sowohl an den grossen Seen als auf den Mooren Finnlands und Lettlands, wo die Silbermöwenkolonien augenscheinlich nur aus gelbfüssigen Vögeln bestehen. Ihr Ursprung ist somit in solchen Gegenden zu suchen, wo nur gelbfüssige Möwen nisten.

Ökologische Hinweise.

Ehe wir uns dem letztgenannten Problem zuwenden, sind folgende Fragen zu stellen:

1) worauf beruht es, dass die Binnenseen Finnlands nur von gelbfüssigen Silbermöwen kolonisiert worden sind und offenbar in zunehmender Masse besiedelt werden, während die Binnenseen Schwedens rosafüssige Kolonisten enthalten?

2) warum sind die schwedischen Hochmoore trotz weitverbreiteter Besiedlung des Binnenlandes unbewohnt geblieben, während Besiedlung solcher Biotope ein Charakterzug Finnlands ist und auch in Lettland vorkommt?

3) warum sind die gewaltig angewachsenen Schärenpopulationen des Finnischen Meerbusens nicht imstande gewesen, das Binnenland zu besiedeln, während in Schweden — wahrscheinlich infolge allgemeiner Zunahme der westlichen Populationen — die Besiedlung der Binnenseen sich ungewöhnlich stark ausgedehnt hat?

4) warum leben die gelbfüssigen und rosafüssigen Silbermöwen auf unseren Meeresbiotopen nebeneinander, während sie sich im Binnenland insofern ausschliessen, als dort nur gelbfüssige Möwen nisten?

Was die erste Frage anbelangt, so verdient eine ältere diesbezügliche Feststellung erwähnt zu werden. Wie auch aus Obigem hervorgeht, befinden sich die westlichen Vorposten des Verbreitungsareals der gelbfüssigen Silbermöwen in unserem Lande. Besondere Bedeutung ist in diesem Zusammenhang dem Umstand beigemessen worden, dass die rosafüssigen und gelbfüssigen Möwen in diesem Gebiet sich ökologisch ausschliessen. Dabei ist aber die Aufmerksamkeit nur der Alternative des Nistens entweder auf den Meeresküsten oder auf Mooren und nur auf den an den Eismeerküsten vorherrschenden Verhältnissen zugewandt worden. So sind derartige Relationen gerade in dieser Form heute als ein klassisches Beispiel für die ökologische Beharrlichkeit (oder Beständigkeit der ökologischen Unterschiede) als Isolationsmechanismus bekannt. STRESEMANN (1943) sowie nach ihm MAYR (1949) und SCHILDER (1952) haben nämlich auf die Verhältnisse in Petsamo hingewiesen, wo die rosafüssigen Silbermöwen an den Küsten des Eismees, die gelbfüssigen aber auf den moorigen Ufern der nahegelegenen Tundraseen nisten. Auch OTTOW (1949) hat das gegenseitige ökologische Vertreten dieser Formen in Petsamo deutlich feststellen können. Er hat auch ausdrücklich betont, dass die gelbfüssigen Silbermöwen während der Brutzeit niemals an der Küste festgestellt worden sind. Die gegenseitige ökologische Vertretung bezieht sich somit nicht nur auf die Brut- und Nestbiotope der betreffenden Formen sondern auch auf ihre Nahrungsbiotope.

Obgleich die Auseinandersetzungen der genannten Autoren an sich durchaus richtig sind, veranlassen sie uns doch zu einigen Bemerkungen, soweit es sich um die geographische Ausdehnung der ökologischen Vertretung handelt. Wie aus dem Obigen hervorgegangen ist, müssen wir erstens auf die Sonderstellung Nordfinnlands als Schauplatz der gegenseitigen Vikarianz der rosafüssigen Küstenmöwen und gelbfüssigen Kolonisten der Moore verzichten und auch die von nur gelbfüssigen Möwen besiedelten Moore Südfinnlands berücksichtigen. Zweitens gehört auch die Besiedlung der grossen Binnenseen als Isolationsfaktor zwischen den beiden sich im östlichen Fennoskandien begegnenden Formen zu dem Kreis der ökologischen Vikarianz. Mit anderen Worten: das Gebiet, wo die betreffenden Formen einander begegnen und wo die verschiedene Biotopwahl der Typen in Erscheinung tritt, umfasst nicht nur die Eismeergegenden im Norden sondern auch das ganze südliche Binnenland sowohl mit seinen inneren Teilen (wo hauptsächlich Kolonisation der Binnenseen vorkommt) als mit seinen Küstengebieten (wo hauptsächlich Kolonisation der Hochmoore auftritt).

Wir dürften somit berechtigt sein, alle diese gelbfüssigen Binnenlandbewohner zur gleichen Sippe zu zählen, einer Sippe, die in dieser oder jener Weise zäh am Binnenlandbiotop festhält. Einige Moore (siehe HYTÖNEN 1934) sind freilich schon lange vor dem starken Zuwachs der marinen Silbermöwenpopulationen besiedelt worden, und dasselbe gilt vielleicht auch für die ältesten Brutplätze der grossen Binnenseen des Seensystems Vuoksi. Es ist somit recht gut möglich, dass die jetzt wahrgenommene Verstärkung und Verbreitung der auf Mooren und auch an den grossen Binnenseen nistenden Populationen zum Teil die Folge eines Zuwachses der bodenständigen, auf diese Biotope spezialisierten Bestände ist. Das erklärt aber nur teilweise die heutige Situation. Die augenfällig starke Zunahme der gelbfüssigen Silbermöwen während der letzten Jahrzehnte setzt eine viel stärkere Stammpopulation voraus als die finnischen Binnenlandkolonien. Es ist kaum denkbar, dass die offenbar neu aufgetretenen Kolonisten in Lettland oder die etwa seit den 1920er Jahren an der Ostküste Schwedens angetroffenen Gelbfüsser finnischen Ursprungs gewesen wären oder dass die heute

mancherorts auf Meeresbiotopen (einschliesslich Ålands) vorkommenden gelbfüssigen Silbermöwen ihren Ursprung aus den beschränkten Populationen des finnischen Binnenlandes herleiten könnten.

Wie PEITZMEIER (1942) betont hat, müssen wir besonders in solchen Fällen, wo Gruppen verschiedenen ökologischen Verhaltens innerhalb einer Art vorkommen, eine mehr oder minder bemerkenswerte Mitwirkung ökologischer Beharrung in Betracht ziehen. Oder, mit anderen Worten, es ist zu erwarten, dass die ökologische Eigenart der Gruppen in höchstem Grad mit den spezifischen klimatischen und vegetativen Besonderheiten des Ausbreitungsherdens eng zusammenhängen (siehe auch STRESEMANN 1943).

Obgleich die Silbermöwe jedenfalls eine ökologisch ziemlich geschmeidige Art ist — das zeigen ja bereits die ungewöhnlich verschiedenartigen ökologischen Verhältnisse der verschiedenen Teile ihres Verbreitungsgebietes —, ist es doch beachtenswert, dass diese Art in ausgedehnten Teilen Südosteuropas und Innerasiens, Gebieten, die verbreitungshistorisch viel älter als Fennoskandien sind, als Bewohner von Binnenseen und Flüssen auftritt. Sehr bemerkenswert ist, dass alle diese Populationen, mit Ausnahme der ostwärts vom Südost-Altai brütenden Silbermöwen, die bezüglich der Fussfarbe dimorph sind, nur gelbfüssige Individuen umfassen. Gelbfüssige Silbermöwen gibt es auch im hohen Norden östlich der Halbinsel Kanin, aber sie sind Küstenbewohner, und ausserdem ist die Mantelfärbung bei ihnen um so viel dunkler, dass sie keineswegs als nächste Verwandte der ostfennoskandischen Gelbfüsser angesehen werden können.

Gegen diesen ökologischen und morphologischen Hintergrund betrachtet, liegt die Vermutung nahe, dass unsere gelbfüssigen Binnenlandbewohner von Südosten her eingewandert sind. Die jetzige Besiedlung des osteuropäischen Binnenlandes längs der grossen russischen Ströme ist nicht hinreichend gut bekannt, aber es ist möglich, dass eine Verbindung zwischen den nordwestlichen und südlichen Populationen der Unterläufe von Wolga und Dnjepr noch besteht. Es ist sehr zu beachten, dass nach NIETHAMMER (1942) gelbfüssige Möwen auch am Oberlauf der Wolga brüten, d.i. nicht weit entfernt von ihren Brutplätzen in Livland und Estland. Auch

STRESEMANN (1947) hält es für möglich, dass die ostbaltischen Gelbfüsser nach Südosten bis an das Verbreitungsgebiet der pontokaspischen Silbermöwen vorkämen. Nach DEMENTIEV (1951) scheint aber diese Verbindung wenigstens heutzutage zu fehlen. Wie die Umstände aber auch sein mögen, die Möglichkeit der Ausbreitung längs diesen Flüssen kann gar nicht ausgeschaltet werden. Es scheint mir möglich, dass das Fehlen günstiger Nestbiotope an den Flussufern gerade die Ausbreitung gefördert hat, wenn die Vögel gezwungen gewesen sind, neue Aufenthaltsorte zu suchen.

Auf den ersten Blick mag es vielleicht schwer begrifflich scheinen, dass nicht nur die grossen Binnenseen, sondern auch die Hochmoore von diesen Möwen bevorzugt werden. Doch scheint nicht die Herleitung des Nistens auf Mooren von den südöstlichen Populationen besondere Schwierigkeiten zu bieten. Die Physiognomie der von den Möwen besiedelten Moore weist darauf hin, dass diese bezüglich ihrer Landschaftselemente den Biotopansprüchen der Silbermöwe auch anderswo im Bereich des Binnenlandes entsprechen. Offensichtlich sind die zahlreichen Teiche der ausgedehnten Hochmoore und im allgemeinen das grosse Teichsystem im Rahmen eines Hochmoors (siehe HYTÖNEN 1934) in mancher Hinsicht denjenigen Verhältnissen analog, die im Steppengebiet und auch am Unterlauf der grossen Ströme vorherrschen und für welche die verhältnismässig seichten Gewässer im Bereich offener Landschaft mit zahlreichen gras- und schilfbewachsenen Inselchen und Werdern kennzeichnend sind.

Wenn wir jetzt auf die erste der auf Seite 8 gestellten Fragen zurückkommen, meinen wir, dass sie nur auf dieser verbreitungshistorischen Grundlage erklärt werden kann. Somit ist es auch verständlich, warum die Grenze zwischen den gelbfüssigen und rosafüssigen Vertretern der Binnensee-Kolonisten in Fennoskandien so scharf ist. Die Binnengewässer Finnlands und Ostkareliens liegen sozusagen am nordwestlichen und nördlichen Ende der Ausbreitungswege längs der grossen osteuropäischen Flüsse, während das Ostseebecken der unmittelbaren Ausbreitung dieser Sippen nach Westen hinderlich gewesen ist. Auch unsere zweite Frage findet ihre Antwort. Dass es sich hier wirklich um in ihrem ökologischen Verhalten ver-

schiedene Sippen handelt, ergibt sich auch daraus, dass nur die östlichen Populationen als Bewohner von Mooren hervortreten. Das Fehlen der Moorkolonisten in Schweden ist somit eine Folge der Unfähigkeit, solche Biotope zu besiedeln, was in historischen Umständen der dortigen Sippen begründet liegt. In diesem Zusammenhang ist es auch interessant zu konstatieren, dass die einzigen von LINDROTH (1946) erwähnten Moorkolonisten auf Öland and Gotland angetroffen worden sind. Auf der letzteren Insel aber nisten, wie schon angeführt, mehrere gelbfüßige Silbermöwen unter den rosafüßigen Kolonisten. Ihre Tendenz zur Kolonisation von Mooren scheint somit auch hier wenigstens teilweise zum Vorschein zu kommen.

Wie schon früher erwähnt, kommen die gelbfüßigen Silbermöwen heute auch auf Meeresbiotopen vor. Wie aus dem Vergleich mit älteren Angaben zu entnehmen ist, haben sie diese Biotope wahrscheinlich erst in späteren Zeiten besiedelt. Die Besiedlung der Schären ist an sich nicht besonders merkwürdig, da wir aus der Geschichte dieser Art wissen, dass die innerasiatischen Binnenlandformen die Küstenbewohner des Mittelmeergebietes geliefert haben. Es ist sehr gut denkbar, dass einige gelbfüßige Silbermöwen z.B. während irgendeiner Expansionsphase von ihrer ökologischen Beharrung abgehen, während die anderen zäh an ihr festhalten. Aber wenn die ersteren in diese neuen Biotope eingedrungen sind und dann — wie die jetzigen, sich zwar einstweilen auf recht spärliche Beobachtungen gegründeten Verhältnisse zeigen (siehe auch LÖNNBERG 1926, 1932, 1934.) — mit den rosafüßigen Kolonisten in Fortpflanzungsgemeinschaft leben, werden sie an die neuen Lebensstätten gefesselt, was unter Mitwirkung z.B. solcher Faktoren geschieht, die die Ortstreue der neuen Kolonisten aufrechterhalten und verstärken (siehe STRESEMANN 1943). Wenn dies nicht der Fall wäre, dann wären die stark angewachsenen Schärenpopulationen des Finnischen Meerbusens imstande gewesen, das Binnenland zu besiedeln, und infolgedessen die Binnenlandpopulationen in bezug auf die Fussfarbe dimorph geworden. Das ist aber nicht der Fall, und es erscheint ganz plausibel und gilt auch als provisorische Antwort auf unsere dritte und vierte Frage, dass hierin der Grund dessen zu suchen ist, dass die hiesigen Binnenland-

bewohner sich praktisch rein bewahren und die schwedischen Binnenseen, da die Ostsee als wirksames Hindernis die nach Westen eindringenden Gelbfüsser »aufsaugt«, nur rosafüssige Kolonisten enthalten.

Wie MAYR (1951, S. 103) betont hat, ist die ökologische Isolation derjenige der verschiedenen Isolationsmechanismen, der am leichtesten aufhören kann. Das scheint ja zweimal im nördlichen Teil des Verbreitungsgebietes der gelbfüssigen Silbermöwen, und zwar jedes Mal nur an den Meeresküsten, stattgefunden zu haben, nämlich ausser an den finnischen Küsten auch im Bereich der östlichen Murmanküste (DEMENTIEV 1941), wo gelb- und rosafüssige sowie intermediäre Formen nebeneinander vorkommen. Andererseits wissen wir, dass die weiter unten zu besprechende Geschichte der gelbfüssigen Binnenlandbewohner recht alt sein muss, woraus sich die hier noch heute in Erscheinung tretende verhältnismässig zähe ökologische Beharrung erklärt.

Ausbreitungshistorische Hinweise.

Die Geschichte der grossen gelbfüssigen Möwen hat GEYR v. SCHWEPPEBURG (1938) sehr instruktiv geschildert. Nach ihm mag die Stammart *Larus argentatus-fuscus* vor der Eiszeit zirkumpolar verbreitet gewesen sein. Nach Ausbruch der eiszeitlichen Klimaverschlechterung wurden diese Populationen vor dem Eisrand verdrängt. Dann wanderten diese Vögel teils nach Osten zu, wo die Landverbindung »Behringia« mit ihren eisfreien Küsten gelegen war, teils aber nach Süden, wo sie vor dem Südrande der nordischen Eiskappe lebten und wahrscheinlich von den östlichen Populationen gänzlich isoliert waren. Damit wurden sie aber zu Binnenlandbewohnern und passten sich dem Leben auf den Süswasserbiotopen an.

Es ist zu beachten, dass die Wasserfläche des Kaspischen Meeres ein oder mehrere Male während der Eiszeit so hoch war, dass sie weit über die transkaspische Region reichte und das Becken des ebenso gewaltig ausgedehnten Aralsees mit einnahm. Zu gleicher Zeit erstreckte sie sich so weit nach Norden, dass sie den ganzen Unterlauf der Wolga bis Kasan bedeckte (FLINT 1947).

Zeitweise scheint das Kaspische Meer auch mit dem Asowschen und dem Schwarzen Meere durch die Manytschniederung in Verbindung gestanden zu haben. Auch das Schwarze Meer war dann ein See, der durch den Bosphorus in das Mittelmeer abfloss. Als die Wasserfläche des Kaspischen Meers sank, strömten die Gewässer des Aralsees durch das jetzt trockene Usboibett in das Kaspische Meer, das sich seinerseits durch die zu einem Flusse gewordene und heute abgetrocknete Manytschniederung in das Schwarze Meer ergoss.

Das ganze System Aralo-Kaspisches-Schwarzes Meer hat während des Diluviums mehrere solche pluvialen Phasen durchgemacht, die augenscheinlich mit der zweiten, dritten und vierten Vergletscherung Nordeuropas zusammenhängen (FLINT op.c.). Alle diese Tatsachen sowie die, dass auch die anderen Binnenseen Zentralasiens während der Eiszeit solche Expansionen durchgemacht haben oder gar grosse pluviale Seen (z.B. die niederen Teile des Tarimbeckens), die jetzt ausgetrocknet sind, damals bestanden (siehe FLINT op.c.), zeigen, dass auch hier ein ausgedehntes Zentrum der Ausbreitung und Rassendifferenzierung hat liegen müssen. Zudem ist in Betracht zu ziehen, dass sich wahrscheinlich während der dritten (wenn nicht auch der früheren) Vergletscherung vor dem südlichen Eisrand Westsibiriens zwischen Ob und Irtysh ein oder mehrere ausgedehnte Schmelz- und Stauseen analog den fennoskandischen Verhältnissen bildeten, Seen, die durch ein jetzt ausgetrocknetes Bett in den damaligen grossen Aralsee abflossen (FLINT op.c.). Es hat somit in ausgedehnten Teilen Südwestsibiriens und Zentralasiens ein zum Teil mehr oder minder zusammenhängendes Gewässersystem gelegen, in dessen Bereich sich den Silbermöwen sehr verschiedenartige Daseinsbedingungen boten. Diese Vögel waren somit dem Eisrandklima im Norden wie auch dem mehr oder minder steppenhaften Klima im Süden ausgesetzt.

Diese lange andauernde Phase war ja doch, wie oben gesagt, von trockenen, den Interglazialzeiten entsprechenden Interpluvialphasen unterbrochen. Wie FLINT (1947) betont, sind diese Schwankungen vielleicht noch schroffer gewesen als die jetzige Trockenperiode, verglichen mit der letzten grossen Pluvialphase der Würm-Eiszeit. Wahrscheinlich haben die Arealzunahme der Wüsten und das Vermindern oder gar Verschwinden der Seen schon damals dazu geführt, dass sich die Möwen wegen Mangels an geeigneten Nistplätzen längs der grossen Ströme ausbreiteten und sich zum Nisten an deren Unterläufe gewöhnten. Oder sie wanderten weiter und entwickelten sich wieder — wenn nicht schon wegen der engeren Verbindung des Aralo-Kaspischen Sees mit dem Mittelmeer — zu Küstenbewohnern des Mittelmeergebiets. Wie die jetzigen Verhältnisse in Südsibirien zeigen, werden da namentlich die grösseren Steppenseen von den Silbermöwen bevorzugt (siehe z.B. STEGMANN 1934), was erkennen lässt, dass die Möwen beim Austrocknen der Seen schon auswandern, wenn eine gewisse Mindestgrösse des Sees unterschritten wird.

Wie aus den quartärgeologischen Daten zu entnehmen, ist die letzte pluviale Expansion des Kaspischen Meeres sowie des Aralsees vielleicht gleich-

zeitig mit dem letzten Vorstoss des Landeises eingetreten (siehe FLINT 1947). Danach folgen drei kleinere Expansionen (die vielleicht den kleineren Vorstössen des Würmeises mit dazwischenliegenden Interstadialen entsprechen), bis zuletzt ein schroffes Sinken des Wasserspiegels eintritt. Das letzterwähnte Stadium hat eine entscheidende Bewüstung dieser Gegenden bedeuten müssen. Die archäologischen Funde haben (siehe FLINT, op.c.) gezeigt, dass in Turkmenien noch um 8000 v.Chr. eine blühende Kultur geherrscht hat (die Stadt Ashkabad) und Getreidearten angebaut worden sind. Das beweist, dass in jener Zeit, der die Yoldia-Phase der Späteiszeit Fennoskandiens entspricht, sich die Zyklonen noch so südlich bewegten (das Landeis war ja noch nicht verschwunden, sondern Fennoskandien war grösstenteils noch eisbedeckt), dass diese transkaspischen Regionen für Ackerbau günstig waren. Die Austrocknung begann aber zwischen 8000—6000 v.Chr., und bei Beginn des »klimatischen Optimums« (c. 6000 v.Chr.) brach die strenge Trockenzeit ein, die diese Kultur endgültig vernichtete. Auf diese postglaziale Wärmezeit fällt das schroffe Sinken des Wasserstandes der ganzen aralo-kaspischen Region, das sich in der genannten Schrumpfung der Wasserfläche des Kaspischen Meeres widerspiegelt.

Gegen den obengenannten Hintergrund betrachtet, erscheint es ganz offenbar, dass das Entwicklungszentrum der gelbfüssigen Silbermöwen in dem aralo-kaspischen Gebiet zu suchen ist und dass die Ausbreitung und Differenzierung zu geographischen Rassen von dorthier ausging. Die später zu besprechenden taxonomischen Relationen zwischen den gelbfüssigen geographischen Rassen und auch denen, die das gelbfüssige Element als dimorphe Komponente enthalten, weisen unserer Meinung nach auf eine sogar noch grössere Bedeutung dieser Gegenden als Ausbreitungszentrum hin, als bisher vermutet worden ist (siehe später). Einstweilen begnügen wir uns aber damit, nur die Vermutung auszusprechen, dass die Trockenperioden der aralo-kaspischen Region (und der anliegenden Gebiete Südwestasiens) als stossweise wirkender Faktor in der Ausbreitungsdynamik dieser Art gewirkt haben und dass wenigstens die Zeit des »klimatischen Optimums« wegen des Zusammenschrumpfens des ausgedehnten Binnenmeeres sowie der Verminderung oder gar des Verschwindens zahlreicher Binnenseen einen entscheidenden Anstoss zu der Auswanderung der Silbermöwen in verschiedene Richtungen gegeben hat.

Diese Annahme einer südöstlichen Herkunft der gelbfüssigen Silbermöwen Fennoskandiens und des Baltikums ist keineswegs neu.

Im Gegenteil, die Forscher sind immer wieder darauf zurückgekommen, was an sich durchaus verständlich ist. Aber soweit wir wissen, sind die verbreitungshistorischen Gründe dieser Expansionsrichtung nie zuvor näher besprochen worden. Zuletzt hat STRESEMANN (1947, S. 69) diesen Ausbreitungsweg für den wahrscheinlichsten gehalten, wenn er schreibt, dass »der Ostseeraum schliesslich aus dem Binnenlande auch von einer typischen *cachinnans*-Form (*omissus*) erreicht» wurde. Wir sind mit STRESEMANN genau derselben Meinung über den *Ausbreitungsweg* des gelbfüssigen Elements, können aber wohl den wichtigen Zusatz machen, dass das ökologische Verhalten dieses Elements uns anzunehmen berechtigt, dass vielleicht nicht der Ostseeraum primär besiedelt worden war, sondern die grossen Binnenseen Finnlands und Ostkareliens einschliesslich (oder vermittelt der) Ladoga und Onega und auch der zum Nisten geeigneten Moore sowie der Tundraseen des hohen Nordens (Abb. 1).

Unsere bisherigen Auseinandersetzungen beleuchten aber zunächst nur die Frage, woher und wie das gelbfüssige Element unserer und überhaupt der ostfennoskandischen Silbermöwen *ursprünglich* eingewandert ist. Jetzt wissen wir ja doch, dass die gelbfüssigen Silbermöwen während der letzten Jahrzehnte ausser im Binnenlande (sowohl die Besiedler der Binnenseen als die der Moore) auch auf Meeresbiotopen zugenommen haben und dass die *relative* Anzahl dieser Vögel im Bereich des Finnischen Meerbusens auffällig im Wachsen begriffen ist. Obgleich wir es für durchaus möglich halten, dass die gelbfüssigen Silbermöwen hier seit der postglazialen Wärmezeit vorgekommen sind, weist ihre bis in die letzten Jahrzehnte fortgesetzte augenfällige Seltenheit an den Binnenseen, ja ihr Fehlen im Ostseebecken bis zu der Jahrhundertwende darauf hin, dass hier in ihren Verbreitungsverhältnissen vielleicht ein Jahrtausende andauernder Stillstand geherrscht hat. Es muss somit eine neue Ausbreitungsphase eingetreten sein, und es fragt sich nun, wovon diese neue Populationswelle ihren Ursprung herleitet.

Als sich die ersten gelbfüssigen Silbermöwen an der schwedischen Ostküste zeigten, vermutete LÖNNBERG (1921, 1932), dass sie vom Südosten her eingewandert wären. Nachdem sich aber SUSHKIN eingehender mit den Silbermöwen des Weissen Meeres beschäftigt

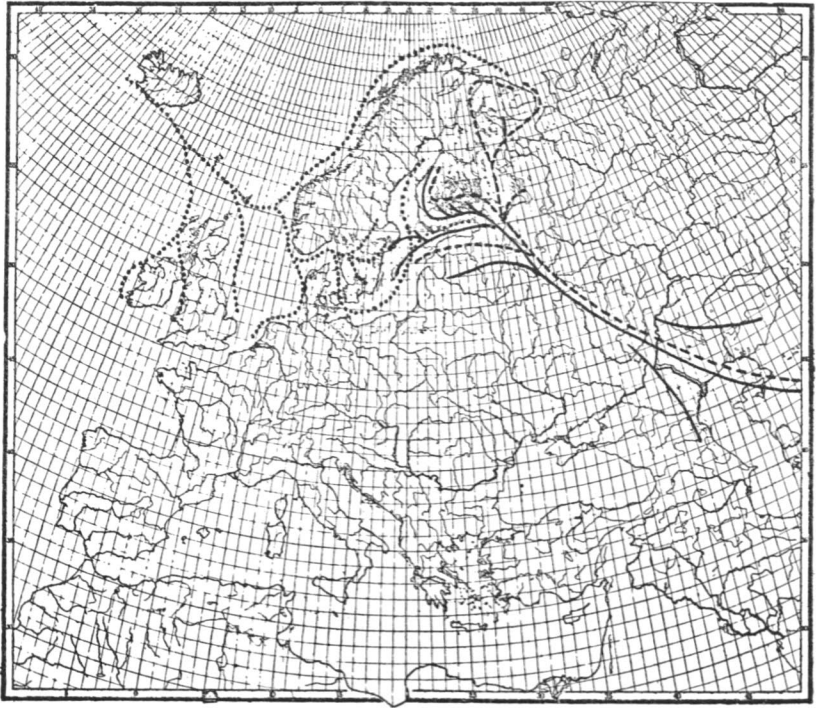


Abb. 1. Herkunft der nordwesteuropäischen Silbermöwensippen.
 Gruppe *argentatus*; — — — Gruppe *cachinnans*, erste Ausbreitungswelle;
 — — — letzte Ausbreitungswelle von *cachinnans*.

und dabei hatte konstatieren können, dass diese sowie auch die an der Halbinsel Kola und der Murmanküste nistenden Vögel (obgleich nicht alle) gelbfüßig sind, kam er zu der Annahme, dass die an Finnischen Meerbusen und an den Ostküsten Schwedens vorkommenden Gelbfüßer vom Weissen Meer her eingewandert seien. HORTLING (1930, 1929/31, 1937) hat dieser Annahme zugestimmt und zudem ausdrücklich betont, dass alle gelbfüßigen Silbermöwen unseres Landes, d.i. auch diejenigen, die das Binnenland besiedelt haben, von Nordosten gekommen sind.

Gegen diese Auffassung können zwei wichtige Einwände erhoben werden. Erstens müssen wir es für unzweifelhaft halten, dass eine Expansion eine starke Populationszunahme im Bereich des Ausbrei-

tungszentrums voraussetzt, soweit die Existenzbedingungen im übrigen nicht so nachteilig geworden sind, dass die ganze Population sich zurückzuziehen gezwungen gewesen wäre. Dann ist aber zu erwarten, dass diese Expansion gerade in den nächstgelegenen Gegenden am stärksten hervorgetreten wäre, was nicht der Fall gewesen ist. Wie schon LÖNNBERG (1932, 1933) betonte, erwiesen sich alle Silbermöwen der Eismeerküste in Petsamo rosafüßig und wurde dort während der Brutzeit kein einziges Individuum mit gelben Füßen angetroffen. Die obengenannten späteren Observationen OTTOWS (1948) bestätigen durchaus die Sachlage. Zweitens ist hervorzuheben, dass es sich bei den Populationen des Weissen Meeres um Küstenbewohner handelt, und doch sind die gelbfüßigen Kolonisten des Petsamo-Gebiets ausgeprägte Binnenlandbewohner, die an den Tundraseen nisten. Somit sieht man nicht die Spur einer Expansion im Bereich des Weissen Meeres zu gleicher Zeit, als sich die gelbfüßigen Silbermöwen in den südlichen Teilen Fennoskandiens rasch vermehren.

An sich stellt die gelbfüßige Population des Weissen Meeres ein schwieriges Problem dar, um so mehr, als die Gelbfüßer des Finnischen Meerbusens anscheinend eine recht späte Erscheinung vertreten. Mir scheint, dass hierin ein Problem steckt, das nur auf Grund der Differenz in der Ausbreitungsgeschwindigkeit oder Ökologie beider (der rosa- und gelbfüßigen) Komponenten erklärt werden kann.

Die Tatsache, dass die Silbermöwen des Weissen Meeres gelbfüßig sind und dass rosafüßige Möwen längs den Küsten der Halbinsel Kola erst an der Murmanküste auftreten, weist darauf hin, dass die gelbfüßigen Möwen diese Gegenden des östlichen Fennoskandiens schon damals besiedelt haben, als die rosafüßigen Vertreter der Art sich noch nicht vom Westen her ausgebreitet hatten. Oder die letzteren hatten die Eismeerküste besiedelt, konnten aber aus dieser oder jener Ursache nicht weiter östlich und in das Becken des Weissen Meeres eindringen. Auffallenderweise scheint die Grenze zwischen den rosa- und den gelbfüßigen Silbermöwen im östlichen Teil der Murmanküste zu liegen (Abb. 1), wo jetzt eine Mischpopulation (mit zitronengelben, blassgelben und rosafarbenen Füßen, siehe DEMENTIEV 1941) auf den Siebeninseln vorkommt. Und doch gilt

dies nur für die Küstenbewohner, während die Gelbfüßer viel weiter westlich an den Tundraseen des Binnenlandes nisten. Wenn wir zudem in Betracht ziehen, dass die genannte Grenze (d.h. die Nistplätze der Mischpopulation) ungefähr in derjenigen Gegend liegt, wo die Westgrenze des Drifteises im Vorsommer verläuft (siehe EKMAN 1922: Karte S. 441), liegt die Vermutung nahe, dass die fragliche Grenze teils verbreitungshistorisch, teils aber klimatisch bedingt sei. Es ist hervorzuheben, dass die vom Westen her eingedrungenen rosafüssigen Kolonisten dem atlantischen Klima ausgesetzt waren, während das gelbfüssige Element sich dem weit kontinentaleren Klima Osteuropas angepasst hatte. Jedenfalls liegt die Westgrenze der osteuropäischen Binnenlandbewohner ungefähr längs der Linie gleicher Jahresschwankung der Temperatur um 25°C. Sowohl im Süden als im hohen Norden ist die Übereinstimmung ziemlich genau, und nur im Ostseebereich haben die gelbfüssigen Möwen sich weiter westlich verbreitet. Aber sie sind hier entweder Neusiedler der letzten Jahrzehnte oder Bewohner der südfinnischen Hochmoore, die mikroklimatisch betrachtet kontinentalere Wohnorte vertreten als die Meeresbiotope mit ihren mässigeren und langsameren Temperaturschwankungen.

Doch scheint es nicht unmöglich, dass die gelbfüssigen Silbermöwen nach der ersten Expansion während des »klimatischen Optimums« auch das Ostseebecken besiedelten, nachher aber gezwungen waren, den westlichen Silbermöwen aus dem Wege zu gehen. Es ist zu beachten, dass die klimatischen Verhältnisse Europas nach dem »klimatischen Optimum« sich in der Weise gestalteten, dass eine entgegengesetzte Richtung in der Verschiebung der Trockenzone begann. Diese subatlantische Phase bedeutete aber das Feuchterwerden des Klimas sowohl im Mittelmeer- als in den anschliessenden Steppengebieten, was sich sehr ausdrucksvoll in der Kulturgeschichte der Mittelmeerländer (griechische, römische und kartagenische Kulturen) und im allgemeinen Ansteigen des Wasserstandes in der aralo-kaspischen Region widerspiegelt (FLINT 1947). Das Austrocknen oder die Verminderung dortiger Seen war somit weniger intensiv oder gar stagnierend, weswegen die Silbermöwen nicht mehr gezwungen waren, andere Gegenden aufzusuchen.

Das bedeutete aber, dass der Zuzug dieser Vögel im Ostseebereich aufhörte und dass die vom Westen her eindringenden rosafüssigen Möwen als mehr atlantisches Element die Oberhand gewannen, wenn nicht geradezu als Pioniere die bisher leeren Biotope besiedelten. Vielleicht würde sich niemals einwandfrei entscheiden lassen, welcher der beiden Typen zuerst das Ostseebecken besiedelt hat, wenn nicht der schon genannte Umstand, dass die Füße der sonst weissfüssigen Silbermöwen ins Gelbe stossen, darauf hinwies, dass die fragliche Eigenschaft der hier vor der Jahrhundertwende brütenden Population ein Überbleibsel der Kennzeichen der von den westlichen Ankömmlingen assimilierten alten Silbermöwen verträte.

Wie aus dem Obigen hervorgeht, scheint die postglaziale Ausbreitungsgeschichte der gelbfüssigen Silbermöwen weitgehend der der anspruchsvollen Wasservögel analog zu sein. Wie KALELA (1946) nachgewiesen hat, haben die letztgenannten während der atlantischen Wärmezeit sich nordwestlich ausgebreitet, was als Folge der in ihrem Hauptverbreitungsgebiet gleichzeitig ausgebrochenen Dürrezeit eintrat. Es ist besonders zu beachten, dass sie sich doch nachher haben zurückziehen müssen, als die Temperaturlage Nordeuropas, wie schon gesagt, seit dem Subboreal eine starke Depression aufwies. Aber KALELA (op.c., S. 71) betont ausdrücklich, »es ist kaum zu vermuten, dass alle betr. Arten etwa aus dem Bereich der Ostsee damals verschwunden wären«, und das gilt zweifellos und besonders für die gelbfüssigen Silbermöwen. Die Silbermöwe stellt ja einen ganz anderen ökologischen Typ dar als die anspruchsvollen Wasservögel der seichten eutrophen Seen, die von den Silbermöwen geradezu vermieden werden (siehe oben S. 15 über die Verhältnisse in Westsibirien), und ausserdem vertritt sie ein in Steppengegenden fremdes Element, das sich sekundär auf sie ausgebreitet hat. Somit sind die gelbfüssigen Silbermöwen kaum nach Süden zurückgewandert, obgleich sie sich vielleicht von den an das atlantische Klima besser angepassten rosafüssigen Möwen aus den Meeresbiotopen zurückzogen. Danach setzte ein langer Stillstand in der Ausbreitung ein, der anscheinend bis zur Gegenwart andauerte, um sich schliesslich aufs neue in ein nordwestlich gerichtetes Vordringen zu wandeln. Dies scheint, wie gesagt, nach der Jahrhundertwende begonnen, aber

allem Anschein nach während der letzten zwei Jahrzehnte, ja vielleicht sogar während der letzten Jahre (wie die Verhältnisse z.B. am Vanaja- sowie Saimaa-See zeigen, siehe oben) an Intensität merklich zugenommen zu haben (Abb. 1).

Jetzt stossen wir wieder auf eine Analogie mit denjenigen Verhältnissen, die die Ausbreitungsgeschichte der anspruchsvollen Wasservögel während der letzten Jahrzehnte charakterisieren. Wie besonders KALELA (1940, 1946, 1949) betont hat, ist die Ursache der nordwärts gerichteten Expansion dieser Vögel in denjenigen Verhältnissen zu suchen, die sich im Zusammenhang mit der rezenten Klimaveränderung in ihren Hauptverbreitungsgebieten gestalteten. Das Austrocknen dieser Gebiete, der Steppen Südwestasiens, ist heute eine erwiesene Tatsache. Wir brauchen in diesem Zusammenhang die jetzt allgemein bekannten klimatologischen Ursachen der neuzeitlichen Temperatur- und Feuchtigkeitsentwicklung Europas und Südwestasiens nicht näher zu besprechen. Nur einige Bemerkungen über den Verlauf dieser Expansionen im Verhältnis zu den Zeitpunkten des Auftretens der gelbfüssigen Silbermöwen sind hier am Platze.

Die schroffe Verstärkung in der allmählichen Wandlung des Klimas setzte, wie bekannt, nach der Mitte des vorigen Jahrhunderts ein. Von diesem Zeitpunkt an haben auch die anspruchsvollen Wasservögel Expansionen nach Nordwesten hin in ansteigerndem Masse durchgeführt. In den 1920er Jahren begann aber eine neue Phase, die ihren Grund darin hat, dass die Hochdruckgürtel der Rossbreiten sich polwärts verlagerten, wodurch die Austrocknung im Gebiet dieser Breitengrade sehr intensiv wurde und das austrocknende Gebiet sich ausserdem polwärts ausdehnte. Es ist auffallend und ebenfalls ganz symptomatisch, dass die ersten gelbfüssigen Silbermöwen schon im ostschwedischen Schärengbiet gerade zu jener Zeit gefunden wurden, dass diese Vögel die Moore Lettlands vielleicht erst damals besiedelten und dass man über das Auftreten gelbfüssiger Silbermöwen im Bereich des Seensystems Vuoksi eben in den 1920er und 1930er Jahren mehr zu wissen begann. Es scheint mir nur natürlich, dass die gelbfüssigen Silbermöwen nicht früher oder zu gleicher Zeit wie die ersten Wasservögel hierher auswander-

ten. Die letzteren besiedeln ja besonders die kleineren Seen, die zudem zu den seichtesten Gewässern der fraglichen Gebiete gehören und darum auch diejenigen sind, die zuvörderst so weit austrocknen, dass die Vögel gezwungen sind, andere Gegenden aufzusuchen. Als die Austrocknung aber während der 1920er und 1930er Jahre noch intensiver, d.h. die jährlichen Schwankungen des Wasserspiegelstandes immer grösser und die Trockenzeiten immer allgemeiner und anhaltender wurden, kamen die grösseren Seen schliesslich an die Reihe und wurde ihre für die Silbermöwen noch günstige Mindestgrösse unterschritten.

Wie wir jetzt aber wissen, haben die gelbfüssigen Silbermöwen sich auch während der allerletzten Jahrzehnte und sogar der letzten Jahre hier vermehrt. Um auch diese Zunahme sowohl im Binnenland als am Finnischen Meerbusen, besonders auf Åland, als eine auf die Austrocknung der Steppengebiete zurückzuführende Expansion zu erklären, müssten wir erstens erweisen können, dass auch unter der Wasserornis während der letzten Jahre entsprechende Expansionen sich abgespielt haben. Das ist nun tatsächlich der Fall, wie z.B. die interessanten zusammenstellenden Aufsätze LUNDEVALLS (1953 a,b) sehr deutlich zeigen (über die in den 1940er Jahren vor sich gegangenen Expansionen bzw. Invasionen siehe auch KALELA 1946, 1949). Folgende Fälle sind besonders zu erwähnen:

Cygnus olor. — In Dänemark waren i.J. 1925 nur 3—4 nistende Paare bekannt, i.J. 1950 aber ca. 400 Paare meistens in östlichen Teilen des Landes.

Anas strepera. — Invasion nach Schweden 1943.

Netta rufina. — Brüten in Dänemark 1941—1942 und in Holland 1942 konstatiert. Eine Schar von etwa 70 Vögeln in Dänemark 1.V.1948. Jetzt regulär in Dänemark.

Aythya nyroca. — An der Westküste von Skåne 20.IX.1951; 15 Vögel in Dänemark, Praestø 4.X.1951.

Podiceps caspicus. — In Ostschweden bei Norrköping i.J. 1950 brütend gefunden. Die deutlichsten Anzeichen einer grösseren Invasion liegen ausser aus dem Jahre 1919 auch aus d.J. 1952 vor.

Auch die diesbezügliche Wasserornis Finnlands zeigt die allgemeine Tendenz, sich weitgehend zu vermehren. Man beachte nur Arten wie *Larus ridibundus*, *L. minutus*, *Rallus aquaticus* und *Fulica*

atra, die noch in den 1950er Jahren stark zugenommen haben und unter denen besonders *L. minutus* nach der Terminologie KALELAS (1946) den Invasionstypus vertritt. Die anderen sind zwar Arten, deren Ausbreitung hauptsächlich von Süden nach Norden stattfindet, wenngleich die Möglichkeit, dass auch eine an sich schwerlich nachzuweisende invasionsartige Ausbreitung vom Südosten her vor sich gegangen wäre, keineswegs gänzlich ausgeschaltet werden kann. Man beachte auch die heutigen, in ihrer Intensität stark gesteigerten, in einigen Fällen geradezu invasionsartigen westlich und nordwestlich gerichteten Einwanderungen solcher Arten, die zunächst dem Steppenelement der südöstlichen Avifauna angehörig sind: *Himantopus himantopus*, *Recurvirostra avosetta*, *Limosa limosa*, *Sterna sandvicensis*, *S. albifrons* (siehe z.B. LUNDEVALL 1953 a—c). Allem Anschein nach ist auch die starke Zunahme von *Hydroprogne tschegrava* zu dieser Kategorie zu rechnen. Andererseits ist zu beachten, dass die durchschnittlich erhöhte Sommerwärme auch ihre Wirkung auf die Ausbreitung dieser Arten ausgeübt hat.

Zweitens muss erwiesen werden können, dass sich die Austrocknung der Steppengebiete und der aralo-kaspischen Region überhaupt fortgesetzt hat und weiter fortsetzt und bestenfalls noch intensiver geworden ist. Wie aus KALELA (1940) zu entnehmen, ist dort die Arealzunahme der Wüste, die Verminderung mancher Seen und das Verschwinden des Waldes während der 1920er und 1930er Jahre besonders intensiv gewesen. Wegen der nordwärts gerichteten Verschiebung der Trockenzone ist das mitteleuropäische Klima durch mehrere ausgesprochene Trockenjahre charakterisiert gewesen. KALELA (1940) erwähnt folgende Trockenjahre aus Mitteleuropa: 1904, 1915, 1918, 1919, 1929 und 1930. Nachher sind sehr warme und z.T. erheblich trockene Sommer i.J. 1934, 1938, 1942, 1943, 1944 und 1947 vorgekommen (HAMM 1951). Nach meteorologischen Daten waren zwischen 1934 und 1950 elf Jahresmittel wärmer und nur vier kälter als normal, die übrigen normal (HAMM op.c.).

Alle diese Erscheinungen zeigen, dass das Klima Europas fortwährend im Begriff ist, wärmer und auch trockener zu werden. Dann ist auch zu erwarten, dass sich die Austrocknung in Südosteuropa und Südwestasien entsprechenderweise fortsetzt und zwangs-

läufig auch an Intensität zunimmt. Die Verhältnisse am Kaspischen Meer scheinen unsere Erwartungen in hohem Masse zu bestätigen. Wenn wir in Betracht ziehen, dass der Wasserstand dieses grossen Binnenmeers seit 1939 über 2 Meter gesunken ist, verstehen wir — ungeachtet dessen, dass der Wasserstand hier wegen der grossen Ströme nicht einzig auf lokalen Verhältnissen beruhen kann —, dass die Klimaentwicklung heutzutage fortwährend sehr rasch auf eine ausgesprochene Trockenperiode zu führt und dass die an Intensität zunehmende Bewüstung jener Gegenden eine Tatsache ist. Die grosszügigen Pläne der Russen, den Lauf der grossen sibirischen Ströme in das Kaspische Meer zu leiten, um dadurch die Entwässerung dieser Gegenden zu verhindern, sind an sich ein Zeugnis dafür, welche Probleme die heutige Klimaentwicklung mit sich bringt. Es ist ohne weiteres klar, dass die Lage des Grundwasserstandes allmählich ungewöhnlich niedrig geworden ist, was auch die Vögel grösserer Seen immer mehr zwingt, andere Gegenden aufzusuchen.

Über die Reaktionen der südöstlichen Populationen der Silbermöwe auf die Trockenperioden ist jedoch nichts Exaktes bekannt. Eine sehr interessante Beobachtungsserie stammt aber aus dem nördlichen Kleinasien. Nach den Beobachtungen von OGILVIE (1954) war die Art i. d. Jahren 1946 - 1948 »always common, often very common, and mass movements for no obvious reason were quite frequent» (loc.c., S. 85; Kursivierung von mir). Es mag nicht unmöglich sein, dass diese Massenbewegungen eine Folge der ungewöhnlich st arken oder lang andauernden Dürre wären.

Taxonomische Hinweise.

Die Fussfarbe als taxonomisches Merkmal. Die der Fussfärbung von einzelnen Forschern beigemessene taxonomische Bedeutung ist — wie bekannt — ziemlich schwankend gewesen. Man hat sie z.B. für eine zu artlicher Trennung berechtigende Eigenschaft gehalten, während andererseits einige Forscher in ihr nur eine individuelle

Variation erblicken. Als Artmerkmal verlor sie vor allem an Bedeutung, als sich einige Populationen der Silbermöwe hinsichtlich der Fussfarbe als dimorph erwiesen. So verhält es sich ausser in Ostsibirien (*taimyrensis*, *birulae*) und der Mongolei (*mongolicus*) auch bei den »östlichen Populationen der Rasse *argentatus*«, d.h. in denjenigen Gegenden, denen unser Hauptinteresse gilt.

Besonders ist zu erwähnen, dass es gerade die Populationen des Ostseegebiets sind, die die Bedenklichkeit der Fussfarbe als Rassenmerkmal erweckten. LÖNNBERG (1933) war der erste, der diesen Gedanken geäussert und auch physiologisch motiviert hat. Nach ihm stelle die Fussfarbe nur eine individuelle Variation dar, die auf den Gehalt an gelbem Lipochrom beruhe, und somit seien nur diejenigen Individuen gelbfüssig, deren Füsse diese Substanz in genügendem Masse enthalten. Besonders interessant ist seine Annahme, dass die Fussfarbe saisonmässig in der Weise variere, dass die Füsse während der Brutzeit gelb wären, im Herbst und Winter aber blasser oder gar rosafarbig würden. Weil die Nahrung dieser Vögel reichlich Karotin enthalte, sei nur eine Stimulanz vonnöten, die die Auflagerung des gelben Pigments verursache. Diese Stimulanz, die beim Herannahen der Brutzeit der in ihrem physiologischen Zustand sich verändernden Vögel ihre Wirkung ausübe, sei nach ihm sexueller Natur. Weil die Auflagerung des gelben Pigments in der Stärke individuell variere, könnten die Populationen bezüglich der Fussfarbe dimorph sein und auch in \pm intermediären Formen auftreten.¹

Es gibt aber Populationen, die niemals gelbfüssig sind und anderseits solche, die immer nur gelbfüssige Individuen enthalten. Auch LÖNNBERG (op.c.) war seinerzeit gezwungen zuzugeben, dass die gelbe Farbe »in gewissen Gegenden vielleicht häufiger als in anderen vorkommt« und wiederum dass »es möglich zu sein scheint, dass an gewissen Lokalitäten eine grössere oder kleinere Menge von Silbermöwen die \pm gelbe Farbe während der Brutzeit erwirbt und

¹ In diesem Zusammenhang verdient erwähnt zu werden, dass diese saisonmässige Variation der Fussfarbe auch bei *Larus fuscus* (näher *L. f. graellsii*) konstatiert worden ist (BARNES 1953). Zudem variiert die Intensität der gelben Farbe bei ihm während der Brutzeit beträchtlich.

dass die Füße im Spätjahr wieder fahl werden» (loc.c. S. 48, 50, Orig. englisch). Wir können nun mit HORTLING (1937) fragen, warum die Silbermöwen an den Küsten des Petsamogebiets auch während der Brutzeit rosafüßig sind, und andererseits, warum gelbfüßige Möwen an unseren Küsten und an der Ostküste Schwedens — und dort dann sogar häufiger als gewöhnlich — auch im Winter vorkommen. LÖNNBERG (1933) stellt die Vermutung dar, dass bei den Vögeln des Weissen Meeres »die Farbe der Füße noch nicht permanenter Natur geworden ist» und das es möglich sei, dass ein solches Merkmal, das ursprünglich nur während der Brutzeit vorkommt, permanent werden kann. So verhält es sich z.B. bei der Rasse *cachinnans* des aralo-kaspischen Gebiets.

Die Auseinandersetzungen von LÖNNBERG zeigen recht deutlich, dass die Differenz in der Fussfarbe nicht qualitativer, sondern quantitativer Natur ist. Das ist aber der Fall bei den meisten geographisch variierenden Merkmalen, und die quantitative Variation ist ja ein Charakterzug der geographischen Variation. Obwohl die Fussfarbe individuell variieren kann (was nach LÖNNBERG z.B. darin zum Vorschein kommt, dass die Weibchen im allgemeinen blässere Füße haben als die Hähne, da sie die karotinhaltigen Substanzen zur Bildung des Eigelbs benutzen), ist es doch eine Tatsache, dass die *durchschnittliche* Disposition in irgendeiner Richtung zwischen den einzelnen Populationen sehr verschieden ist, ja gerade ein Entweder-Oder-Verhältnis darstellt. Diese unleugbare örtliche Variation kann aber nicht von äusseren Verhältnissen (wie Nahrung, Aufenthaltsort, Klima usw.), sondern nur genetisch bedingt sein. Es gibt Populationen, die an den Meeresküsten brüten, die aber einesteils rein gelbfüßig (*antelius*, »*omissus*» des Weissen Meeres und die Mittelmeerpopulationen), andernteils dagegen nur rosafüßig (z.B. norwegische Küsten, die Küsten Nordostsibiriens und Nordamerikas) sind. Es gibt Populationen der Süßwasserbiotope, die nur gelbfüßige Möwen enthalten (Tundra-seen des Petsamogebiets, die Seen Finnlands und Zentralasiens), anderswo aber solche, die rosafüßig sind (die schwedischen Binnen-seen, die Seen Nordamerikas). Obgleich die rosafüßigen Populationen hauptsächlich in den nördlicheren Gegenden der nördl.

Halbkugel brüten, treten rein gelbfüssige Populationen sowohl im Norden als im Süden teils auf Binnenland-, teils auf Meeresbiotopen auf.

Die genetische Bedingtheit der Fussfärbung muss somit schon aus den genannten Gründen für evident gehalten werden. Wir haben aber noch konkretere Erfahrung über die Erbllichkeit der Fussfarbe in Gestalt eines Experiments, das die Natur selbst vor unseren Augen eingerichtet hat. Wie bekannt, bilden *L. argentatus* und *L. fuscus* unter besonderen Umständen Bastarde. So verhält es sich z.B. auf der Insel Vlieland an der Nordküste Hollands, wo *L. argentatus argenteus* und *L. fuscus graellsii* brüten. VOOUS (1946) hat mit Hilfe von Individuen aus dieser Kolonie und deren im Zoo gezüchteten Abkömmlingen erweisen können, dass die Fussfarbe genetisch bedingt ist und dass sich die Eigenschaft »rosafüssig« dominant über »gelbfüssig« verhält. Wie wir jetzt wissen, ist die Art *fuscus* für das Endglied einer Entwicklungsreihe innerhalb des Artenkreises *L. argentatus(-cachinnans)-fuscus* zu halten. Sie hat somit die gelbe Fussfarbe ihrer Stammformen erhalten (ganz ungeachtet dessen, dass die Farbe an sich auch eine individuelle Variation aufweist), was wiederum darauf hinweist, dass diese Eigenschaft auch bei *L. argentatus* genetisch bedingt sein muss.

In seinem ausgezeichneten Aufsatz hat STRESEMANN (1947) darauf hingewiesen, dass die Grenzziehung zwischen den »Arten« *argentatus* und *cachinnans* besondere Schwierigkeiten dadurch bietet, dass drei sonst gut unterscheidbare Unterarten (*birulae*, *taimyrensis* und *mongolicus*) bezüglich der Fussfarbe dimorph sind und dass es auch an der Murmanküste »typische *argentatus*-Populationen« gibt, die auch dimorph sind. Darum könnte die Fussfärbung als Unterscheidungsmerkmal in diesem Falle schlecht benutzt werden. Soweit ich aber die Sachlage beurteilen kann, dürfte man vielleicht nicht einen so skeptischen Standpunkt einnehmen. Vielmehr bin ich geneigt, in diesen dimorphen Populationen ein wichtiges Hilfsmittel zur Abgrenzung zwischen den Gruppen *cachinnans* und *argentatus* zu sehen.

Wir haben oben angenommen, dass die gelbfüssigen Silbermöwen Fennoskandiens wenigstens ursprünglich aus jenen Gegenden, wo

jetzt *cachinnans* brütet, eingewandert sind und dass überhaupt die aralo-kaspische Region sowie die anliegenden Gebiete Südwestasiens das Ausbreitungszentrum des gelbfüssigen Binnenlandelements gebildet haben. In derselben Weise, wie eine Grenze in Form einer dimorphen Population zwischen den rosa- und gelbfüssigen Möwen sich an der Murmanküste und (doch vielleicht später) am Finnischen Meerbusen gebildet hat, bezeichnen die anderen dimorphen Populationen solche Gebiete, wo die gelbfüssigen Möwen bei ihrer Ausbreitung nach Osten bzw. Norden (oder Nordosten) auf die rosafüssigen Sippen stiessen.

Das ist der Fall zunächst im Kreise der Rasse *mongolicus*. Nach STEGMANN (1934) scheint *mongolicus* meistens fleischfarbige Füsse zu haben, am Baikal aber ist die Rasse immer gelbfüssig. STRESEMANN (1947) nimmt seinerseits an, dass bei *mongolicus* gelbfüssige Individuen überwiegen. Worauf er seine Annahme gegründet hat, weiss ich nicht. Doch ist die Angabe von DEMENTIEV (1951), der zuerst die Fleischfarbe erwähnt, vielleicht so zu verstehen, dass die rosafarbenen überwiegen. Da aber die Vögel am Baikalsee alle gelbfüssig sind, so ergibt sich ein ziemlich buntes Bild, das um so erstaunlicher ist, als alle der Rasse *mongolicus* nahestehenden Populationen der anderen Rassen gelbfüssig sind und eine weite Verbreitungslücke sie von den rosafüssigen Populationen Nordostsibiriens trennt. Es ist aber in Betracht zu ziehen, dass diese Vögel im Winter nach Nordchina (DEMENTIEV 1951, nach anderen Autoren, z.B. PETERS 1934, auch an die Küsten Indochinas) ziehen und dass das Verbreitungsareal dieser Rasse nach Osten hin bis zum Kerulen und Dalai-nor, die in den Amur fließen, reicht. Es scheint somit auch heute noch eine mehr oder minder deutliche verbreitungshistorische Verbindung mit denjenigen Gebieten zu bestehen, die von den rosafüssigen Möwen der ehemaligen Behringia-Küsten bewohnt worden sind und die auch heute noch von diesen (*vegae*) während der Winterzeit besucht werden. Nun können wir natürlich mit GEYR (1938) theoretisch fragen, ob nicht *mongolicus* sich die weisse Fussfarbe selbständig als homologe Mutation erworben habe und somit keine genetische Verbindung zwischen ihr und anderen rosafüssigen Möwen an sich bestehe. Das ist nicht unmöglich,

aber andere, schwerwiegendere Gründe (siehe unten) sprechen zugunsten der Annahme, dass das gelbfüssige Element dieser Rasse vom Westen her eingewandert, das rosafüssige aber östlichen Ursprungs ist.

Das andere Grenzgebiet zwischen den rein gelbfüssigen und rein rosafüssigen Möwen liegt im hohen Norden, wo die östlichen Populationen der Rasse *taimyrensis* und die westlichen Populationen von *vegae* (= *birulae*+*vegae*)¹ diesbezüglich dimorph sind. Wie aus STEGMANN'S (1934) Untersuchung zu entnehmen, scheint die Grenze der dimorphen Population der Rasse *taimyrensis* gegen die rein gelben im Westen verhältnismässig schroff zu sein, während innerhalb des Areals von *vegae* gelbfüssige Individuen mehr zerstreut unter der sonst rosafüssigen Population weiter nach Osten ausgreifen. Das mag erweisen, dass diese Gegenden der Taimyr-Halbinsel zuerst vom Süden her von gelbfüssigen Möwen besiedelt wurden und dass diese Vögel längs der Eismeerküste ausser nach Westen (wo sie bis Kanin gelangten) auch nach Osten sich ausbreiteten. Damit stiessen sie aber auf die von Osten kommende *vegae*, die sich vielleicht aber später weiter westlich auf Kosten der erstgenannten ausbreitete, demzufolge gelbfüssige Möwen noch jetzt als Überreste der von *vegae* assimilierten gelbfüssigen Population auftreten.

Körpergrösse. Bisher haben wir unsere Auseinandersetzungen nur auf zwei Merkmale, ein morphologisches (Fussfarbe) und ein ökologisches (Biotopwahl), gegründet. Wenn wir aber noch eine dritte Eigenschaft, die Körpergrösse, und ihre geographische Variation in Betracht ziehen, ergibt sich ein interessantes Bild. Dank dem vor kurzem erschienenen Werk von DEMENTIEV (1951) sind wir jetzt imstande, mehr exakte Werte über die Masse der asiatischen Rassen dieser Art anzuwenden. Die Flügelmasse der einzelnen Rassen sind nach DEMENTIEV (op.c.) (ergänzt durch Daten anderer Autoren für ausserrussische Rassen) wie folgt:

¹ Die Rasse *birulae* wird von DEMENTIEV (1951) nicht mehr anerkannt, sondern für *vegae* gehalten.

Rasse	Autor		♂	♀	n
	(D = DEMENTIEV)				
<i>mongolicus</i>	D		425-452 (448,1)	427-457 (440,2)	15+ 4
<i>cachinnans</i> ¹	»		437-482 (449,3)	418-460 (432,2)	29+22
<i>taimyrensis</i>	»		410-462 (437,1)	410-445 (427,5)	11+12
<i>antelius</i> ²	»		435-465 (450,0)	410-455 (434,5)	28+20
<i>michahellesi</i>	KRONEISL 1952		427-466	417-437	9+ 6
<i>atlantis</i>	VOISØE 1951		440	410-420	3+ 3
<i>britannicus</i>	WITHERBY 1949		410-435	385-405	12+ ?
<i>vegae</i> ³	D		420-485 (455,7)	418-460 (436,3)	50+45
<i>smithsonianus</i>	versch. Aut.		kleiner als <i>vegae</i>	grösser als <i>argenteus</i>	
<i>argenteus</i>	GOETHE 1937		420-445 (434,0)	400-430 (414,9)	12+10
<i>omissus</i> »	D		400-470 (443,4)	400-455 (423,4)	32+19

Wie aus der Tabelle zu ersehen, sind die Rassen *cachinnans* und *mongolicus* unter den südlichen Unterarten der Silbermöwe am grössten. Bei *cachinnans* werden die grössten Flügelmasse in beiden Geschlechtern erreicht. In *mongolicus* scheint der Mittelwert beim Weibchen etwas grösser zu sein, aber die Zahl gründet sich nur auf 4 Exemplare. Nach Norden hin (*taimyrensis*) werden die Masse deutlich kleiner, und dasselbe gilt auch, und besonders, für die westlichen Rassen (*michahellesi*, *atlantis* und *britannicus*), die sukzessiv kleiner werden. Es scheint mir, dass hier einer der freilich bei wenigen Arten bekannten Fälle vorliegt, wo die verschiedenen Formen nach der Ausbreitungsrichtung hin kleiner werden und somit teils auch gegen die Bergmannsche Regel sich entwickelt haben. Eine Ausnahme scheint hier zwar die *antelius* zu bilden, aber auch bei ihr sind die westlichen Vertreter bedeutend kleiner als die östlichen (STEGMANN 1934).

Das andere Ausbreitungszentrum in Nordostasien ist auch durch grosse Flügelmasse (*vegae*) gekennzeichnet. Von da aus folgt eine sukzessive Verkleinerung der Flügellänge nach Osten und somit wieder nach der Ausbreitungsrichtung hin (*smithsonianus*, *argenteus*), bis schliesslich eine entgegengesetzte Richtung einfällt. Das gilt für

¹ = *cachinnans* + *ponticus*

² = *heuglini*

³ = *vegae* + *birulae*

die Rasse *argentatus* (= »*omissus*« s.lat. einiger Autoren u.a. DEMENTIEV, siehe später), die in unsere Tabelle aufgenommen worden ist. Die erstaunlich hohen Werte der Flügellänge der letztgenannten Form sind meines Erachtens nur so zu verstehen, dass diese Populationen herkunftsmässig nicht einheitlich sind. Die Werte von DEMENTIEV (1951) gründen sich ja auf ein Material, das teils rosaflüssige (Murmanküste, baltische Region), teils (wenn nicht grösstenteils) aber gelbfüssige (Weisses Meer, vielleicht auch Ladogasee) Möwen enthält. Auch der Umstand, dass die Variationsbreite so gross ist, ja in beiden Geschlechtern grösser als in irgendeiner der anderen Rassen, spricht zugunsten unserer Annahme einer anderweitigen, d.h. südöstlichen Herkunft des gelbfüssigen Elements dieser Gegenden.

Wir sind somit den Anschauungen STRESEMANN'S (1947) darin beigetreten, dass wir die aralo-kaspische Region für den Ausbreitungsherd der gelbfüssigen Silbermöwen Nordwesteuropas halten. Während aber nach STRESEMANN die Rasse *cachinnans* (und auch die anderen Binnenlandpopulationen der *cachinnans*-Gruppe) von den nördlichen *taimyrensis* und *birulae* und somit auch von *vegae* (in deren Areal DEMENTIEV (1951) vor kurzem die Rasse *birulae* aufgenommen hat) abzuleiten ist, sind wir der Ansicht, dass der Rasse *cachinnans* eine mehr zentrale Lage zukommt und dass die Ausbreitung und Entwicklung der Rassen von den *cachinnans*-Ahnen aus teils in westlicher, teils aber auch in östlicher und nördlicher Richtung bis *mongolicus* und *taimyrensis* fortgeschritten ist. Wir ziehen somit die Grenze zwischen den zwei Ausbreitungswellen zwischen den Rassen *taimyrensis* und *birulae* (= *vegae*) im Norden und zwischen *mongolicus* und *vegae* im Osten und nicht zwischen *vegae* und *smithsonianus*, wie STRESEMANN — wenn auch der teilweise künstlichen Natur dieser Grenzziehung bewusst — es getan hat (Abb. 2).

Andere Merkmale. Ausser geographischen Variationen der Fussfarbe und der Flügellänge sprechen auch andere Tatsachen für unsere Grenzziehung. Das sind auch die von STRESEMANN erwähnten Merkmale wie die Kopffärbung des Ruhekleides, das Jugendkleid und die Mantelfärbung. Angesichts der zwei erstgenannten Eigen-



Abb. 2. Verbreitungszentren und Ausbreitungswege der *argentatus*- und *cachinnans*-Gruppe.

— — — *argentatus*, ——— *cachinnans*. Die Pfeile bedeuten Herkunft und Ausbreitungsrichtung der *fuscus*-Gruppe. Punktiert: Überwinterungsareale von *vegae* und *mongolicus* in Asien und die von *smithsonianus* und *thayeri* in Nordamerika. Geschrafft: Überwinterungsareale von *taimyrensis* und *antelius* in Südasien und die von *fuscus* in Afrika und Vorderasien.

schaften ist zu bemerken, dass der stark dunkel gezeichnete Kopf des Winterkleides von *vegae* an bis *argenteus-argentatus* in östlicher Richtung vorkommt, während alle anderen Rassen im Ruhekleide einen rein weissen Kopf haben ausser *birulae* (= westlicher Teil der Rasse *vegae*), *taimyrensis* und *mongolicus*, die wiederum

eine vermittelnde Stellung einnehmen und bei denen die Kopffärbung entweder dunkel bis hell (*birulae*) oder hell, aber nicht weiss (*taimyrensis*, *mongolicus*) ist. Dasselbe gilt von dem Jugendkleide, das bei *birulae* und *vegae* ebenso dunkel ist wie bei *smithsonianus-argentatus*, bei *taimyrensis* (und nach STRESEMANN schon zum Teil bei *birulae*) und *mongolicus* heller, aber nicht immer ganz 'hell wie bei anderen Unterarten der *cachinnans*-Gruppe.

Die Einreihung der Rasse *vegae* (incl. *birulae*) in die *argentatus*-Gruppe ist somit aus den genannten Gründen für durchaus gerechtfertigt zu halten. Das einzige Kriterium, das dieser Anschauung zu widersprechen scheint, ist die geographische Gradation der Mantelfärbung, die bei *vegae* sehr dunkel ist und zudem einen schieferfarbenen Ton gegenüber dem blaugrauen Ton der *argentatus*-Gruppe besitzt. Dieser Umstand war ja neben der geographischen Kontinentgrenze der Grund dafür, dass STRESEMANN die Rasse *vegae* in die *cachinnans*-Gruppe einreichte. Aber auch diese Auffassung ist nicht ganz einwandfrei. Es ist nämlich zu beachten, dass die Mantelfärbung der westlichen Populationen von *vegae* (= *birulae*) etwas heller ist als die der östlicheren Vertreter dieser Rasse und dass somit hier ein Zwischenglied liegt, das ausser von der östlichen auch von der westlichen Seite (*taimyrensis*) von dunkleren Populationen umgeben ist. Wenn die Ausbreitung vom Osten her über *taimyrensis* verlaufen wäre, dann wäre es schwer zu verstehen, warum die nahegelegene *taimyrensis* wieder dunkel geworden wäre, um dann schliesslich nach *cachinnans* hin hell zu werden. Diese Schwierigkeit wird aber vermieden, wenn wir die Ausbreitungsrichtung aus dem Aufhellungszentrum des aralo-kaspischen Gebiets, wo jetzt *cachinnans* lebt, nach *taimyrensis* und bis nach der noch dunkleren *antelius* annehmen. Nach dieser Anschauung hat somit bei der Ausbreitung in verschiedene Richtungen je eine Verdunkelung des Mantels stattgefunden (über die Färbungsquoten bei verschiedenen Rassen siehe z.B. VOUS 1946).

Nach den oben dargelegten Gesichtspunkten scheint die Stellung der Rasse *vegae* recht eigenartig zu sein, und manche Umstände weisen somit darauf hin, dass sie sich abgeschlossener als die anderen entwickelt hat. Auch die jetzigen Zugverhältnisse deuten darauf

hin. Während nämlich *taimyrensis* und *antelius* nach den Küsten Südasiens ziehen, überwintert die Rasse *vegae* (incl. *birulae*) an den Küsten Ostasiens, wo auch *mongolicus* im Winter vorkommt (siehe Abb. 2). Auch scheint die Rasse *vegae* keine besonders nahe Beziehungen zu ihren nordamerikanischen Verwandten zu haben. Der Sprung in der Pigmentationsquote zwischen *vegae* und den nord-

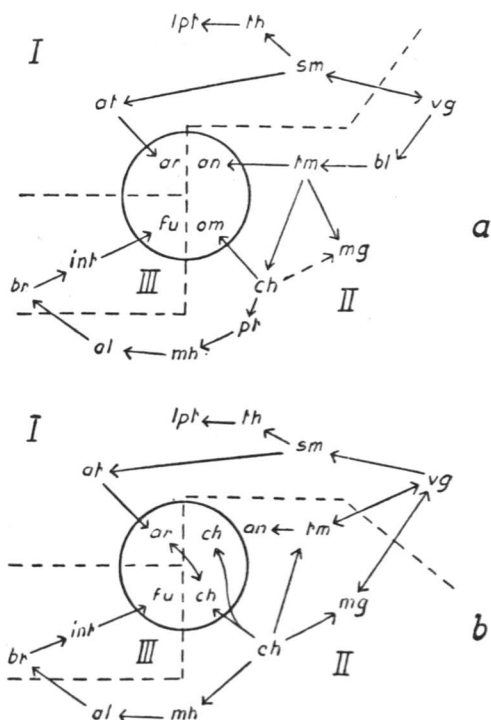


Abb. 3. Ausbreitungsrichtung und Genealogie der Unterarten des Formenkreises *Larus argentatus* — *cachinnans* — *fuscus*.

a. nach STRESEMANN (1947), b. nach VOIPIO (in vorliegendem Aufsatz). I. Gruppe *argentatus*; II. Gruppe *cachinnans*; III. Gruppe *fuscus*; Kreis: Gebiet gemeinsamen Auftretens.

al — atlanticus; an — antelius; ar — argentatus; at — argenteus; bl — birulae; br — britannicus (= graellsii); ch — cachinnans; fu — fuscus; int intermedius; lpt — leucopterus; mg — mongolicus; mh — michahellesi; om — omissus; pt — ponticus; sm — smithsonianus; th — thayeri; tm — taimyrensis; vg — vegae.

amerikanischen Vertretern der Art ist grösser als irgendwo in Eurasien. Wenn wir daher mit GEYR (1938) meinen, dass der Rasse *vegae* eine mehr isolierte Stellung zukommt, sind wir der Ansicht, dass sie nicht in die *cachinnans*-Gruppe gehört, sondern in allen anderen Merkmalen ein typischer Vertreter der *argentatus*-Gruppe ist. Die folgenden Schemen (Abb. 3) über die Beziehungen zwischen den Unterarten des Formenkreises *L. argentatus-cachinnans-fuscus* veranschaulichen die hauptsächlichsten Unterschiede zwischen STRESEMANN'S (1947) und meiner Anschauung von der Ausbreitungsrichtung und Genealogie der Formen.

Omissus als Rasse

Über die Stellung und den Umfang der Rasse *omissus* hat es ansehnliche Meinungsverschiedenheiten gegeben. Mit der Rasse *omissus* meinte SUSHKIN diejenigen gelbfüssigen Populationen, die am Weissen Meer brüten und deren Individuen nach ihm am Mantel etwas dunkler als die Vertreter der »typischen« Form sind. Nachher stellte es sich aber heraus, dass die Mantelfarbe der Vögel des Weissen Meeres nicht wesentlich dunkler als die der Vögel des Ostseegebiets und Nordskandinaviens ist, dass aber die letztgenannten etwas dunkler als die an den Küsten Südskandinaviens und der Nordsee brütenden Vögel sind. Zudem haben sich die Vögel des Finnischen Meerbusens und später auch einige Populationen der Murmanküste (Sieben Inseln) hinsichtlich der Fussfarbe als dimorph erwiesen. Die Meinungsverschiedenheiten über das Anerkennen oder den Umfang der Rasse *omissus* scheinen zunächst auf diesen Umständen zu beruhen.

Schon PLESKE (1928) wies darauf hin, dass die Füsse von *omissus* bald rosafarbig, bald gelb sind. Und bei uns hat schon HORTLING (1930) es für möglich gehalten, dass sowohl die gelb- als die rosafüssigen Möwen des Ostseebeckens zu einer und derselben Rasse, die am Mantel dunkler als die westeuropäischen Möwen ist, gehören. Die systematische Stellung der letztgenannten Vögel sowie ihre Anerkennung als Rasse (*argenteus*) hat die Benennung der ostfenn-

skandinavischen Silbermöwen sowie den Umfang von *omissus* in gewissem Masse bestimmt. Je nachdem man die Abtrennung der westlichen Form *argenteus* von der dunkleren und auch etwas grösseren Nominatform für berechtigt gehalten hat oder nicht, sind die ostfennoskandinavischen Silbermöwen als *argentatus* (STEGMANN 1934, STRESEMANN 1947) oder *omissus* (WITHERBY et al. 1949, DEMENTIEV 1951) bezeichnet worden. Im letzteren Fall können wir somit von *omissus* sensu latiore sprechen, die die Vögel Nordskandiaviens, der Ostsee, Finnlands, der Murmanküste und des Weissen Meeres umfasst und die somit in ihren östlichen Populationen hinsichtlich der Fussfarbe entweder dimorph oder gelb ist. Im ersteren Fall aber treten widersprechende Auffassungen hervor. STEGMANN hat *omissus* für die gelbfüssige *argentatus* gehalten und ausdrücklich betont, dass »im westlichen Teile der Ostsee, an der norwegischen und Murmanküste die Füße immer blass fleischfarben, im Finnischen Meerbusen vorherrschend blassgelb oder mit gelblichem Anfluge, auf den Seen Finnlands, dem Ladogasee und Weissen Meere, anscheinend bei allen Stücken blassgelb« sind (op.c., S. 361). STRESEMANN (1947) hat seinerseits die Auffassung geäußert, dass die Rasse *omissus* nur gelbfüssige Vögel umfasst und dass diese Rasse »im ostbaltischen Gebiet, an den Küsten des Bottnischen und Finnischen Meerbusens sowie im Hinterlande« vorkommt (op.c., S. 62). Merkwürdigerweise hat er aber die Populationen des Weissen Meeres ausserhalb dieser Form gelassen. Er schreibt: »Im Gebiete der Ostsee, der Barents-See und des Weissen Meeres lebt die Unterart *argentatus* Pontopp.; im Westen geht sie fliessend über in die Unterart *argenteus* Brehm, die Westskandinavien, Nordfrankreich und die britischen Inseln bewohnt« (S. 60). Da *argentatus* aber nach ihm gerade eine rein rosafüssige Form vertritt, liegt hier ein scharfer Widerspruch mit STEGMANN'S Angaben vor, nach denen die Vögel des Weissen Meeres alle gelbfüssig sind. In seinem letzten grossen Werk sagt DEMENTIEV (1951) ausdrücklich, dass die Füße der Vögel des Weissen Meeres gelb, die der Murmanküste aber rosafarbig sind.

An sich ist diese Schlussfolgerung von STRESEMANN über die Rassenzugehörigkeit der Silbermöwen des Weissen Meeres nicht so inkonsequent, wie sie auf den ersten Blick zu sein scheint. Es ist

ja mehrere Male in der Literatur erwähnt worden, dass die Füße von *argentatus* (oder *omissus* sensu latiore) bald gelb, bald rosafarbig sind, und in seinem früheren, STRESEMANN zugänglichen Werk hat DEMENTIEV (1941) die eigentliche Sachlage nicht ganz deutlich erklärt, wenn er über die dimorphe Population der Sieben Inseln spricht und sie für ein Anzeichen der Hybridnatur der längs der Küsten des Weissen Meeres, des Ladogasees, des Finnischen Meerbusens und sogar der Binnenseen Finnlands brütenden Silbermöwen hält. Demzufolge hat STRESEMANN ausser den gelbfüssigen Kolonisten der Tundraseen auch das gelbfüssige Element der Mischpopulation der östlichen Murmanküste von den sicher gelbfüssigen Binnenlandpopulationen Finnlands hergeleitet (siehe seine Karte auf S. 66!) und das Weisse Meer der Rasse *argentatus* überlassen.

STRESEMANN (1947) hat auch die Auffassung ausgesprochen, dass beide Rassen, *argentatus* und *omissus*, im Gebiete der Ostsee offensichtlich nebeneinander leben, ohne sich zu vermischen. Wir glauben jedoch, dass das nicht der Fall ist. Vielmehr haben (an sich zwar recht oberflächliche) Beobachtungen darauf hingewiesen (wie wir früher gesehen haben), dass sie in Fortpflanzungsgemeinschaft leben. Schon LÖNNBERG (1929) hielt es für wahrscheinlich, dass die bedeutendere Körpergrösse der Ostseepopulation auf Mischung mit dem gelbfüssigen Element beruht. Sehr interessant ist, dass TISCHLER (1941) mit KLEINSCHMIDT die Silbermöwen der östlichen Ostsee für eine selbständige Rasse, *L. argentatus major* (Brehm), hält. Er schreibt: »Die Silbermöwen der östlichen Ostsee sind wegen des hellen Mantels nicht *omissus*, wegen der oft blassgelben oder gelblich angeflogenen Füße nicht *argentatus* (terra typica: Insel Christiansö bei Bornholm)«. Und weiter: »Diese Rasse brütet im Finnischen Meerbusen, an der Küste von Estland und an der schwedischen Ostküste . . .«.

Es ist kaum zu bezweifeln, dass diese Form durch eine frühere oder spätere oder beiderlei (siehe oben!) Vermischung zweier Elemente entstanden ist. In diesem Zusammenhang verdient erwähnt zu werden, dass nach TISCHLER (op.c.) die Rasse *omissus* in Ostpreussen »noch nicht« im Alterskleide festgestellt worden ist. Die Auffassung, dass die Silbermöwen des Weissen Meeres dunkler als die unsrigen

seien, scheint aber auf Vergleichen mit westeuropäischen Vögeln (d.h. *argenteus*) zu beruhen, und somit ist auch das Vorkommen der »dunkleren *omissus*» dort nicht zu erwarten.

Trotz früherem Zweifel scheint die Rasse *argenteus* eine gut unterscheidbare Unterart zu sein, deren westliche Populationen in Irland am Mantel deutlich heller als die an der Murmanküste und Ostsee brütenden Vögel sind (MEINERTZHAGEN & WILLIAMSON 1953). Das Verbreitungsareal der Nominatrasse wird damit erheblich kleiner und derjenige Teil der Population, der nur rosafüßige Vögel enthält, auf die Küsten des nördlichen Fennoskandiens, der westlichen Ostsee und auf die schwedischen Binnenseen beschränkt. Alles übrige Areal¹ ist entweder von dimorphen oder monomorph gelbfüßigen Möwen besiedelt.

Wie sind jetzt diese Populationen wissenschaftlich zu benennen? Nach STRESEMANN'S Auffassung wäre die Lösung ganz leicht: was rosafüßig ist, soll *argentatus*, was aber gelb ist, soll *omissus* (sensu stricto) heißen. Das andere Extrem vertreten die Auffassungen von DEMENTIEV (1951) und WITHERBY et al. (1949), die die Rasse *omissus* sensu latiore auffassen. Auch diese Lösung ist leicht. Aber beide haben den Nachteil, dass sie die tatsächlichen Verhältnisse der Natur nicht ganz richtig abspiegeln. Wenngleich wir über den Umfang oder die eventuelle Beschränkung der Mischehen einstweilen nichts Exaktes wissen, ist es doch eine unleugbare Tatsache, dass im Bereich der Ostsee die beiden Elemente mancherorts in Fortpflanzungsgemeinschaft leben. Andererseits wissen wir jetzt, dass nicht die ganze ostfennoskandische Population Mischcharakter trägt, sondern dass das ganze Binnenland sowie das Weisse Meer von gelbfüßigen Möwen kolonisiert worden sind. Es ist somit nicht unlogisch, wie DEMENTIEV (1941) meint, zwei Unterarten aufzustellen. Trotzdem Mischpopulationen in getrennten Gegenden (Murmanküste, Finnischer Meerbusen) sich gebildet haben, macht schon die ausgeprägte ökologische Vertretung der Formen es unmöglich, mit DEMENTIEV (1941) von einer Hybridpopulation der

¹ Die Fussfarbe der Vögel des Bottnischen Meerbusens ist noch nicht bekannt.

östlichen *argentatus* oder *omissus* sensu latiore (DEMENTIEV 1951, WITHERBY et al. 1949) zu sprechen. Ich habe schon früher in aller Kürze betont, dass die offensichtlich verschiedenartige ökologische Präferenz der zwei Typen für die Aufstellung von *omissus* sensu latiore Schwierigkeiten bietet (VOIPPIO 1951). Die obigen Auseinandersetzungen haben unser Bedenken bestätigt.

Wir können daher mit STRESEMANN (1947) die gelbfüssige Form wenigstens teilweise als eigene Rasse auffassen. Aber was ist *omissus*? Ich glaube, dass LÖNNBERG (1932) recht hatte, wenn er schrieb, dass die präliminäre Beschreibung von PLESKE (1928) eigentlich nicht für eine endgültige und befriedigende Differentialdiagnose gehalten werden kann. Nach PLESKE ist die Rasse *omissus*, die bald gelbe, bald rosafarbige Füße hat, dunkler als die »typical form«. Die letztgenannte kann aber keine andere Form als *argenteus* Brehm sein, da wir jetzt wissen, dass die Nordseemöwen heller und auch etwas kleiner (siehe unsere Tabelle auf Seite 34) als die Ostseemöwen (d.h.: die topotypischen *argentatus*-Möwen) sind, dass sich aber die Silbermöwen der Ostsee und des Finnischen Meerbusens — wie schon LÖNNBERG (1932) und auch HORTLING (1930) feststellten — in der Mantelfärbung kaum von denen des Weissen Meeres unterscheiden. Das Aufrechterhalten der Rasse *omissus* s. lat. von DEMENTIEV (1951) und WITHERBY et al. (1949) zeigt deutlich, dass das tatsächlich der Fall ist. Wir können also mit MEINERTZHAGEN und WILLIAMSON (1953) zwei Rassen der rosafüssigen Silbermöwen unterscheiden: *argenteus* Brehm (1822, Nordsee) und *argentatus* Pont. (1763, Bornholm) sowie *omissus* für ein Synonym des letzteren Namens halten.

Wie aber sind nun die gelbfüssigen Silbermöwen des Finnischen Meerbusens, wo rosa- und gelbfüssige Möwen nebeneinander auftreten, oder des Binnenlandes, wo nur gelbfüssige Vögel brüten, zu nennen? Was zunächst die Silbermöwen des Finnischen Meerbusens und der östlichen Ostsee überhaupt anbelangt, so hat auch KLEIN-SCHMIDT (nach TISCHLER 1941) feststellen können, dass die terratypischen *argentatus*-Möwen »weder mit der Nordseeform noch mit den Rossittener Durchzüglern (d.i. den Vögeln der östlichen Ostsee) identisch sind« (op.c. S. 1108). Die letzteren sind ausser mit oft gelb-

lich angeflogenen Füßen auch grösser. Das stimmt aber gut überein mit unserer Annahme, dass der gelbfüssige Bestandteil dieser Populationen sich von den grosswüchsigen südöstlichen Möwen herleitet. Es handelt sich somit um eine Mischrasse, die nicht mit eigenem Namen (wie z.B. *L. a. major*) benannt werden kann. Und doch scheint es mir, dass die Benennung nicht unrichtig wäre, wenn diese Populationen sich einigermassen stabilisiert hätten und somit nicht wegen eines neuen Zuzugs des »fremden« Elements zerstört wären. Das letztgenannte scheint aber geschehen zu sein, wodurch der östliche Teil der Ostsee wenigstens seit den 1900er Jahren der Schauplatz einer Rassenvermischung gesteigerter Intensität gewesen ist.

Anders verhält es sich im Binnenlande. Obgleich auch dort die Möglichkeit besteht, dass in einigen Fällen die späteren Eindringlinge mit den älteren Besiedlern der Moore oder der Binnenseen in Kontakt geraten wären, sind die Möwen dieser Biotope doch alle wenigstens ursprünglich derselben Sippe angehörig gewesen und somit auch für eine einheitliche, sowohl morphologisch als ökologisch definierbare Rasse zu halten.

Wie aus dem Obigen schon hervorgegangen, vertreten wir die Ansicht, dass der Finnische Meerbusen und auch die Binnenseen Finnlands zwei oder mehrere Male von südöstlichen Populationen kolonisiert worden sind. Unsere Ausführungen über die Ausbreitungsgeschichte der Art haben es als möglich erwiesen, dass das klimatische Optimum der atlantischen Wärmezeit den ersten Anstoss für die Expansion der gelbfüssigen Population gab, dass aber nachher eine Jahrtausende andauernde Phase einsetzte, während der die Verbindungen mit der Stammpopulation unterbrochen waren. Es ist möglich, dass die gelbfüssigen Populationen des Weissen Meeres und der Murmanküste sich während dieser Zeit schon so weit verändert hätten, dass sie mit *cachinnans* nicht mehr ganz identisch wären. Das geht auch daraus hervor, dass die Vereinigung von *omissus* und *argentatus* zu einer taxonomischen Einheit überhaupt möglich gewesen ist. Die Bastardnatur der östlichen Rasse *argentatus* seu *omissus* s. lat. ist wiederholt, zuletzt von DEMENTIEV (1941) angenommen worden. Während dies wahrscheinlich für die alten Populationen des Finnischen Meerbusens und sicherlich für die

östliche Murmanküste zutrifft, ist die Sachlage weniger wahrscheinlich für das Weisse Meer und nahezu völlig ausgeschaltet bei den ökologisch isolierten Binnenlandkolonisten der Binnenseen und Hochmoore. Dass aber eine Gendiffusion doch während des langen Zeitraumes von den nahegelegenen rosafüssigen Populationen aus die erstgenannten gewissermassen beeinflusst hat, ist nicht unmöglich. Wir wissen einstweilen sehr wenig über die Strenge der ökologischen Isolation, aber während der ansehnlichen Zeitspanne muss schon ein ganz anspruchsloser Genstrom seine Wirkung ausgeübt haben. Man beachte z.B. die Verhältnisse am See Oulujärvi, wo die von HORTLING (1930) angetroffenen Vögel einigermaßen intermediäre Merkmale aufwiesen.

Tatsache aber ist es, dass die gelbfüssigen Silbermöwen im Bereich des Finnischen Meerbusens und auch im Binnenlande augenscheinlich zugenommen haben und fortwährend im Begriff sind, ihr Areal zu erweitern. Zudem scheint es sich so zu verhalten, dass die Populationen des Weissen Meeres nicht für diese Zunahme verantwortlich gewesen wären. Unsere nächste und letzte Aufgabe ist es somit zu betrachten, ob die taxonomischen Besonderheiten dieser Populationen, die wenigstens teilweise ganz junge Neusiedler enthalten müssen, die aus verbreitungshistorischen Gründen erwartete nähere Verwandtschaft mit der *cachinnans*-Form aufweisen oder nicht.

Taxonomie der finnischen Gelbfüsser

Um ein genaueres Bild von den morphologischen Eigenschaften der Silbermöwenpopulation des Saimaasees zu bekommen, habe ich drei alte und zwei junge Vögel geschossen, die anscheinend zwei verschiedenen Kolonien angehörig waren. Für eine detaillierte taxonomische Untersuchung ist dieses noch ein zu winziges Material. Mehr konnten aber nicht geschossen werden, um die normale Entwicklung der Population nicht sehr zu stören. Einstweilen haben wir uns also mit diesen Vögeln zu begnügen und nur in aller Kürze ihre taxonomisch relevanten Eigenschaften zu besprechen. Zudem

Fundorte, Biotope, Funddaten und Geschlecht der untersuchten Exemplare.			a. Spitze der I. Hand- schwinge	b. Spiegel der II. Hand- schwinge	c. Ausdehnung der schwarzen Zeichnung	d. Basalteil der Innenfahne I	e. Flügel- länge	
Taipalsaari	Saimaasee	28.VII.1953	♀	2	1	I—V (VI)	2	439
»	»	»	♀	1	1	I—VI	4	420
»	»	»	♀	2	3	(Mauser)	2—3	430
Pöytyä	Moorkolon.	13.V.1945	♀	4	4—5	I—VI (VII)	2—3	435
»	»	»	♀	2	4	I—V (VI)	2	430
Åland	Meeresbiot.	9.III.1927	♀	1	1	I—V (VI)	2	435
im Durchschnitt			♀♀	2	2,4		2,5	431,5
Sjundeå	Binnensee	17.V.1930	♂	1	1	I—V (VI)	3—4	455
Pöytyä	Moorkolon.	13.V.1945	♂	1	1	I—VI	1	440
Åland	Meeresbiot.	9.VI.1953	♂	1	1	I—V (VI)	2	458
»	»	4.VI.1927	♂	1	1	I—V (VI)	3—4	445
im Durchschnitt			♂♂	1	1		2,5	449,5

- a.*
1. ganz weiss
 2. mit geringen Spuren eines Querbandes
 3. unterbrochenes Querband
 4. vollständiges Querband

- b.*
1. über beide Fahnen
 2. über die eine Fahne
 3. als Fleck in beiden Fahnen
 4. als Fleck in einer Fahne
 5. kein Spiegel

- d.*
1. Mantelfarbe
 2. etwas heller als der Mantel
 3. deutlich heller, d.h. weisslich
 4. beinahe weiss oder weiss

haben wir noch 7 alte Vögel, die nachweislich gelbfüssig sind, nämlich drei Exemplare aus Pöytyä (einer Moorkolonie), drei von Åland und einen aus Siuntio (von dem kleinen Binnensee Lappträsk).

Die meisten für die Rasseneinteilung angewandten taxonomischen Merkmale haben sich als viel veränderlicher erwiesen, als früher angenommen wurde. Das gilt sowohl von der Zeichnung der Handschwingen als auch von der Farbe ihrer Innenfahnen, und für beide sind die Angaben der verschiedenen Autoren einander widersprechend gewesen (vgl. z.B. STEGMANN 1934 und DEMENTIEV 1951; siehe auch GOETHE 1937 und KRONEISL 1952).

In die beigegebene Tabelle sind die wichtigsten in der Taxonomie angewandten Eigenschaften der alten Vögel ausser Mantel- und Fussfarbe aufgenommen worden. Was zunächst die beiden genannten Merkmale anbelangt, so ist zu beachten, dass in der Mantelfärbung anscheinend nur ein geringer Unterschied zwischen *cachinnans* und den nordeuropäischen Möwen besteht. So ist nach VOOUS (1946) die Pigmentationsquote des Mantels bei *cachinnans* und *ponticus* 10, bei *argentatus* 12 (Skala von 1 bis 26), und nach DEMENTIEV (1951) ist *cachinnans* (incl. *ponticus*) hell wie die »skandinavische Subspezies« (= *omissus* s.lat.), aber ein bisschen bläulich rauchfarben. Diese Eigenschaft können wir somit kaum anwenden, wenn wir unsere ökologisch und nach der Fussfarbe begründete Herleitung unserer Gelbfüsser aus dem Südosten taxonomisch beurteilen wollen. Angesichts der Fussfarbe hat man auch geäußert, dass sie bei unseren Möwen blassgelb, bei südöstlichen Vertretern aber hellgelb sei (siehe z.B. SCHÜZ 1933). Das ist aber nicht ganz richtig. Der von HORTLING (1930) in Siuntio am 17.V.1930 erlegte Vogel (♂) hatte hellgelbe Füße (»granngula fötter«), und das hatten alle (1 ♂ u. 2 ♀♀) aus der Moorkolonie in Pöytyä am 13.V.1945 geschossenen Exemplare (Farbenskizze der Füße des Weibchens Nr. 12493 in PALMÉNSCHER Archiv des Zool. Mus.). Auch das auf Åland am 9.VI.1953 erlegte Exemplar hatte eine hellgelbe Fussfarbe. Die Füße der drei von mir am Saimaasee am 28.VII.1953 geschossenen weiblichen Möwen haben aber eine blassgelbe Farbe. Andererseits ist zu beachten, dass die Beschreibung von PALLAS für den Teil der Füße »pedes pallide flavescentes« (nach LÖNNBERG 1921, Kursivierung

von mir) lautet, was darauf hin weist, dass die Füße auch bei den südöstlichen Vertretern nicht immer hellgelb sind und dass die Eigenschaft überhaupt ziemlich variabel ist.¹

Aus der Tabelle sehen wir, dass die Flügelspitzenfärbung durchschnittlich und besonders bei den Hähnen in hohem Grade weiss ist (vgl. GOETHE 1937, der gerade das umgekehrte Verhältnis zwischen den beiden Geschlechtern bei *argenteus* festgestellt hat). Nach DEMENTIEV (1951) ist die Spitze der ersten Handschwinge bei *cachinnans* weiss und das schwarze Querband schwach entwickelt oder fehlend. Auch sind die anderen Flecken der Handschwingen gross. Das gilt nach STEGMANN (1934) auch von der Rasse *ponticus*, die von DEMENTIEV als Synonym der erstgenannten Form aufgefasst worden ist.

Bei der Ausdehnung der schwarzen Zeichnung der Schwingen ist zu beachten, dass sie sich bei allen unvermauserten 9 Exemplaren über die sechs ersten vollentwickelten Handschwingen (I—VI) erstreckt, bei drei Individuen ein volles Querband noch an der VI. Schwinge bildet und bei einem auch die Schwinge VII umfasst. Dies zeigt, dass unsere Gelbfüßer vielleicht eine durchschnittlich etwas ausgedehntere schwarze Zeichnung als *argentatus* (siehe STEGMANN 1934) haben und bei Weibchen anscheinend sogar ebenso viel Schwarz wie die Vertreter von *argenteus* besitzen. Wie sich dieser Ausprägungsgrad der Zeichnung zu dem der Rasse *cachinnans* verhält, ist wegen der starken individuellen Variabilität und der mangelhaften Information über die Verhältnisse im Südosten schwer zu beurteilen. Bei dem einzigen in unserem Museum sich befindenden Exemplare dieser Unterart von *Sarepta* (♂) erstreckt sich die fragliche Zeichnung über sechs Handschwingen und ist das Querband noch an der VI. Schwinge vollständig, was zeigt, dass dieser Zeichnungstyp der Rasse nicht fremd ist. Es ist auch zu beachten, dass wenigstens die südlichen Vertreter der Art eine augenscheinlich verhältnismässig ausgedehnte Spitzenzeichnung haben (siehe z.B.

¹ Unter den schwedischen and gotländischen Gelbfüßern hatten mehrere Exemplare hellgelbe («safrangelbe», «bernsteingelbe», «zitronenfarbene») oder «rein gelbe» Füße (LÖNNBERG 1921, 1934, HOLMSTRÖM et al. 1947, FLACH 1953).

KRONEISL 1952) und dass in der Nachbarschaft von *cachinnans* Unterarten (*taimyrensis*, *mongolicus*) leben, die eine sehr ausge dehnte schwarze Zeichnung aufweisen (I—VII oder I—VIII).

Für den Farbenton der Innenfahne der I. Handschwinge können wir aus der Tabelle feststellen, dass er bei unseren Gelbfüssern durchschnittlich recht hell ist und dass er bei fünf von zehn Exemplaren weisslich oder sogar weiss ist. Wie bekannt, ist diese Eigenschaft nach HARTERT (1910—) ein Charakterzug der Rasse *cachinnans* und nach STEGMANN (1934) einer der Rasse *ponticus*. Das teilt auch DEMENTIEV (1951) mit, der die Unterarten *ponticus* und *cachinnans* nicht trennt.

Was zuletzt die Flügellänge anbelangt, so ist aus der Tabelle zu ersehen, dass die Variationsbreite bei beiden Geschlechtern wesentlich schmaler ist als bei *omissus* s.lat. von DEMENTIEV (vgl. Tabelle S. 31). Auch sind die Mittelwerte etwas grösser als bei *omissus* und ungef. dieselben wie bei *cachinnans*. Verglichen mit den entsprechenden Zahlen bei *argenteus* sind die Masse recht gross.

Alle oben behandelten Eigenschaften sprechen somit eher für unsere Annahme einer südöstlichen Herkunft unserer Gelbfüsser als dagegen. Obgleich die Färbungsunterschiede augenscheinlich recht schwankend sind, was sich auch in den widersprechenden Informationen verschiedener Autoren äussert, bilden sie in Kombination miteinander und mit der Flügellänge einen recht überzeugenden Beweis für die durchschnittliche Abweichung dieser Vögel von den übrigen Silbermöwen Nordwesteuropas und somit für ihre Verwandtschaft mit der Rasse *cachinnans*.

Über die Färbung des Jugendkleides können wir nur wenig sagen, da wir nicht mehr als zwei junge Vögel haben, die nachweislich zu einer gelbfüssigen Population gehören. Diese zwei Vögel vom Saimaasee sind nicht ganz gleich. Der eine von ihnen ist unterseits dunkler als der andere, da bei ihm die dunklen Flecken verhältnismässig dicht stehen. Auch ist der Bürzel dunkler und die Zeichnung der mittleren Steuerfedern mehr *argentatus*-artig, m.a.W. sie sind dunkler mit verhältnismässig breitem Subapikalband, das nicht schroff gegen den stark marmorierten Basalteil grenzt. Bei dem anderen mehr *cachinnans*-artigen Exemplar haben die mittleren

Steuerfedern einen von dem gut entwickelten Subapikalband schroff abgehobenen Basalteil, der eine regelmässige Anordnung der schwarzen Querbänder aufweist und im ganzen auch mehr Weiss enthält. Wie aber KRONEISL (1952) gezeigt hat, kann das Farbmuster der Steuerfedern auch bei den südlichen Vertretern der Art individuell stark variieren, und somit glauben wir, dass etwaige Unterschiede zwischen den Jungen der gelbfüssigen und rosafüssigen Populationen nur aus einem umfangreichen Material zu ersehen sind.

Schlussbemerkungen und Übersicht über die Resultate

Wie auch in der Literatur betont worden ist, gehört Finnland und das ganze östliche Fennoskandien zu einem der interessantesten Gebiete innerhalb des Areals des Formenkreises *Larus argentatus* — *cachinnans* — *fuscus*. In diesem Raum leben *argentatus* und *fuscus* nebeneinander, ohne sich zu vermischen, ja, auch gelegentliche Bastardierung scheint hier — im Gegensatz zu den Verhältnissen im Bereich der Nordsee — ausgeschlossen zu sein. Und wie schon STRESEMANN (1947) in seinem ausgezeichneten Aufsatz gezeigt hat, muss auch das gelbfüssige Element dieser Gebiete als selbständige, von Südosten her eingedrungene Rasse aufgefasst werden. Auch diese Form der *cachinnans*-Gruppe lebt hier zusammen mit *fuscus*, ohne Bastarde zu bilden. Zum Schluss dringt *antelius* als vierte Form in den Weissmeerraum, wo sie aber nach DEMENTIEV (1951) nicht, wie man früher glaubte, zusammen mit anderen Rassen vorkommt, sondern nur an der nördlichen Dvina und auf der Kaninhalbinsel brütet, wo »*omissus*» und *fuscus* nicht vorkommen (die isolierte Kolonie am Imandrasee gehört zu *fuscus*?).

Die Annahme von STRESEMANN, dass die gelbfüssigen und rosafüssigen Silbermöwen am Finnischen Meerbusen unvermischt zusammen brüten, scheint nicht richtig zu sein. Da aber die ersteren imstande sind, auch an den Binnenseen und auf den Mooren zu nisten, ergibt sich eine sehr interessante Situation, die einerseits tiefere ökologische Unterschiede zwischen der *argentatus*- und der *cachinnans*-Gruppe aufdeckt, andererseits aber auch sehr instruktiv

zeigt, wie die Unterschiede im ökologischen Verhalten nicht im geringsten die strenge Isolation zwischen *fuscus* und *argentatus* als Arten bewirken. Da *fuscus* nur sehr ausnahmsweise auf Mooren brütet (solche Fälle sind bekannt, aber nur einmal auf einem solchen Moore, wo *argentatus* brütet), bedeutet dies, dass praktisch alle auf den Mooren nistenden Gelbfüßer von *fuscus* isoliert leben. Anders aber verhält es sich an den grossen Binnenseen, wo auch *fuscus* vorkommt. Dort leben diese beide Formen nebeneinander, ohne sich zu vermischen. Das ist der Fall auch am Saimaasee, dessen gelbfüssige Möwenkolonien mir den Anlass zu dieser Schrift gegeben haben.

Ausser Ladoga- und Onegaseen und wahrscheinlich auch den Küsten des Weissen Meeres sind die finnischen Binnenseen die einzigen Biotope, wo *fuscus* und die Silbermöwen der *cachinnans*-Gruppe nebeneinander ohne nennenswerte Wirkung seitens der Form *argentatus* unvermischt brüten. Es ist ohne weiteres klar, dass solche Gebiete besonders verheissungsvolle Möglichkeiten bieten, durch ökologische und ethologische Analysen die die Isolation bedingenden Faktoren näher aufzuklären. Diese Relationen sind in einer anderen, die Verhältnisse im Bereich des Saimaasees behandelnden, einstweilen noch als präliminär zu bezeichnenden Schrift näher behandelt worden (VOIPIO 1954).

Schon die Tatsache, dass die Silbermöwen der *argentatus*- und *cachinnans*-Gruppe sich innerhalb eines weit ausgedehnteren Gebietes, als vorher angenommen wurde, ökologisch vertreten, weist auf tiefgreifende ökologische Besonderheiten dieser zwei Gruppen hin. Dass aber die biologische Isolation nur oder vorwiegend ökologisch und somit in gewissem Grade nur relativ ist, zeigt die Tatsache, dass diese Formen auf Meeresbiotopen, wo sie einander begegnet sind, bastardieren. Es ist somit recht interessant, dass diese zwei Rassen der Silbermöwe trotz der Verschiedenheit ihres ökologischen Verhaltens in derselben Weise gegen *fuscus* reagieren. Es muss somit ein Unterschied ganz anderen Grades hier bestehen. Und doch wissen wir, wenn wir das ganze Areal dieser zwei Arten in Betracht ziehen, dass dies nicht ohne Ausnahmen gilt. Im Kreise der Nordsee findet ja eine gelegentliche Bastardierung zwischen *L. argentatus argenteus* und *L. fuscus graellsii* statt. Obgleich diese Vermischung

zu keinen umfangreicheren Bastardpopulationen führt, hat sie eine besondere, bis jetzt vielleicht nicht wahrgenommene theoretische Bedeutung. Es scheint mir, dass die Art *fuscus* unter diesen Umständen in sehr interessanter Weise einen indirekten Beweis dafür liefert, dass die gelbfüssigen Silbermöven den Bereich der Ostsee früher als die rosafüssigen besiedelt haben. Es kann nämlich nicht vermutet werden, *fuscus* stehe *argentatus* genetisch näher als *cachinnans*. Die Tatsache, dass die Bastardierung innerhalb der östlichen Teile des gemeinsamen Wohngebiets von *fuscus* und *argentatus* gänzlich ausgeschlossen zu sein scheint, weist darauf hin, dass die physiologischen Isolationsmechanismen im Bereich der Ostsee in weiterem Masse als im Bereich der Nordsee vervollständigt worden sind. Dies erfordert aber viel Zeit, mit anderen Worten: der Kontakt zwischen den Arten *fuscus* und *argentatus* müsste eine viel längere Zeit im Bereich der Ostsee und überhaupt des östlichen Fennoskandiens als anderswo bestanden haben.

Wir sind schon früher (Seite 19) aus anderen Gründen zu der Berücksichtigung einer solchen Möglichkeit gekommen, dass die Vertreter der *cachinnans*-Gruppe das Ostseebecken und das Weisse Meer früher als die Vertreter der *argentatus*-Gruppe besiedelten. Wir nehmen somit an, dass früher nur die Vertreter der *fuscus*- und *cachinnans*-Gruppe diese Gegenden bewohnten und vollständige physiologische Isolationsmechanismen entwickelten und dass die Vertreter der *argentatus*-Gruppe hierher erst später eindringen. Bis dahin aber hatten die Isolationsmechanismen schon ihre volle Wirkung erreicht, demzufolge auch die Vertreter der *argentatus*-Gruppe in derselben Weise wie *cachinnans* vollständig isoliert von *fuscus* bleiben konnten. Mit anderen Worten: die Reaktionen zwischen *argentatus* und *fuscus* hatten sich während des Zusammenlebens der Gruppen *cachinnans* und *fuscus* innerhalb des fraglichen Raumes in der Weise gestaltet, dass die sexuelle Aversion von *cachinnans* gegenüber *fuscus* oder umgekehrt schon zur Zeit des Eindringens von *argentatus* sich so vollständig ausgebildet hatte, dass auch die letztgenannten in ihrem Aussehen und Verhalten als »echte *argentatus*« von *fuscus* — nicht aber von *cachinnans* — avertiert wurden. Es ist auffallend, dass *fuscus* gerade in diesen Gegenden am

dunkelsten ist, und es scheint mir, dass diesem Umstand eine grössere Bedeutung im Sinne der interspezifischen Evolution zukommt, als zuvor vermutet worden ist. Wenn unsere Annahme eines frühzeitigen Zusammenlebens von *fuscus* und *cachinnans* richtig ist, so ist die extrem dunkle Farbe von *L. fuscus fuscus* so zu verstehen, dass sie sich als Unterscheidungsmerkmal zwischen den Arten allmählich schärfer entwickelt hat. Bei *L. fuscus graellsii* ist die Mantelfarbe viel heller («slate-grey», WITHERBY et al. 1949) als bei *fuscus* (deren Mantel ebenso dunkel wie bei *L. marinus*, «slate-black», ist), und die Handschwingen sind (*argentatus*-artig!) viel dunkler als der Mantel (bei *fuscus* sind beide schwarz). Dies alles weist darauf hin, dass der Kontakt zwischen *fuscus* und *argentatus* im Kreise der Nordsee jünger ist und dass die unterscheidenden Merkmale sich dort noch nicht in vollem Masse ausgebildet haben. In Übereinstimmung damit steht die Tatsache, dass die fraglichen Arten gerade in denjenigen Gebieten in freier Natur bastardieren, wo die Formen *graellsii* und *argenteus* brüten.

Zusammenfassend können wir aus unseren Ausführungen folgende Schlüsse ziehen:

Die gelbfüssigen und die rosafüssigen Silbermöwen leben auf unseren Meeresbiotopen nebeneinander und vermischen sich miteinander, während sie sich im Binnenlande insofern ausschliessen, als dort nur gelbfüssige Möwen nisten.

Das Gebiet, wo die verschiedene Biotopwahl der Typen in Erscheinung tritt, umfasst nicht nur — wie man bisher angenommen hat — die Eismeergegenden im Norden (wo Eismeerküsten von dem einen und Tundraseen von dem anderen vorgezogen werden), sondern auch das ganze südliche Binnenfinnland.

Die Silbermöwe hat sich während der letzten Jahrzehnte als Binnenlandbewohner stark vermehrt und sich als Besiedler von Mooren wie auch grossen Binnenseen ausgebreitet. Zu gleicher Zeit hat sich der relative Anteil der gelbfüssigen Möwen an marinen Kolonien neben der allgemeinen Zunahme der Silbermöwen auffallend gesteigert.

Diese Umstände sowie der Sachverhalt, dass das Auftreten der gelbfüssigen Silbermöwen augenscheinlich erst nach der Jahr-

hundertwende im Bereich der Ostsee bekannt gewesen ist, weisen darauf hin, dass starker Zuzug eines rein gelben Elements von aussen her in den letzten Jahrzehnten hat stattfinden müssen.

Auf Grund der Fussfarbe und des ökologischen Verhaltens ist zu schliessen, dass unsere gelbfüssigen Binnenlandbewohner von Südosten her eingewandert sind. Die Physiognomie der grossen Binnenseen und der südfinnischen Hochmoore weist darauf hin, dass sie in ihren Landschaftsfaktoren den Biotopansprüchen der Silbermöwe auch anderswo im Bereich des südöstlichen Binnenlandes entsprechen.

Während einer Expansionsphase hält ein Teil der gelbfüssigen Silbermöwen zäh an ihrer ökologischen Beharrung fest und besiedelt nur das Binnenland, während die anderen von ihr abgehen und in Fortpflanzungsgemeinschaft mit den rosafüssigen Kolonisten der Meeresbiotope eintreten.

Die Neusiedler werden an ihre neuen Lebensstätten an den Meeresküsten unter Mitwirkung von Faktoren, die die Ortstreue aufrecht erhalten und verstärken, gefesselt. Daraus folgt, dass die Grenze zwischen den gelbfüssigen und den rosafüssigen Vertretern der Binnensee-Kolonisation in Fennoskandien schroff ist. Die hiesigen Binnenlandbewohner erhalten sich praktisch rein gelbfüssig, während die schwedischen Binnenseen — da die Ostsee die nach Westen eindringenden Gelbfüsser »aufsaugt« — nur rosafüssige Kolonisten enthalten.

Die Annahme, dass die gelbfüssigen Silbermöwen zu einer anderen ökologischen Sippe als die rosafüssigen gehören, wird dadurch bestätigt, dass die Besiedlung der Hochmoore ein Charakterzug Finnlands ist und auch in Lettland vorkommt, während sie in Schweden trotz weitverbreiteter Besiedlung des Binnenlandes gänzlich fehlt.

Das Entwicklungszentrum der gelbfüssigen Silbermöwen ist im aralo-kaspischen Gebiet zu suchen, woher sich die Ausbreitung und Differenzierung zu geographischen Rassen abgespielt hat.

Die Trockenperioden dieses Gebiets (sowie der anliegenden Gebiete Südwestasiens) haben als stossweise wirkender Faktor in

der Ausbreitungsdynamik dieser Art gewirkt, wobei der Zeit des »klimatischen Optimums« der atlantischen Wärmephase vielleicht die grösste Bedeutung zukommt.

Infolge einer entgegengesetzten Richtung der Klimaentwicklung setzte aber danach ein lang anhaltender Stillstand der Ausbreitung ein, der anscheinend bis zur Gegenwart andauerte, um schliesslich aufs neue in ein nordwestgerichtetes Vordringen überzugehen. Dies scheint nach der Jahrhundertwende begonnen, aber noch während der letzten Jahre an Intensität merklich zugenommen zu haben.

Das zeitliche Zusammenfallen dieser Ausbreitungsphasen mit denen der anspruchsvollen Wasservögel ist evident, und auch die gleichzeitige Arealzunahme der Wüsten, die Verminderung mancher Seen und überhaupt die allgemeine Entwässerung der aralo-kaspischen Region auch während der allerletzten Jahrzehnte haben als erwiesen zu gelten.

Trotz beträchtlicher individueller Variation ist die Fussfarbe als eine genetisch bedingte und somit auch taxonomisch verwendbare Eigenschaft zu betrachten. Die in der Fussfarbe dimorphen Populationen der Unterarten *birulae*, *taimyrensis* und *mongolicus* scheinen — im Gegensatz zu den bisherigen Vermutungen — eine wichtige Bedeutung für die Grenzziehung zwischen den Gruppen *cachinnans* und *argentatus* zu haben.

Auf Grund der Zusammensetzung der Populationen mit Bezug auf die Fussfarbe und auch andere Merkmale (Flügelänge, Kopffärbung des Ruhekleides, Jugendkleid, Mantelfärbung) kommt der Rasse *cachinnans* vielleicht eine mehr zentrale Lage zu, als bisher angenommen worden ist. Ausbreitung und Entwicklung der Rassen ist von *cachinnans*-ähnlichen Ahnen aus teils in westlicher, teils aber auch in östlicher und nördlicher Richtung bis *mongolicus* und *taimyrensis* fortgeschritten. Die Grenze zwischen den zwei Ausbreitungswellen der Gruppen *cachinnans* und *argentatus* ist somit zwischen den Rassen *taimyrensis* und *birulae* (= *vegae*) im Norden und zwischen *mongolicus* und *vegae* im Osten (und nicht zwischen *vegae* und *smithsonianus*, vgl. STRESEMANN 1947) zu ziehen. Die Stellungnahme in dieser Schrift sowie die von STRESEMANN (op.c.) vertretene Auffassung sind auf Seite 35 schematisch dargestellt.

Die taxonomischen Eigenschaften der finnischen Gelbfüßer (siehe Tabelle, S. 43) bilden in Kombination miteinander einen recht überzeugenden Beweis der durchschnittlichen Abweichung dieser Vögel von den übrigen Silbermöwen Nordwesteuropas. Als solche sprechen sie für unsere Stellungnahme hinsichtlich der Herkunft dieser Vögel aus dem Südosten.

Die wissenschaftliche Benennung unserer gelbfüßigen Silbermöwen bietet insofern Schwierigkeiten, als sie einerseits Mischpopulationen bilden, andererseits aber eine ausgeprägte gegenseitige ökologische Vertretung aufweisen und sich rein erhalten. Zudem kann die präliminäre Beschreibung von PLESKE (1928) nicht als eine endgültige und befriedigende Differentialdiagnose angesehen werden, wofür der Name *omissus* ungültig ist.

Ohne etwas über die systematische Stellung der Silbermöwen des Weissen Meeres aussagen zu wollen, sind die an unseren Binnenseen und auf den Mooren brütenden gelbfüßigen Möwen echte *cachinnans* Pallas. Das sind auch die Neusiedler des Finnischen Meerbusens, obwohl es sich hier teilweise um die Form *L.a. argentatus* \times *L.a. cachinnans* handelt. Alle rein rosafüßigen Populationen östlich und nördlich von *argenteus* (Brehm) gehören zu der Rasse *argentatus* Pont. Ob die Silbermöwen des Bottnischen Meerbusens schon (oder noch) zu dieser Form gehören, bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten.

An den grossen Binnenseen Finnlands leben *L. argentatus* und *L. fuscus* nebeneinander, ohne zu bastardieren. Dies zeigt in sehr interessanter Weise, dass die zwischen *L. a. argentatus* und *L. fuscus* auf den Meeresbiotopen zum Vorschein kommende biologische Isolation auch zwischen *cachinnans* und *fuscus* vorkommt und dass diese Isolation wegen der Unterschiede im ökologischen Verhalten nicht beeinflusst werden kann.

Sowohl die verbreitungshistorischen Umstände als die taxonomischen Relationen weisen darauf hin, dass der Kontakt zwischen *cachinnans* und *fuscus* älter als der zwischen letzterer Form und *argentatus* ist. Mit anderen Worten: ehe die Gruppe *argentatus* aus Nordamerika nach den Küsten Nordwesteuropas wanderte, lebte hier schon die Rasse *fuscus*, die im Bereich des östlichen Fennoskandiens zusammen mit *cachinnans* brütete und auch eine biologische Isola-

tion gegen die letztere Form entwickelt hatte. Nachdem noch *argentatus* sich in das Ostseebecken ausbreitete, blieb auch sie als in ihrem Aussehen *cachinnans*-ähnliche Form von *fuscus* durch biologische Isolation getrennt.

SCHRIFTTUM.

- BARNES, J. A. G., 1953, The migrations of the lesser black-backed gull. — *British Birds* 46: 238—252.
- BERZINS, B., 1946, Något om Lettlands måsfåglar. — *Vår Fågelvärld* 5: 119—125.
- DEMENTIEV, G. P., 1941, Dopolnenija k toman I, II, III i IV »Polnogo opredelitelja ptiz CCCP». In: BUTURLIN, S. A. & G. P. DEMENTIEV, Polnyij opredeliteli ptiz CCCP, Tom. V. Moskva—Leningrad.
- 1951, Lari ili Lariformes. In: DEMENTIEV, G. P. & N. A. GLADKOV, Ptizi Sovjetskogo Sojuza. III. Moskva.
- EKMAN, S., 1922, Djurvärldens utbredningshistoria på Skandinaviska halvön. Stockholm.
- FLACH, B., 1953, Översikt av Stora Karlsös fågelfauna. — *Fauna o. Flora* 48: 28—92, 116—139.
- FLINT, R. F., 1947, *Glacial geology and the Pleistocene Epoch*. New York & London, 589 S.
- GEYR VON SCHWEPPEBURG, H., 1938, Zur Systematik der *fuscus*-*argentatus*-Möwen. — *J.f.O.* 86: 345—365.
- GOETHE, F., 1937, Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermöwe (*Larus a. argentatus* Pontopp.) auf der Vogelinsel Memmertsand. — *J.f.O.* 85: 1—119.
- HAMM, F., 1951, Niedersachsen im Wandel alluvialer Klimaschwankungen. — *Beitr. z. Natk. Nieders.* 4: 1—14.
- HARTERT, E., 1910—38, *Die Vögel der paläarktischen Fauna*. Berlin.
- 1923, *Ibid.* Nachtrag I. Berlin.
- HOLMSTRÖM, C. T. et al., 1947, *Våra fåglar i Norden*. IV. Stockholm.
- HORTLING, I., 1929/31, *Ornitologisk handbok*. Helsingfors.
- 1930, En gulfotad gråtrut *Larus argentatus omissus* Sushkin? häckande i S. Finland. — *Ornis Fennica* 7: 61—67.
- 1937, Till frågan om gråtrutens raser. Svenska Lyceum i Helsingfors berättelse angiven till årsavslutningen den 31 maj 1937. Helsingfors. 8 S.

- HYTÖNEN, O., 1934, Harmaalokin (*Larus a. argentatus* Pontopp.) pesimisestä soillamme. — *Ornis Fennica* 11: 61—75.
- KALELA, O., 1940, Zur Frage der neuzeitlichen Anreicherung der Brutvogel-fauna in Fennoskandien mit besonderer Berücksichtigung der Aus-trocknung in den früheren Wohngebieten der Arten. — *Ornis Fennica* 17: 41—59.
- 1946, Zur Ausbreitungsgeschichte der Vögel vegetationsreicher Seen. — *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A*, 4 (12), 81 S.
- 1949, Changes in geographic ranges in the avifauna of Northern and Central Europe in relation to recent changes in climate. — *Bird Banding* 20: 77—103.
- KIVIRIKKO, K. E., 1927, Suomen linnut. II. Porvoo.
- KRONEISL, R., 1952, Beitrag zur Kenntnis der Systematik der adriatischen Möwen. — *Larus* 4—5: 131—148.
- LINDROTH, S., 1946, Ett bidrag till frågan om gråtrutens (*Larus argentatus* Pontopp.) ställning som marin relik i våra insjöar. — *Vår Fågelvärld* 5: 97—114.
- LUNDEVAL, C.-F., 1953 a, Eastern birds which have extended their ranges into Scandinavia during the last 100 years. Part. 2. — *Fair Isle Bird Observ. Bull.* 10: 11—18.
- 1953 b, Rare vagrants to Scandinavia from East and South-east. Part 1. — *Fair Isle Bird Observ. Bull.* 12: 37—44.
- 1953 c, Part 2. *Fair Isle Bird Observ. Bull.* 1: 43—44.
- LÖNNBERG, E., 1921, Den gulftade gråtrutens, *Larus argentatus cachinnans* Pallas, en för Sverige ny fågel. — *Fauna o. Flora* 16: 126—130.
- 1926, Den gulftade gråtrutens *Larus cachinnans* Pall., systematiska ställning. — *Fauna o. Flora* 21: 218—222.
- 1929, Svenska fåglar. III. Stockholm.
- 1932, Några kritiska fåglar. — *Fauna o. Flora* 27: 145—154.
- 1933, Some remarks on the systematic status of the yellow-legged herring-gulls. — *Ibis* 3, 13th series, S. 47—50.
- 1934, Några ord om fågelvärlden på Stora Karlsö. — *Fauna o. Flora* 29: 109—119.
- MAYR, E., 1949, Speciation and systematics. In: JEPSEN—MAYR—SIMPSON, Genetics, Paleontology, and Evolution. Princeton.
- 1951, Speciation in birds. Progress report on the years 1938—1950. — *Proc. Xth Int. Ornith. Congr. Uppsala 1950*, S. 91—131.
- MEINERTZHAGEN, R. & K. WILLIAMSON, 1953, 'Check-list of the birds of Great Britain and Ireland' (1952): some comments. — *Ibis* 95: 365—369.
- MELA, A. J., 1882, Suomen luurankoiset. Helsinki.
- MELA, A. J. & K. E. KIVIRIKKO, 1909, Suomen luurankoiset. Porvoo.
- METSÄVAINIO, K., 1939, Oulun luonnonhistoriallisen museon lintu- ja imettä-väis-utuuksia. — *Luonnon Ystävä* 43: 20—26.

- NIETHAMMER, G., 1942, Handbuch der deutschen Vogelkunde. III. Leipzig.
- NILSSON, S., 1858, Skandinavisk fauna. Foglarna. Lund.
- OGLIVIE, I. H., 1954, Bird notes from northern Asia Minor 1946—1948. — Ibis 96: 81—90.
- OTTOW, J., 1949, Ein Beitrag zur Vogelwelt des Petsamogebietes und seiner Nachbargebiete. — Ornis Fennica 26: 98—116.
- PEITZMEIER, J., 1942, Die Bedeutung der oekologischen Beharrungstendenz für faunistische Untersuchungen. — J.f.O. 90: 311—322.
- PETERS, J. L., 1934, Check-list of birds of the world. II. Cambridge.
- PLESKE, T., 1928, Birds of the Eurasian tundra. — Mem. Bost. Soc. Nat. Hist. 6: 3, S. 1—485.
- SCHILDER, F. A., 1952, Einführung in die Biotaxonomie (Formenkreislehre). Jena.
- SCHÜZ, E., 1933, Von den Wanderungen der Eismeer- und Ostsee-Silbermöwen (*Larus a. argentatus*). — Ornis Fennica 10: 17—19.
- STEGMANN, B., 1934, Ueber die Formen der grossen Möwen («subgenus *Larus*») und ihre gegenseitigen Beziehungen. — J.f.O. 82: 340—380.
- STRESEMANN, E., 1943, Oekologische Sippen-, Rassen- und Artunterschiede bei Vögeln. — J.f.O. 91: 305—324.
- STRESEMANN, E. & N. W. TIMOFEEFF-RESSOVSKY, 1947, Artenstehung in geographischen Formenkreisen. I. Der Formenkreis *Larus argentatus-cachinnans-fuscus*. — Biol. Zbl. 66: 57—76.
- TISCHLER, F., 1941, Die Vögel Ostpreussens und seiner Nachbargebiete. II. Königsberg (Pr) und Berlin.
- VOIPIO, P., 1951, Linnustomme alalajikysymyksen nykyinen vaihe. — Ornis Fennica 28: 1—19.
- 1954, Beobachtungen über die Silbermöwe, *Larus argentatus* Pont., am Gross-Saimaa und ihre Beziehungen zu den anderen Möwenvögeln. — Ornis Fennica 31 (im Druck).
- VOLSØE, E., 1951, The breeding birds of the Canary Islands. I. Introduction and synopsis of the species. — Vidensk. Medd. Dansk Nat. For. Kopenh. 113: 1—153.
- VOOUS, K. H., 1946, Sur un cas d'hybridation naturelle entre *Larus fuscus* L. et *Larus argentatus* Pont. dans les Pays-Bas. — Alauda 14: 21—32.
- WITHERBY, H. F. et al., 1949, The handbook of British birds. V. London.
- V. WRIGHT, M. & J. A. PALMÉN, 1873, Finlands Foglar. II. Helsingfors.

**Den botaniska utforskningen av Strömfors-Pyttis skärgård
i östra Nyland.**

av

LARS FAGERSTRÖM

ULVINEN (1946) har i en översikt av floran i södra Kymmene-dalen (Etelä-Kymenlaakso), dit han även för Strömfors och Pyttis kommuner, berört den botaniska utforskningen av sistnämnda områden. Då Ulvinens framställning på grund av uppsatsens karaktär av en översikt inte blivit uttömmande, har det synts motiverat att här närmare belysa denna utforskning.

En dylik utförligare behandling har synts nödig också på den grund, att det botaniska forskningsarbete, som i denna östnyländska skärgård för ett sekel sedan igångsatts, i den botaniska litteraturen icke beaktats i den grad önskligt varit. Icke heller hava de botaniskt verksamma pionjärerna rönt den uppskattning, som utan tvivel tillkommer dem.

ULVINEN (l.c., s. 89) framhåller, att J. E. A. WIRZÉN i ett manuskript omnämnt *Dianthus arenarius* från Pyttis. Någon bekräftelse på denna arts uppträdande här har dock icke erhållits. Nyligen har ILMARI HIITONEN uppdagat ett prov av *Galium mollugo*, insamlat i Pyttis 1802 av J. H. AF FORSELLES. Provet upptager ingen närmare uppgift om fyndplatsen. Troligt är dock, att det insamlats inom nuvarande Strömfors kommun, som vid tiden för insamlandet hörde till Pyttis. Detta *Galium mollugo*-prov är det äldsta bevarade växtprovet från de i denna studie aktuella delarna av östra Nyland. Också i ett annat avseende är detta prov av stort intresse. SAELAN (1858) upptager icke *Galium mollugo* från östra Nyland. På grund härav har ULVINEN (1946, s. 102) tänkt sig, att arten invandrat till södra Kymmene-dalen ungefär på 1870—1880-talet. Det nu funna provet tyckes emellertid utvisa, att *Galium mollugo* redan 1802 tillhört

floran i östra Nyland. Också det äldsta *med säkerhet* kända växtfyndet från Strömfors gjordes av J. H. AF FORSELLES, som 1811 fann *Poa remota* »vid träsket Wargas nära Strömfors» (SAELAN 1858, s. 24). Detta fynd upptages redan av ELIAS FRIES (1839, s. 5) och N. J. ANDERSSON (1852, s. 53); se även HJELT (1895, s. 426—427).

Då JACOB HENRIC AF FORSELLES i det stora hela är okänd för vårt lands botanister, har skäl syntts föreligga att här något utförligare uppmärksamma honom. Det enda man i allmänhet känner till om honom som botanist är, att han beskrivit tvenne för vetenskapen nya arter: *Poa remota* Fors. och *Artemisia coarctata* Fors.

Den yttre ramen för Jacob Henric af Forselles liv är i korthet följande: Han föddes 1785 på Strömfors bruk som son till bergsrådet Henric Johan af Forselles och Virginia Christina Sofia Carlsköld. Student 1800 från Åbo och 1801¹ från Uppsala, hovrättsexamen 1806, bergsexamen 1812, auskultant samma år, geschworners titel 1813, amanuens vid mineralogiska kabinettet 1814, bergsmästares titel 1816, ledamot av Vetenskaps-Akademien 1817, bergshauptman i Sala samma år och ledare av de geognostiska undersökningarna i Sverige 1838—1855, vilket sistnämnda år han dog. Därtill kan nämnas att han var ägare till Strömfors bruk, som han övertog efter moderns död 1847. Han införde triangelmätningen i Sverige.

Ingenting i denna korta biografi talar sålunda om det biologiska intresse, som utan tvivel fanns hos J. H. af Forselles. Dessbättre har hans botaniska gärning i helt annat sammanhang kommit att dragas fram ur glömskan. HULTH (1927) har i en intressant redogörelse över det första naturvetenskapliga studentsällskapet i Uppsala lämnat värdefulla upplysningar om Jacob Henric af Forselles biologiska verksamhet. Detta sällskap, Societas pro Historia Naturali, stiftades i Uppsala år 1800; bland de 5 stiftande medlemmarna omnämnes af Forselles som en av de ledande. Han var då 15 år gammal; i samma ålder voro också de övriga stiftarna. Beträffande sällskapets öden kan nämnas, att det den 1 nov. 1802 bytte namn och nu kallades Zoophytolithiska Sällskapet. Den 24 maj 1807, hundraårsdagen av Linnés födelse, erhöll sällskapet åter ett nytt namn: Linnéska Institutet. Ur HULTHS redogörelse framgå icke några detaljer beträffande J. H. af Forselles verksamhet inom sällskapet. Det framgår dock tydligt, att han av själ och hjärta tog del i dess verksamhet. Åtminstone 1811 var han sällskapets sekreterare. J. H. af Forselles namn kommer dock för all framtid att vara förknippat med detta naturhistoriska sällskap på den grund, att i sällskapets skriftserie »Linnéska Sällskapets skrifter», häfte 1 (det enda häfte, som över huvud publicerades), ingår en uppsats på 16 sidor betitlad »Tvenne nya Växter fundne i Sverige och beskrifne af Jacob Henric af Forselles, af finska landskapet». Detta första häfte av sällskapets

¹ Enligt Hulth (1906, s. II) 1802.

skrifter utkom 1807 i icke avslutat skick; en andra upplaga har J. M. HULTH utgivit 1906. I denna andra upplaga, som stått mig till buds, upptager af Forselles uppsats 18 sidor och 1 plansch. Det är inte med full säkerhet utrett huru mycket av denna uppsats af Forselles själv skrivit. J. M. Hulth anför i förordet till den andra upplagan, att J. H. af Forselles skrivit blott den latinska texten och sidorna 17—18; den övriga svenska texten vore författad av prof. ADAM AFZELIUS. Helt visst har denne Afzelius, sedermera medicine professor, på ett avgörande sätt påverkat J. H. af Forselles botaniska utveckling. Att praeses förfarande vid publicerandet av ovan nämnda uppsats dock icke helt uppskattats av J. H. af Forselles synes tydligt framgå ur följande citat ur ett den 4 augusti 1807 daterat brev till prof. O. Swartz (citatet återfinnes hos HULTH i andra upplagan av Linnéska Sällskapets skrifter, häfte 1, s. III):

»Nyligen bekom jag första arket af Linneska Institutets i Upsala Handlingar hvaruti Doctor Afzelius infört 2:ne af mig inlämnade beskrifningar på nya växter: jag är däröfver mycket bekymrad och hade önskat at, innan tryckningen, få genomse dem och anhålla om Herr Professorns granskning — ty jag vet ej vist om att uti beskrifningen kan vara såväl utfört som jag önskade. — Jag ser mig, vid afhandlingen om *Poa remota*, vara påförd löftet at utarbete en monografi öfver släktet *Poa*, hvilket jag väl fordöm gifvit Linneska Institutet, men intet kunnat blifva nog egenkär at gifva allmänheten. Jag moste äfven bekänna at, utaf dessa afhandlingar, intet mera tillhör mig än blott de latinska noterna som utgör beskrifningen samt uppgiften af växningsorten, hvarigenom jag moste blifva ursäktad för vissa nog sjelfkloka och egenkära uttryck som vist aldrig fallit i tankar ännu mindre blifvit satta på papperet.»

Det är inte känt, varför J. H. af Forselles icke fortsatt sin botaniska verksamhet. Helt visst hade han kunnat göra den botaniska forskningen stora tjänster. Därom tyckas vittna de pregnanta diagnoser han givit sina nya arter.

Att döma av det redan 1802 insamlade *Galium mollugo*-prov, som ovan omnämnts, har J. H. af Forselles i tiden insamlat en hel del växter. Det är dock icke känt, vart hans samlingar tagit vägen. Detta är att beklaga, då denna samling synbarligen vore ägnad att belysa växtvärlden i Strömfors i början av 1800-talet på ett betydelsefullt sätt. Det är att hoppas, att den ännu skall påträffas. Likaså vore den av HULTH utlovade kompletteringen till historiken av det första naturhistoriska studentsällskapet i Uppsala ett värdefullt tillskott till kännedomen om J. H. af Forselles botaniska verksamhet.

De äldsta vittnesbörderna om växtvärlden i Strömfors-Pyttis skärgårdsområde äro från år 1848. Redan tidigare, 1845, omnämner visserligen RUPRECHT *Lathyrus maritimus* från Wirorna, men detta namn syftar med största sannolikhet på de vid Hogland belägna lika benämnda små öarna och icke de öar, som höra till Strömfors-Pyttis skärgårdsområde.

I en år 1951 på Botaniska museet i Helsingfors uppdagad liten växtsamling från medlet av 1800-talet finnes ett prov av *Galium uliginosum*, insamlat 1848 i Bullers i Strömfors skärgård. På en bifogad papperslapp saknas insamlarens namn; fyndortsuppgifterna äro emellertid skrivna med en stil, som återkommer i en namnteckning på det skyddsomslag, som innesluter provet ifråga samt därtill några växtprov från Lovisa, insamlade 1849. Namnteckningen är ISAK BJÖRKSTÉNS.¹ Samlingen är utan tvivel Isak Björksténs.

En av de främsta pionärerna i utforskningen av växtvärlden i Strömfors-Pyttis skärgård är GUSTAF RICHARD BJÖRKSTÉN², en yngre bror till ovan nämnda Johan Isak Björkstén. Liksom brodern var Gustaf Richard som botanist främst verksam i Lovisa; han har lämnat uppgifter om växtfynd till E. NYLANDERS reseberättelse.

¹ Om arkiater JOHAN ISAK BJÖRKSTÉN lämnar arkitekt WICTOR SUCKSDORFF följande uppgifter i ett brev till mig av 18 januari 1951: »*15.12.1828, †1.3.1912, äldre bröder till Gustaf Richard Björkstén. J. I. Björkstén var tidigare läkare i St. Michel, senare medicinalråd i Helsingfors. Han var gift med Elise (Lisi) Wilhelmina Ollongren. I det gästvänliga hemmet uti f.d. Cronholmska gården, n.v. F.Å.A:s, och senare vid Skillnadsgatan 2 växte upp en talrik barnskara: Johan (Janne) lantmätare, stationerad i Kuusankoski, avliden; Einar kamrer vid Finlands Bank i Vasa, avliden; Valter tidigare vicehäradshövding m.m. i H:fors nu i U.S.A.; Richard apotekare i H:fors, Berghäll; Waldemar affärsman i Viborg, avliden; samt enda dottern Kristina Elisabeth (Elli) gymnastikdirektör m.m. och nogsamt bekant som utbildarinna och ledarinna av kurser för kvinnogymnastik.» — ELFVING (1921, s. 251) omnämner bland de till Societas pro Fauna et Flora Fennica under året 1869 invalda nya medlemmarna provinsialläkaren Johan Isak Björkstén. Att döma därav, att sällskapets skrifter icke innehålla någon dödsruna över J. I. Björkstén, har denne icke på ett mera framträdande sätt verkat i sällskapet. — Jag hänvisar beträffande J. I. Björksténs gärning som läkare till den av R. SIEVERS avfattade nekrologen i Finska Läkaresällskapets Handlingar 54, 3, s. 227—228.

² Om GUSTAF RICHARD BJÖRKSTÉN meddelar arkitekt WICTOR SUCKSDORFF i ett brev till mig av den 8 januari 1950: »Med.kand. Gustaf Richard Björkstén, *22.12.1830, †8.3.1868, blev medicine- och kirurgiedoktor, fungerade en tid som badhusläkare i Lovisa — antagligen just de år han exkurrerade i Strömfors, vann sedan anställning som prosector i anatomi vid Helsingfors universitet, men ansåg sig under tyfusåret 1868 böra tjänstgöra som epidemiläkare, varvid han ådrog sig smitta och avled. Gift 1864 med en syster till professor Fredrik Elfving, Hilda Elfving, * 15.10.1840, † 15.8.1901; far till Max Björkstén, * 16.4.1865, † 30.4.1940, medicine- och kirurgiedoktor, . . .»

SAELAN (1858) anför flere växtfynd gjorda av honom i denna stad. Däremot omnämnes, märkligt nog, endast ett av G. R. Björksténs fynd från den österut från staden belägna skärgården, nämligen *Melilotus albus* från Pyttis, Hinkaböleöjen. När fyndet ifråga gjordes har ej kunnat fastställas, då beläggexemplar saknas.

G. R. Björksténs verksamhet som botanist i Strömfors skärgård har i någon mån kunnat rekonstrueras på basen av de visserligen fåtaliga exemplar, som sedan gammalt finnas i HMF. Ur dessa uppgifter framgår, att han den 27 juli 1853 besökt Bullers, där han insamlat *Samolus valerandi*. Också den 1 juli 1854 besökte han samma trakt, varvid prov av *Euphorbia palustris* och *Carex elata* tillvaratogs. Ett fjärde växtprov i HMF utvisar, att han också 1860 besökt Bullers, detta centrum för botanisk verksamhet i Strömfors; ett av honom insamlat prov av *Monotropa hypopitys* (utan närmare datumuppgifter) är ett minne från detta besök.

Den ovan nämnda växtsamlingen, som bär vittne om Johan Isak Björkstén som botanist i östra Nyland, har också lämnat betydande bidrag till vår kännedom om brodern G. R. Björksténs botaniska verksamhet. Förutom flere prov från Lovisa ingår i samlingen ett antal prov från Strömfors: Bullers. Prov av *Erythraea litoralis* (s.n. *E. linariifolia*) och *Hippuris vulgaris*, insamlade 15 juli, resp. 20 juli 1850, och signerade G. R. Björkstén, giva vid handen, att G. R. Björkstén redan 3 år tidigare än proven i HMF utvisa botaniserat här. Den ifrågavarande växtsamlingen ger en relativt fullständig bild av Björksténs verksamhet under sommaren 1854. Att döma av proven ankom Björkstén den 16 juni detta år till Bullers, där han ännu samma dag insamlade *Veronica arvensis*; från föregående dag, den 15 juni, föreligger ett prov av *Lepidium ruderae*, insamlat i Lovisa. Huru länge G. R. Björkstén vistats i Bullers under detta första besök sommaren 1854 framgår icke; den 22 juni var han åtminstone i skärgården. Prov på *Poa vulgaris* (*Poa irrigata*) föreligga från denna dag. Efter ett kort besök i Lovisa (prov av *Veronica scutellata* av 27 juni) återvänder han denna dag till Bullers och tillvaratager där prov av *Agrostis vulgaris* och *Galium uliginosum*. Den 30 juni insamlar han *Scirpus silvaticus* och *Baldingera arundinacea*. Från följande dag härstamma de ovan nämnda i HMF uppbevarade proven av *Euphorbia palustris* och *Carex elata*. Från den 1 juli härstammar också ett prov av *Elymus arenarius* från Svartholms fästningsö i Lovisavikens mynning. Detta utvisar, att Björkstén denna dag med båt rest från Bullers till Lovisa med »mellanlandning» på den befästade ön. Att Björkstén verkligen företagit en resa till staden vid månadsskiftet framgår av några den 2 och 3 juli 1854 i Lovisa insamlade växtprov. Den 6 juli är han dock

åter i Bullers och insamlar denna dag *Agrostis canina* och *Aira flexuosa*. Två dagar senare, den 8 juli, tillvaratogs prov av *Juncus filiformis* och *Festuca elatior*, den 11 juli av *Potentilla norvegica* samt den 13 juli av *Festuca arundinacea*, *Calamagrostis epigejos*, *C. Halleriana*, *Triticum caninum* och blommande *Utricularia vulgaris*. Nästföljande datum, som återfinnes på växtprov från Bullers, är den 27 juli, då *Sonchus arvensis* insamlades. Då växtprov av G. R. Björkstén tillvaratogs i Lovisa den 17, 21 och 26 juli synes det sannolikt, att han vistats i staden under tiden 14(?)—26 juli. Huru långvarigt hans sista besök i Bullers sommaren 1854 varit framgår icke.

Såsom ur det ovan stående framgått, har BJÖRKSTÉNS nu berörda växtsamling lämnat värdefulla upplysningar om botaniskt pionjärarbete i östra Nyland. Samlingen har inte endast kommit att fästa uppmärksamheten vid en i området botaniskt verksam naturvän, Johan Isak Björkstén, som icke tidigare varit känd som botanist. Den har därtill lämnat betydande detaljuppgifter om en annan pionjär, brodern Gustaf Richard Björkstén. Tillförlitligheten av de uppgifter, som finnas på de tillvaratagna proven, synes stå över varje tvivel. Björksténs avbrutna besök i Bullers sommaren 1854 finna en förklaring i hans verksamhet som badhusläkare i Lovisa (se not 2 s. 4).

Björksténs växtsamling utgör ett memento för alla dem, som i avsaknad av pietet för pionjärbeten förstöra mindre vackra samlingar av det slag som den ifrågavarande. De tillvaratagna proven äro icke förstklassiga vad pressning beträffar. Måhända har ett Björksténs familjeherbarium i tiden inlämnats till botaniska museet men som mindre vackert icke införlivats med samlingarna utan lämnats utan vård. Att ett sådant familjeherbarium varit för handen synes sannolikt; för ett sådant antagande talar redan den samling, som nu omhändertagits. Vidare är att observera, att G. R. Björkstén bytt växter med E. V. Niklander och K. E. von Bonsdorff, detta att döma av gamla samlingar i Botaniska museet.

År 1851 företog ANDERS EDVIN NYLANDER¹ en naturhistorisk resa i södra Finlands östra skärgård med understöd av Societas pro Fauna et Flora Fennica. Ur den reseberättelse Nylander avfattat över resan och vilken som manuskript uppbevaras i sällskapets arkiv må följande utdrag lämnas:

¹ Betr. biografiska data se t.ex. SÆLAN (1891—1892).

»... Från Lovisa begaf jag mig den 30 Junii till Lehtinen (Löfö) lotsstation, 21 werst utåt hafvet från Lovisa stad. På en liten holme derinvid, ungefär 1/4 werst lång och lika bred, benämnd Bissö, berättade folket, att 24 skiljda trädslag skulle förekomma, och isanning förededde denna lilla jordlapp en beundransvärd bördighet. Här anmärktes: *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, *Tilia parviflora*, *Ulmus*, *Cerasus padus* med rosenröda blommor, *Viburnum opulus*, *Lonicera xylosteum*, *Rhamnus frangula*, *Cotoneaster vulgaris*, *Ribes rubra*, *R. alpina*, *Lathyrus maritimus*, *Rosa dumetorum*, *Allium sibiricum*, *Milium effusum* m.fl. Från Lehtinen begaf jag mig den 4. Julii med båt omkring 40 werst till Hogland. Mustaviiri och andra smärre öar förbiseglades under vägen...»

Den av Nylander omnämnda Bissön, vilket namn inte återfunnits på någon karta och vilket ors-befolkningen icke känner, bör enligt min mening anses identisk med Byskär. Se noten 1 nedan! De av Nylander därifrån uppräknade arterna hava, med undantag för *Ulmus* och *Tilia*, samtliga senare blivit återfunna. Troligt är, att Nylanders minne svikit beträffande dessas förekomst. — Beträffande Nylanders anteckning om förekomst av alm på Bissö anmärker HJELT (1902, s. 194): »... *Ulmus* på Bissö nära Löfö i Lovisa skärgård: E. Nyl. Ber., men osäkert hvilkendera arten här afses». HJELT synes icke betvivla Nylanders uppgift; han anför i fortsättningen på just anförda citat: »Märkas bör dock, att exemplaret från Ik. hör till *U. effusa* äfvensom att alm omnämnes redan: »Nyland på Öarne»: Tuneld p. 429». Nylanders fynd av *Ulmus* från Bissö anföres ej av SÆLAN (1858).

I Herbarium Musei Fennici finnas av Nylanders insamlingar på Bissö endast prov av *Lathyrus maritimus* och *Potamogeton filiformis*. Datum för tillvaratagandet av den förstnämnda är den 29 juni, varför en felskrivning torde föreligga, om reseberättelsen håller streck, vilket knappast torde kunna betvivlas. Ehuru Nylander flere dagar vistades på Löfö, har han inte lämnat en enda uppgift om växtligheten på denna intressanta ö; synbarligen har han också besökt andra öar i närheten, men därom finnas inga uppgifter.

¹ Befolkningen kallar ön »Byschtschi», vilket ord av Nylander måhända uppfattats som Bissö. — I ett vintern 1950—1951 på Botaniska Museet uppdagat prov av *Vicia cracca*, insamlat 29 juni 1851 på Bissö av E. Nylander, har SÆLAN med blyerts tillagt namnet Vyskö. — Beträffande ovan nämnda insamlingar se ovan.

Följande år, 1852, fann dåvarande medicinekandidaten, sedermera professorn GUSTAF JULIUS STRÖMBORG¹ som ny för Finlands flora *Samolus valerandi* i Strömfors vid Bullers (SAELAN 1858, s. 40; prov i HMF). Ett fynd av *Plantago maritima* var. *dentata* i Bullers torde härröra sig från samma år (SAELAN 1858, s. 41). Strömborg besökte Bullers också 1855, där han den 10 juli insamlat *Utricularia intermedia* (prov i HMF).

Såsom ur det ovannämnda framgått, rörde sig redan före Saelans tid botaniskt intresserade och verksamma personer i Strömfors-Pyttis skärgårdsområde. Helt visst gjordes långt flere intressanta fynd än de som i form av herbarieprov eller som litteraturuppgifter äro kända.

Året 1856 utgör dock den första milstolpen i den botaniska utforskningen av nu ifrågavarande skärgårdsområde. Nämda år företog dåvarande Fys.Math.Kand. THIODOLF SAELAN² tillsammans med dåvarande studeranden JOHAN ELIAS STRÖMBORG³, en yngre

¹ R. SIEVERS har i Finska Läkaresällskapets Handlingar, n:o 10, oktober 1899, i sin dödsruna över GUSTAF JULIUS STRÖMBORG, som dog den 17 oktober 1899, lämnat följande persondata:

»Gustaf Julius Strömborg föddes den 4 oktober 1830 i Petäjävesi, där hans fader var kapellan. Han blef student från Borgå gymnasium 1848, filosofie kandidat och promoverad magister 1853, medicine kandidat 1857, medicine licentiat 1861 och medicine doktor 1862, efter utgifvandet af disputationen »Om ögats accomodation». Han var assistentläkare vid allmänna sjukhusets i Helsingfors kirurgiska afdelning under åren 1861—1866. Under denna tid var han åren 1861—1865 kurator för medicinska fakulteten samt t.f. anatomie prosector från slutet af 1862 uti 1 ½ års tid, samt tjänstgjorde såsom Finska Läkaresällskapets sekreterare åren 1862—1866. År 1866 utnämndes han till slotts- och lasarettsläkare i Wiborg, där han, hugnad med professorstitel 1885, verkade ända till år 1897, då han som pensionerad bosatte sig i Borgå.

Med professor G. J. Strömborg har finska läkarekåren förlorat en af sina gedignaste medlemmar, lasarettsinstitutionen i landsorten sin banbrytare och vårt land en af sina plikttrognaste medborgare.»

Jag hänvisar ännu till den kortfattade men varmt tecknade bild VICTOR HOVING (1944, s. 91—93) givit av G. J. Strömborg från dennes verksamhet som läkare i Viborg.

² Se ELFVING 1923 och PALMGREN 1925b, s. 204—205.

³ Om sin morfar professorn JOHAN ELIAS STRÖMBORG har fil.dr KARIN ALLARDT-EKELUND i brev till mig av den 20 januari 1950 meddelat följande persondata: »F. 1833. Promoverades magister ultimus 1857. Samma år lektor

bror till den ovan nämnda Gustaf Julius Strömborg och senare främst känd som Runebergsbiograf, en botanisk resa till östra Nyland.

SAELAN hade under de föregående somrarna 1854 och 1855 bedrivit botaniska studier »inom största delen af Borgå socken och en del af Perno skärgård», J. E. STRÖMBORG åter inom Mörskom socken (SAELAN 1858, s. 11; jfr också ELFVING 1923, s. 5). Avsikten med sin resa till östra Nyland 1856 delgiver SAELAN i titeln på sin reseberättelse, där det heter: ». . . till närmare utredande af wexternas utbredning i detta landskap». Nära till hands ligger också antagandet, att Saelan lockats till östra Nyland av de intressanta fynd, som där tidigare gjorts av Edvin Nylander, G. R. Björkstén och G. J. Strömborg.

På denna resa kommo Saelan och Strömborg att exkurrera flitigt i Strömfors-Pyttis skärgård. Vi citera ur den i Societas' pro Fauna et Flora Fennica arkiv uppbevarade reseberättelse de tillsammans avfattat följande delar:

». . . Sedan wi bland annat besökt Kotka reste wi den 14:de (juli) till Pyttis socken. Och efter det wi genomkorsat fasta landet af denna socken nästan i alla riktningar reste wi den 20:de till Lovisa och sedan wi undersökt dess omgifningar, derifrån den 23:dje till Strömfors, numera som ett kapell förenadt med Lovisa. Efter det wi undersökt dess fasta del, foro wi den 27:de till skärgården, som hörer under samma kapell. Der finnes isynnerhet en holme, benämnd Wakterpää, som är anmärkningsvärd för de goda växter, hon inhyser.

i naturvetenskaperna vid Borgå gymnasium. Rektor vid gymnasiet 1862—72. Då gymnasiet uppgick i Borgå lyceum var han rektor där 1886—96. 1878 övertog S. efter skaldinnan Vilhelmina Nordström ledningen av Borgå privata fruntimmersskola, numera Strömborgska läroverket, som han förestod 20 år. 1871—78 folkskolinspektör, utarbetade det första reglementet för stadens folkskolor. Från dess grundande till sin död ledningen av stadens »folkbibliotek». Grundade Borgå folkhögskola — den första i vårt land år 1889. Ordf. i Djurskyddsföreningen. Medlem av stadsfullmäktige fr. det kommunalförvaltningen 1875 infördes till sin död. Stf. ordf. 1883—90. Ordf. i Drätselkammaren . . . Ordnade, förtecknade o. vårdade Runebergs hem sedan det inköpts av staten. 1898 hedersmedlem av Svenska Litteratursällskapet. Död 1900. Gift 1858 med Selma Julia Elisabet Duncker.» — Se vidare PALMÉN (1901, s. 129), C. G. ESTLANDER i Finsk Tidskrift 1901, s. 67, ANDERS ALLARDT i »Folkhögskolan i Borgå 1889—1901», ELFVING (1921, s. 226), YRJÖ HIRN i Finsk Tidskrift 1932, s. 40, och LISA ALLARDT (1948).

Sedan vi noggrannt undersökt denna skärgårdstrakt, begåfvo vi oss den 13:de Augusti till Hogland . . . Den 19:de reste vi derifrån till Kymmene sockens skärgård. Sedermera skildes vi åt den 21:sta, i det den ena af oss begaf sig upp till Artsjö, Lappträsk och norra delen af Strömfors . . . , då den andra i samma ändamål for till den ännu oundersökta delen af Pyttis skärgård. Den 31:sta Augusti ändades vår resa.»

Denna reseberättelse lämnar således endast de yttre konturerna för exkurrenternas vistelse i skärgårdsområdet. Ur den artförteckning med uppgifter om fyndorter, som återfinnes i SAELANS arbete av år 1858 »Öfversigt af de i östra Nyland vexande Kotyledoner och Ormbunkar», framgå däremot de besökta orterna. Saelan och Strömborg besökte sålunda följande orter i Strömfors skärgård: Ängsholmen, Sandholmen, Reimars (= Gäddbergsö), Bullers, Wahterpää, Löfö, Vyskö. Namnet Vyskö, som förekommer hos CEDERCREUTZ (1931), är synbarligen en omskrivning av allmogens namn på Byskär. Saelan anför från Vyskö arter sådana som *Acer*, *Fraxinus* och *Cotoneaster*. Dessa arter hava av mig blivit funna på Byskär. Någon annan ö med ett ens något så när likartat namn finnes över huvud ej i detta skärgårdsområde. Saelans Vyskö är således med största sannolikhet lika med Nylanders Bissö. Däremot har det inte kunnat fastställas om Kungshamnsområdet besöktes under de ifrågasvarande exkursionerna. Troligt är att så ej varit fallet, då detta namn återfinnes varken i »Öfversigten» eller på växtetiketter. Den lummighet och frodighet, som kännetecknar Kungshamnsområdet, samt den vackra lindskog, som här kommit till utveckling, skulle Saelan helt visst hava ansett vara värda ett omnämnande.

I Pyttis skärgård hava Saelan och Strömborg med säkerhet besökt Byön (= Hinkaböleöjen) samt det stora ölandet Mogenpörtö, där uppehåll gjorts i Tuuskas och i Hinkaböle. Hinkaböleområdet undersöktes synbarligen relativt grundligt att döma av det stora antalet växtfynd som därifrån omnämnas i Saelans arbete.

Med kännedom om att Saelan och Strömborg under sommaren 1856 exkurrerade i ett mycket vidsträckt område i östra Nyland och i västra Karelen samt på Hogland och sålunda inte kunnat ägna Strömfors-Pyttis skärgårdsområde ett alltför stort och långvarigt intresse, förstummas man inför det stora antal märkliga växt-

fynd, som under relativt få dagar gjordes. Det är rätt få märkligare arter, som först senare blivit iakttagna här. Lika imponerad blir man av den precision i tanke och den utomordentliga blick i uppfattandet av naturen, som äro så utmärkande för Saelans Öfversigt. Detta arbete, det första sammanfattande arbetet över floran i östra Nyland, är alltfortfarande ett givande verk, vilket senare tiders forskare ständigt komma att hava orsak att anlita. Saelan har till fullo uppfyllt den avsikt han haft med publiceringen av sin Öfversigt, där inledningen helt anspråkslöst börjar med meningen: »Egentliga ändamålet med denna öfversigt är endast att bana väg för en Flora öfver hela Nyland».

Saelans växtförteckning av 1858 jämte beriktiganden och rättelser till denna Öfversigt av åren 1858—1859 motsvarar naturligtvis ej fullt nutida krav på lokalfloror. Förekomsterna angivas vanligen med uttryck sådana som »h.o.d. längs kusten» (*Bidens cernua*, s. 28), »m.a.» (*Antennaria dioeca*, s. 29), »h.o.d. ymnig» (*Filago montana*, s. 29). Detta gäller främst de s.k. allmänare arterna. Däremot äro de mer eller mindre sällsynta arterna i allmänhet angivna från samtliga fyndplatser.

I några fall är dock Saelans etikettering av tillvaratagna prov av sällsynta arter bristfällig, ibland t.o.m. helt missvisande. Så är t.ex. på ett *Daphne mezereum*-prov och på ett *Satureja vulgaris*-prov fyndorten angiven med enbart Pyttis. Då de på dessa prov befintliga datumuppgifterna icke återfunnits på prov från skärgården, har det syntts antagligt, att de tagits i fastlandszonen. För detta antagande talar också den omständigheten, att de ifrågavarande arterna tillsvidare icke blivit funna i skärgården. Då på ett litet *Subularia aquatica*-prov etiketten, vilken som fyndort anger endast Pyttis, därtill upptager datumuppgiften 23.VIII.1856, kan den noggrannare växtplatsen lokaliseras till skärgården och närmare bestämt till Hinkaböle, där denna dag bl.a. *Ranunculus circinatus* insamlats. På samma sätt kan växtplatsen för ett *Calamagrostis purpurea*-prov, insamlat 1.VIII.1856 med etiketten Strömfors, förläggas till Bullers i skärgårdsområdet, då denna dag ett flertal prov insamlats här.

Ännu en omständighet, vid vilken inte alltid nödig vikt lägges, bör i detta sammanhang framhållas. Datumuppgifterna på etiket-

terna synas inte alltid vara fullt tillförlitliga. Ovan s. 7 nämndes redan, att A. E. NYLANDER på sitt *Lathyrus maritimus*-prov från Bissö har datumuppgiften 29.VI.1851, ehuru han i sin reseberättelse anger sin ankomst till Lövö lotsstation, därifrån exkursionen till Bissö gjordes, till den 30 juni. Då ett prov av *Ranunculus circinatus* insamlat av Strömborg och Saelan i Pyttis: Hinkaböhle bär datum 2.VIII.1856, kan denna datumuppgift icke vara riktig; datum bör vara 23.VIII.56, vilken dag ett betydande antal arter insamlats i Hinkaböhle. Den 2 augusti exkurrerade Saelan och Strömborg i Strömfors skärgård, där de denna dag tillvaratogo prov av *Asperula odorata*.

Vidare omnämner Saelan s. 66 *Polygonatum multiflorum* från Tuuskas i Mogenpörtö (citerat hos HJELT 1892, s. 120; i HMF med insamlingsdatum 26.8.1856). Märkligt är, att han inte anför arten från Strömfors. Trots ivrigt efterforskande har arten inte av mig återfunnits i Tuuskas. Måhända föreligger här en felaktig anteckning både i SAELANS Öfversigt och på växtetiketten. Artens förekomst i Tuuskas synes dock icke otänkbar, ehuru den icke blivit funnen på nytt. Möjligheten att den gått ut här är icke utesluten.

I Strömfors-Pyttis skärgårdsområde gjorde Saelan och Strömborg anmärkningsvärt många märkliga fynd av växtrariteter. Här må blott erinras om fynd av sådana som *Alisma gramineum* ssp. *Wahlenbergii*, *Cinna latifolia*, *Glyceria remota*, *Polygonatum multiflorum*, *Ceratophyllum demersum*, *Asperula odorata*. Också fynden av kransalgarterna *Nitella hyalina* och *N. batrachosperma* i Hinkaböle äro värda uppmärksamhet som de första fynden av dessa arter i vårt land (SAELAN 1858—1859, s. 250—252). CEDERCREUTZ (1933) upptager endast den sistnämnda arten. Troligt är, att Saelan sänt hela sitt material av *Nitella hyalina* till prof. Braun, som utfört bestämningarna. Denna art är senare funnen bl.a. i Pernå, i fastlandszonen av Pyttis och i Mussalo-området (Kymmene); se LEMBERG 1948—1949, s. 17—18.

År 1861 företog CARL JACOB ARRHENIUS¹ botaniska insamlin-

¹ Se PALMÉN 1901, s. 129.

gar i Strömfors skärgård. Han fann i juli detta år *Geranium palustre* i Kungshamn på Vahterpää-landet (FAGERSTRÖM 1950a, s. 39). Några skrifter av Arrhenius belysande växtvärlden i Strömfors-Pyttis skärgård äro icke kända; icke heller finnas säkra uppgifter om vilka delar av skärgården han besökt. Enligt uppgifter i Conspectus har han i Kungshamn funnit *Polygonatum multiflorum*, *Melampyrum nemorosum* och *Galium triflorum*; beläggexemplar av dessa ävensom av de nedan följande saknas dock i HMF. Enligt Conspectus har Arrhenius besökt också Bullers (fynd av *Ruppia rostellata*, *Najas marina*, *Carex brunnescens*, *C. aquatilis*, *C. pseudocyperus* och *Euphorbia palustris*) och Reimars, där han funnit *Lemna trisulca* »in freto inter Bullers et Reimars» samt *Drosera intermedia* vid Kasberget. Arrhenius måste också hava besökt Pyttis skärgård, då Conspectus omnämner av honom gjorda fynd av *Lemna trisulca* och *Cakile maritima* i Hinkaböle. Då beläggexemplar av de ovan anförda arterna icke äro för handen i HMF, har tidpunkten för Arrhenius besök i denna skärgård icke kunnat preciseras. Antagligt är dock, att ovan nämnda fynd gjorts sommaren 1861. Arrhenius uppgifter, som utan förbehåll upptagits av HJELT i Conspectus, kunna icke betvivlas.

Den 21—22 juli 1868 vistades MAGNUS BRENNER¹ på Pyttis: Fagerö. Han insamlade här den 21 juli bl.a. *Calamagrostis lanceolata*, *Galeopsis ladanum* och *Galium trifidum*; prov äro för handen i HMF. Enligt Conspectus har Brenner därtill funnit *Atriplex prostratum* på Fagerö; beläggexemplar saknas dock i HMF. Den 22 juli besökte Brenner Korsholm (Ristisaari), där han insamlat *Carex elongata* (HMF). Detta besök måste dock hava varit mycket flyktigt, då av holmens många märkliga arter därtill endast *Fraxinus*-förekomsten blivit känd i form av en uppgift i Conspectus med hänvisning till Brenner. Conspectus omnämner därtill *Avena pubescens* som funnen av Brenner i Pyttis. Ehuru närmare lokaluppgifter och beläggexemplar saknas, är det mycket sannolikt, att Brenner funnit arten på Korsholm. Några uppgifter om växtvärlden på Fagerö och Korsholm har Brenner icke publicerat.

¹ Se ELFVING hos PALMGREN 1929—1931, s. 195—199.

Sommaren 1868 exkurrerade Brenner främst på Hogland. Då i HMF äro för handen flere av honom insamlade växtprov från Hogland med datum 20 juli samt från slutet av månaden, måste besöket i Pyttis skärgård hava varit av helt tillfällig natur. Nära till hands ligger antagandet, att han medföljt hogländska fiskare på deras färder. Pyttis Fagerö var vid denna tid en viktig lotsstation, varför även den möjligheten förefinnes, att Brenner följt någon lots på en lotsning från Hogland till Fagerö.

En dryg vecka efter det Brenner gjort sitt strandhugg på Fagerö i områdets sydöstligaste del inträffade dåvarande skoleleven, sedermera filosofiemagistern, förste kammarförvanten etc. ISRAEL RICHARD GUSTAF SUCKSDORFF¹ i Tuuskas på Mogenpörtö-landet. Den 31 juli 1868 tillvaratog han här *Lemna trisulca*. Antagligt är, att Sucksdorff eftersökte *Cinna latifolia*, som tolv år tidigare av Strömborg och Saelan blivit funnen här. I slutet av juli och början av augusti 1870 gjorde han insamlingar i Strömfors skärgård, där han den 14 juli tillvaratog *Euphorbia palustris* i Bullers samt i samma trakt den 1 augusti *Potamogeton pusillus*. Följande år exkurrerade han åter i Strömfors skärgård och fann den 17 juli *Ceratophyllum demersum* i Jumalsundet mellan skärgården och fastlandsområdet. 1900 besökte Sucksdorff ånyo sin ungdoms jaktmarker. Den 9 augusti detta år insamlade han *Geranium palustre* i Kungshamn, på platsen för Arrhenius fynd av 1861 (FAGERSTRÖM 1950a, s. 39). Den 10 augusti fann han *Pyrola umbellata* i Bullers »i barrskog vid vägen till Reimars» och den 19 augusti *Euphorbia palustris*. Icke heller Sucksdorff har lämnat till eftervärlden några andra uppgifter om växtvärlden

¹ ISRAEL, RICHARD GUSTAF SUCKSDORFF föddes 25 februari 1856 i Helsingfors som son till prof. Christian Gustaf Sucksdorff (* 24.9.1824 i Lovisa, † 13.1.1880 i Tavastehus) och Vendla Evelina (Lina) Björkstén (* 8.2.1835 i Lovisa, † 3.1.1910 i Helsingfors). Student från Tavastehus gymnasium 1872, fil.kand. 1876, fil.mag. 1877; vistades i Paris 1878—1879; jurisutr.kand. 1882, auskultant i Åbo hovrätt samma år, extra kopist i senatens justitiedepartement 1882 samt följande år i ekonomiedepartementet; vicehäradshövding 1883, kanslist i senatens finansexpedition 1888, förste kammarförvant där 1889; idkade sakförarverksamhet (fattigsakförare) 1887—91. Dog ogift i hjärtslag under finnbastubad i Bromarf 19.8.1902. — Se vidare PALMÉN 1903, s. 189.

i Strömfors-Pyttis skärgård än några enstaka meddelanden till *Conspectus*; de ovan nämnda uppgifterna hava kunnat kontrolleras, då beläggexemplar finnas i HMF. En uppgift i *Conspectus*, enligt vilken Sucksdorff funnit *Polygonatum multiflorum* i Strömfors, kan icke kontrolleras. Ehuru beläggexemplar och närmare lokaluppgifter saknas, synes det antagligt, att han gjort detta fynd under något av sina många besök i skärgårdsområdet.

Det har varit även ur botanisk synvinkel en lycklig omständighet, att Strömfors skärgård ännu i medlet av 1800-talet var fiskrik. Denna fiskrikedom synes hava varit en av de främsta orsakerna till att de botaniskt intresserade och genom släktskap förbundna familjerna BJÖRKSTÉN, SUCKSDORFF, ARRHENIUS och STRÖMBORG under olika repriser vistats i denna skärgård; enligt meddelande av arkitekt WICTOR SUCKSDORFF voro familjefäderna mycket intresserade av fiske¹.

Till det som ur de tidigare meddelade biografiska data framgår, må följande ännu tilläggas:

I början av 1800-talet verkade i Lovisa tvenne bröder Sucksdorff: skeppsredaren och kommerserådet Israel och handlanden, vicekonsuln Christopher, sonsöner till släktens stamfader fältskärsgejällen, sedermera fältskären vid artilleriet Joachim Christopher Sucksdorff (Suxdorff, Sugsdorph etc.), som enligt traditionen med svenska trupper kommit från Pommern till Sverige och därifrån till Finland. De båda ovan nämnda bröderna Israel och Christopher voro gifta med tvenne systrar, Christina och Eva Andriette, döttrar till en från Sverige överflyttad »fältmedicus» och senare provinsialläkare i Lovisa, Mathias Åkerberg och dennes maka Catharina Ulrika Unonius, vilkas tvenne andra döttrar Ulrika och Catharina också voro gifta i Lovisa som Linderoos och Sibelius (farmor till Jean Sibelius). Familjerna bodde i gårdarna efter varandra norr om Västra Tullgatan. Enligt meddelande av arkitekt Wictor Sucksdorff voro »fruarna intresserade av trädgårdsskötsel». Vidare kan nämnas, att vicekonsuln Christopher Sucksdorff den 23 maj 1832 blev ledamot av Linnéska Samfundet enligt ett sirligt kallelsebrev med Linnés porträtt omslingrat av

¹ Det bör ännu beaktas, att Bullers hemman på 1800-talet ägdes av driftiga och kunniga allmogemän, som voro självskrivna ledare då det gällde att värna skärgårdsbefolkningens intressen: 1) Jonas Buller, vilken av ALLARDT (1923, s. 192) betecknas som »huvudet högre än socknens samtida allmogemän», och 2) Arvid Jonasson, som jämte sitt husfolk lämnat värdefulla upplysningar om allmogemålet åt AXEL OLOF FREUDENTHAL, som under åren 1867 till inemot 1880 på somrarna bodde på skärgårdshemmanet.

en linnearanka och med namnet »Herr Consul I. E. Socksdorff» präntat (kallelsebrevet i arkitekt Sucksdorffs sterbhus ägo). Denna kallelse, ävensom en s.k. »plantage», som han ägde vid en av de gamla bastionerna, utgör ett tydligt tecken på ett betydande botaniskt intresse hos denne vicekonsul.

Familjerna Sucksdorff och Björkstén voro nära lierade. Gustaf Richard Björkstén var bror till den redan nämnda I. R. G. Sucksdorffs mor Vendla Evelina (Lina) Björkstén, som i sin tur var småkusin till sin man, det ovan nämnda kommerserådets son Christian Gustaf. Kommerserådets dotter Elisabeth (Elise) åter var gift med Carl Jakob Arrhenius. Ännu kan nämnas att Gustaf Richard Björkstén var gift med Hilda Elfving, en syster till Fredrik Elfving. Genom familjen Björkstén är också familjen Strömborg nära släkt med familjerna Sucksdorff och Arrhenius. Bröderna Strömborgs mormor och Gustaf Richard Björksténs mor voro båda födda Unonius. Sällan, om någonsin över huvud, har botaniken i vårt land varit så rikligt omhuldad i en och samma släkt.

Om också Märten Magnus Wilhelm Brenner inte genom släktskap varit förbunden med de ovan nämnda familjerna, kan hans namn dock nämnas i samband med dessa. Såsom ELFVING (1929—1931, s. 195) påpekat, blev Brenner student från Borgå gymnasium, där J. E. Strömborg vid denna tid var lärare i naturalhistoria. ELFVING meddelar i.c. vidare: »Det förefaller icke otroligt att Brenners intresse för denna vetenskap [botaniken] framkallats eller stärkts av hans lärare i Borgå, den unge lektor Strömborg, vilken vid denna tid var en av vårt lands kunnigaste och mest intresserade botanister . . .».

OTTO COLLIN¹, skollärare i Tavastehus och flitig växtsamlare, har den 26 juli 1903 insamlat *Sagittaria sagittifolia* »på den östra stranden af den östra utflödsarmen af Kymmene älf vid landsvägsbron . . . i Strömfors» (HMF). Alla tecken tyda på, att Collin på denna samma resa besökt också Tuuskas på Mogenpörtö-landet. Ortsbefolkningen erinrar sig ännu en i något hänseende originell herre, som någon gång i början av detta sekel kommit till Tuuskas för att söka det märkliga, bredbladiga och välluktande gräs, som för länge sedan där blivit funnet. Collin har dock knappast lyckats finna arten (*Cinna latifolia*).

Mer än några andra botanister under senare tid hava CARL CEDERCREUTZ och ARVI ULVINEN berikat kannedomen om växtvärlden i Strömfors-Pyttis skärgårdsområde.

CEDERCREUTZ besökte 1928 Strömfors och Pyttis skärgårdar. Exkursionerna omfattade blott en dag i vardera skärgården, varför

¹ LEVANDER hos PALMGREN 1927, s. 116—117.

blott ett fåtal lokaler kunde bliva föremål för undersökning. I Strömfors exkurrerade han i Bullers och Kungshamn, i Pyttis i Tuuskas och på Korsholm (Ristisaari). På dessa korta exkursioner gjorde han dock flere intressanta fynd; därjämte beaktades även de allmänare arternas uppträdande. I den speciella delen av sin skrift av 1931 »Vergleichende Studien über die Laubwiesen im westlichen und östlichen Nyland» har CEDERCREUTZ lämnat betydande bidrag till kännedomen om lövängsfloran i området.

ARVI ULVINEN, en son av skärgården i västligaste Karelia australis, har lämnat varaktiga spår också i den botaniska utforskningen av Pyttis skärgård. Från 1931—1932 härstammar en uppsats, där följande växtformer omnämnas: *Polygonum Raji*, *Drosera anglica* × *rotundifolia*, *Alnus incana*, *A. incana* × *glutinosa* samt *Veronica spicata*¹. 1927 påbörjade ULVINEN en systematisk utforskning av strand- och vattenfloran i sin hemtrakt, skärgården väster om Kotka. Till en början inskränktes dessa studier till Mussaloskärgården utanför Langinjoki, den mellersta av Kymmene älvs mynningsarmar, men utsträcktes senare också till att omfatta den östligaste delen av Pyttis skärgård, den s.k. Steinsnäs-Krokö-arkipelagen samt Fagerö med Korsholm. Som ett synnerligen betydelsefullt resultat av dessa studier framlade han 1937 sitt arbete »Untersuchungen über die Strand- und Wasserflora des Schärenhofes am mittleren Mündungsarm des Flusses Kymijoki in Südfinnland». Om också en fyndortslista saknas i detta arbete, lämna dock goda kartor över ett betydande antal arter uppgifter om dessa arters uppträdande också i den östligaste delen av Pyttis skärgård. ULVINEN har ännu i ett senare arbete (1946) lämnat uppgifter om vegetationen och floran i detta skärgårdsområde.

Uppgifter om enstaka arters uppträdande i Strömfors-Pyttis skärgård finnas ytterligare hos HULTIN (1926, s. 16), CEDERCREUTZ (1933), MARKLUND (1940a, b), HONKAMIES (1941), LUTHER (1939—1940, 1941—1942) och FAGERSTRÖM (1941—1942a, b, 1948, 1949, 1950a, b).

För värdefulla upplysningar vid mina försök att vinna inblick i de inom undersökningsområdet verksamma botanisternas studier

¹ Ett i HMF uppbevarat prov hör till kollektivarten *V. longifolia*.

och levnadsförhållanden uttalar jag mitt tack till fil.dr KARIN ALLARDT-EKELUND, ingenjören ANTON AF FORSELLES och bibliotekarien ARVID HJ. UGLA (Uppsala). Mitt tack når ej mera rektorn AXEL ARRHENIUS, hovrättsrådet GÖSTA ARRHENIUS, lektorskan ANNA HERMANSSON, docenten T. J. HINTIKKA, fröken LESLIE LIMON och arkitekten WICTOR SUCKSDORFF.

LITTERATURFÖRTECKNING

- ALLARDT, ANDERS 1923: Strömfors socken. — S. 1—354. Helsingfors.
- ALLARDT, LISA 1948: I 1860-talets Borgå. — I »Barndomshemmet i våra minnen. Nitton finlandssvenskar berättar om sin barndom. Under redaktion av Gunnar Mårtensson.» S. 11—27. Helsingfors.
- ANDERSSON, N. J. 1852: Gramineae Scandinaviae. — I »Plantae Scandinaviae. Fasciculus secundus.» S. I—XIV+1—112. Holmiae.
- BRENNER, MAGNUS 1870: Bidrag till kännedom af Finska vikens övegetation. — Notiser Sällsk. F. Fl. Fenn. Förhandl. XI. S. 1—38.
- CEDERCREUTZ, CARL 1931: Vergleichende Studien über die Laubwiesen im westlichen und östlichen Nyland. Mit 24 Karten im Text. — Acta Bot. Fenn. 10. S. 1—63.
- 1933: Die Characeen Finnlands. — Memoranda Soc. F. Fl. Fenn. 8 (1931—1932). S. 241—254.
- ELFVING, FREDR. 1921: Societas pro Fauna et Flora Fennica 1821—1921. (Med tre taflor). — Acta Soc. F. Fl. Fenn. 50. S. 1—279.
- 1923: Minnestal över Anders Thiodolf Saelan hållet vid Finska Vetenskaps-Societetens sammanträde den 19 mars 1923. — Finska Vetenskaps-Societetens Minnesteckningar och föredrag. I: 8. S. 1—16.
- 1929—1931: Anders Thiodolf Saelan (hos PALMGREN 1929—1931). — Memoranda Soc. F. Fl. Fenn. 6 (1929—1930). S. 195—199.
- FAGERSTRÖM, LARS 1941—1942 a: *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb. i Pyttis skärgård. Ett bidrag till diskussionen om växternas invandring till Nyland. — Ibid. 17 (1940—1941). S. 50—66.
- 1941—1942 b: Några nya fynd av *Epilobium adenocaulon* Hausskn. och ssp. *rubescens* (Rydb.) Hiit. — Ibid. 17 (1940—1941). S. 66—68.
- 1948: Korsholm (Ristisaari) — liljekonvaljeön i Pyttis yttersta skärgård. En översikt. — Finlands Natur 7. S. 24—29.
- 1949: Mitt trevligaste floristiska minne. — Ibid. 8. S. 32—33.
- 1950a: Till kännedomen om vegetation och flora i Strömfors och Pyttis skärgårdar. I. — Memoranda Soc. F. Fl. Fenn. 25 (1948—1949). S. 36—43.
- 1950b: Skrivelse till Styrelsen för Societas pro Fauna et Flora Fennica angående fredande av Korsholm i Pyttis skärgård. — Ibid. 25 (1948—1949). S. 183—184.

- AF FORSELLES, JACOB HENRIC 1807: Tvenne nya Växter fundne i Sverige och beskrifne af . . . — Linnéiska Institutets skrifter. Första häftet. S. 1—16.
- HJELT, HJALMAR 1892, 1895, 1902: *Conspectus Florae Fennicae*. II—IV. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. 21: 1. 30. 35.
- HONKAMIES, ILMARI 1941: Muutamia Euphorbia palustris-löytöjä Pernajasta. — Luonnon Ystävä 45. S. 31—32.
- HOVING, VICTOR 1944: En wiborgare berättar för sina vänner. — S. 1—355. Helsingfors.
- HULTH, J. M. 1906: Linnéiska Institutets Skrifter. Första häftet. (Tryckt i Uppsala 1807.) Med fullständig text och inledning. Ånyo utgifvet. — S. I—IV + 1—18. Uppsala.
- 1927: Det första naturvetenskapliga studentsällskapet i Uppsala och dess arkiv. — Acta Bibliothecae R. Universitatis Upsaliensis. Vol. II. Symbola Litteraria. S. 219—229. Uppsala.
- HULTIN, HERMAN 1926: Pyttis socken. — S. I—XI + 1—326 + 1 karta. Helsingfors.
- LEMBERG, BERTEL 1948—1949: *Nitella hyalina* (DC.) Ag. anträffad i Stor-Pernåviken. — Memoranda Soc. F. Fl. Fenn. 24 (1947—1948). S. 17—18.
- LEVANDER, K. M. 1927: Otto Collin (hos PALMGREN 1927). — Ibid. 1 (1924—1925). S. 116—117.
- LUTHER, HANS 1939—1940: Über das Vorkommen von *Utricularia neglecta* Lehm in Finnland. (Aus der Zoologischen Station Tvärminne.) — Ibid. 15 (1938—1939). S. 34—49.
- 1941—1942: Najas marina L. funnen i Jakobstads skärgård. — Ibid. 17 (1940—1941). S. 43—50.
- MARKLUND, GUNNAR 1940a: Die in Finnland vorkommenden *Odontites*-Sippen. — Ibid. 16 (1939—1940). S. 59—63.
- 1940b: Die *Taraxacum*-Flora Nylands. Mit 108 Karten und 33 Figuren. — Acta Bot. Fenn. 26. S. 1—187.
- NYLANDER, A. E. 1851: Berättelse öfver en naturhistorisk resa i södra Finlands östra skärgård verkställd sommaren 1851. Manuskript.
- PALMÉN, J. A. 1901: Ordförandens årsberättelse. — Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 27 (1900—1901). S. 126—133.
- 1903: Årsberättelse rörande Sällskapets verksamhet 1902—1903. — Ibid. 29 (1902—1903). S. 183—190.
- PALMGREN, ALVAR 1925: *Societas pro Fauna et Flora Fennica* 13.5.1921—13.5.1922. — Ibid. 48 (1921—1922). S. 194—209.
- 1927: *Societas pro Fauna et Flora Fennica* 13.5.1924—13.5.1925. — Memoranda Soc. F. Fl. Fenn. 1 (1924—1925). S. 111—127.
- 1929—1931: *Societas pro Fauna et Flora Fennica* 13.5.1929—13.5.1930. — Ibid. 6 (1929—1930). S. 188—204.
- RUPRECHT, F. J. 1845: In historiam stirpium Florae Petropolitanae diatribae. — Beiträge zur Pflanzenkunde des Russischen Reiches. Herausgegeben von der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Vierte Lieferung. S. 1—93. St. Petersburg.
- SAELAN, THIODOLF 1858: Öfversigt af de i östra Nyland vexande *Kotyledoner* och *Ormbunkar*. — Notiser Sällsk. F. Fl. Fenn. Förhandl. IV, ny serie I. S. 1—77.
- 1858—1859: Tillägg [till föreg.]. — Ibid. IV, ny serie I. S. 249—253.
- 1891—1892: Minnesord öfver Anders Edvin Nylander. — Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 18 (1891—1892). S. 254—255.

- ULVINEN, ARVI 1931—1932: Kasvilöytöjä Pyhtään saaristosta (N) 1. — Memoranda Soc. F. Fl. Fenn. 7 (1930—1931). S. 256—257.
- 1937: Untersuchungen über die Strand- und Wasserflora des Schärenhofes am mittleren Mündungsarm des Flusses Kymijoki in Südfinnland. (14 Abbildungen, 37 Karten und 23 Tabellen im Text.) — Ann. Bot. 'Vanamo' 8: 5. S. I—IV+1—152.
- 1946: Piirteitä Etelä-Kymenlaakson kasvistosta. — Puoli vuosisataa kulttuurityötä Kymenlaaksossa (Kotkan Suomalaisen yhteiskoulun yhteislyseon muistojulkaisu 50-vuotisjuhlaan). S. 88—105. Kotka.

MIGRATION IN SOME SPECIES OF EMBERIZA DURING THE LATE PLEISTOCENE

BY

HENRIK WALLGREN

According to the most widely held view, migration is as old as are modern birds as a group: its history should be traced back to early Tertiary (compare e. g. MAYR & MEISE 1930, WOLFSON 1948, MOREAU 1951, 1952, SCHÜZ 1952). This pertains to the anatomical and physiological foundations for the migration phenomena. Since they were established, practically unlimited possibilities of adaptive variation in the behaviour of birds have existed, including a migratory pattern as one of the variable components. It is, however, impossible and, owing to the plasticity of migratory behaviour, not even necessary to follow the evolution of bird migration back to its first beginnings. MAYR & MEISE stress rightly that »die präglazialen Vogelzugerscheinungen können für die Betrachtung heutiger Verhältnisse völlig ausser acht gelassen werden».

MOREAU (1954) points out that every attempt to reconstruct the history of a Palearctic bird species during the Pleistocene must be purely speculative. One has to adopt a deductive method. The present distribution and migration of a bird form the starting point. A thorough knowledge of the ecology and physiology of the species is necessary. The climatic and vegetational changes in its range and adjacent areas during the period discussed should be known. There are many risks and pitfalls in reasoning of this type. The result can be more or less reasonable, but it will always belong to the category of undemonstrable hypotheses. I wish to stress that the suggestions on the following pages are put forward in awareness of this fact.

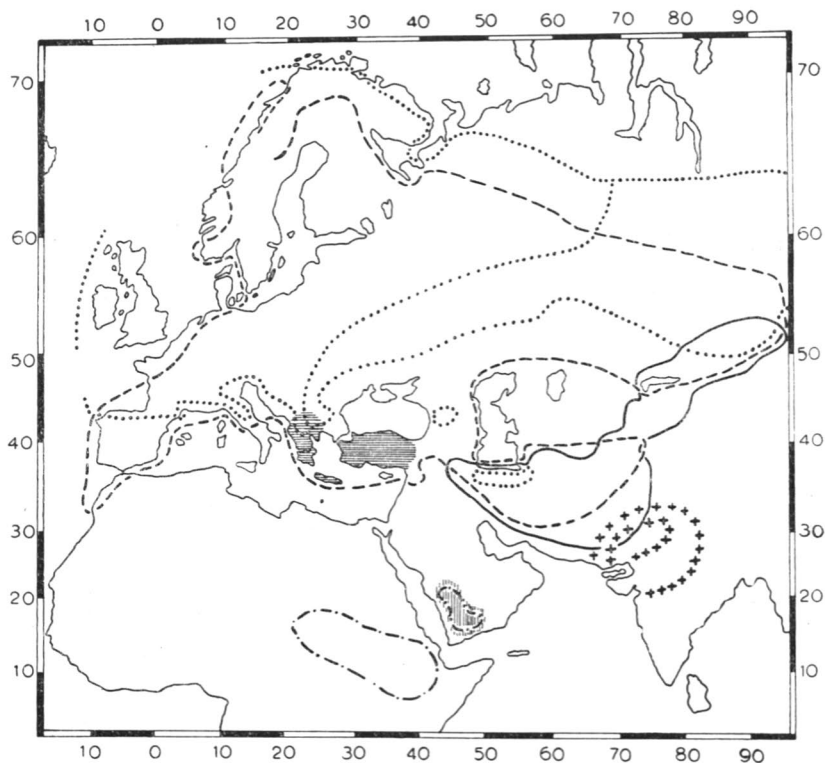


Fig. 1. Breeding ranges: Dotted line *Emberiza citrinella*; broken line *E. hortulana*; horizontally shaded area *E. caesia*; full line *E. buchanani*. Note the dotted line indicating intermingling area of *E. citrinella citrinella* in the west and *E. c. erythrogenys* in the east, and the two separate ranges of the latter race in Caucasus and south of the Caspian Sea. *E. citrinella* extends as far as 110°E.

Wintering ranges: dots and dashes *E. hortulana*; vertically shaded area *E. caesia*; lines of crosses *E. buchanani* (only approximately indicated).

(According to DEMENTIEV & GLADKOV 1954 and WALLGREN 1954.)

When I venture on a discussion of the problem there are two reasons. Firstly, I hope that the possibilities of the comparison between closely related species in the study of bird migration would be elucidated from a side, which was only touched upon in my earlier reports (WALLGREN 1952, 1954). Secondly, it may contribute to the growing evidence pointing in the direction that the migration of each bird species constitutes its own problem concerning its mechanism as well as its history.

In two earlier reports (WALLGREN l.c.), I have described experiments on the energy metabolism of the wintering yellow bunting (*Emberiza citrinella* L.), and the migrating ortolan bunting (*E. hortulana* L.). Some correlations with distribution and migration were fairly well established and may have a bearing on the evolutionary problems involved. Here the evolution of the ortolan's migration will primarily be discussed, with some reference to the yellow bunting and to *E. caesia* and *E. buchanani*. Both of the latter seem to be closely related to the ortolan (see, for instance, HARTERT 1910 and PETERSON & AL. 1954). The present breeding ranges of all four species and the winter quarters of the three latter are shown in Fig. 1.

CENTRE OF DISTRIBUTION

On the basis of the present distribution of the genera and species of the *Emberizinae*, DUNCKER (1912) concluded that the south-western part of North America was the primary centre of distribution of the group. From there, emigration to Eastern Asia would have occurred. DUNCKER supposed that the Asiatic populations were isolated from the American ones by the Cordilleran ice-sheet. From a centre situated approximately in the Manchurian region, the group spread over Asia except for India, and further to Europe and Africa.

I am inclined to accept the main views held by DUNCKER, but one has to keep in mind that (as pointed out by DEEVEY 1949) the present distribution of a group does not necessarily reflect the history of its distribution. In DUNCKER's time the Ice age was not sufficiently well studied for an evaluation of the time since the separation of the supposed American and Asiatic groups. The first Pleistocene glaciation in Europe probably began some 600,000 years ago (ZEUNER 1950). A definite correlation of the glaciations in Europe and America is not yet possible. According to WRIGHT (1937), however, the glaciations in North America successively shifted eastward. Thus the earliest one should have been that during which the Cordilleran ice-sheet was formed. This would have happened about 600,000 years ago.

During the Pleistocene, there was at times a landbridge between Asia and America (at Bering Strait), but apparently the conditions

were not sufficiently favourable to permit a new immigration of *Emberizinae* from America to Asia. In the Old World, however, the invasion was successful. There is some paleontological evidence indicating the occurrence of birds belonging to the genus *Emberiza* in Central and Western Europe early during the Pleistocene (LEPIK-SAAR in litt., MOREAU 1954).

As regards the ortolan, DUNCKER arrives at the conclusion that it belonged to a group of species with a postglacial distribution centre in the Turkestan area. The present range of *E. buchanani* (compare the map) should approximately represent the ancient range of *buchanani*, *caesia*, and *hortulana*. From there, the ortolan would have spread westward over Iran, Asia Minor, and the Balkans to South and Central Europe, and from the Balkans northward to Russia and Fennoscandia. DUNCKER supposes that the range has only recently been extended to Western Europe.

Probably the postglacial spread of the ortolan started from a centre in Western Asia. This was, however, apparently situated farther south than DUNCKER believed. Climatic and other evidence (to be discussed below) point in this direction. It seems possible that it has occurred in the region east of the Mediterranean, in Western Iran, Syria, Palestine, Northwestern Arabia, and perhaps in North Africa, too. In the following section some known climatic changes within this area during the late Pleistocene will be briefly described.

CLIMATIC CHANGES IN THE NEAR EAST DURING THE LATE PLEISTOCENE

This sketchy account is based mainly on data from ZEUNER (1950) and MOREAU (1954), although some information referred to by MOREAU (1930) has also been used.

The Pleistocene was characterized throughout by a very fluctuating climate. Four glaciations with corresponding interglacial periods represent the main variations during this time: besides, the different glaciations were more or less subdivided by warmer interstadials. Only the northernmost parts of the area discussed here had typical cold oscillations. Farther southward, pluvial periods cor-

responded to the glaciations in the north, and the interstadials were characterized by warmer and drier conditions. Still farther south, the correlation with the glacial phases was disturbed by oscillations of the caloric equator.

Turning now to the late Pleistocene, we find that during the Penultimate Glaciation, i.e. from about 235,000 to 180,000 years ago, the climate within the whole region was humid and relatively temperate. A fluctuation to drier conditions was possible during the interstadial, but hardly conspicuous. In the southern parts of the Sahara, the climate was much better than now owing to a shift of the caloric equator. The savannahs of the Sudan probably were in direct connection with the savannahs and forests of North Africa.

The last interglacial (180,000 to 120,000 years ago) had a warmer and drier climate. It seems, however, that the region did not become as dry as it is now. ZEUNER suggests that the groundwater would have remained sufficiently high to permit savannah growth in the wadis, thus preserving chains of vegetation from the Mediterranean to the Sudan.

During the last glaciation, the climate in the northern part of the region, around the 40th parallel, was again temperate and humid, and during the glacial maxima even cool. In the south (Palestine), however, the climate was dry during the interstadial, some 95,000 years ago. In this region, there were again forests during the culmination of the second part of the last glaciation about 70,000 years ago. Since that time Arabia, Palestine, and North Africa have continuously grown drier. It is known, however, that even at the beginning of historical time, about 5,000 B.C., conditions were more favourable than they are now.

SPEED AND CHARACTER OF EVOLUTION

It is known that two species of elephants have developed from one common ancestor in half a million years (*Elephas primigenius* and *E. antiquus*), but that no new species of mammals have arisen since the last interglacial (ZEUNER 1950). Thus forms existent have not changed appreciably in the last 180,000 years following the

Penultimate glaciation. On the other hand, many cases have been described in which geographical races have developed since the last glaciation, i.e., in the last 10—20,000 years. In some cases, still shorter times have been assumed (MOREAU 1930, HUXLEY 1948, ZEUNER l.c.). It is, however, implicit that the fastest differentiation has generally occurred in small, isolated groups and thus can be ascribed to the well known insular effect.

There are five genera of *Emberizinae* in Eurasia and Africa. Of these, the largest is *Emberiza*. DUNCKER supposed them all to have a common ancestor, isolated from its American relatives by the Cordilleran ice-sheet. In the light of present knowledge of the speed of evolution, however, this seems improbable. Presumably several forms had spread from America to Asia, or several divergent lines had developed in Asia, before interchange between the two continents was barred.

The history of the species here discussed cannot be traced farther back than the last interglacial (about 150,000 years ago). It seems most probable that their ancestors at that time were fairly similar to the present yellow buntings, ortolans, etc. But changes have certainly occurred. In studying the evolution of migration, it would be of great interest to know whether the primary differentiation was that between the migratory and the non-migratory habit or, for instance, between cold-tolerant and less cold-tolerant physiological characteristics.

It is risky in a case like this to assume that fundamental physiological changes have not occurred. Changes in the choice of habitat (MAYR 1951) and also in the migratory habits (cf. p. 11), can develop within a comparatively short time, and at least the former are probably accompanied by some changes in tolerance. On the other hand, behaviour patterns may be very conservative. Temperature preferences and requirements seem, however, to be primary factors of great importance in the case of seed-eaters such as the birds discussed here. If we assume that at the beginning of the period in question the ortolan was about as hardy as the yellow bunting is now, it is not easy to see how its migratory habit could have developed. On the other hand: how could the yellow bunting begin to winter if it

did not have from the outset a good tolerance of cold? Thus I believe that within the group *Emberizinae* the differentiation in migratory and non-migratory types has most probably been strongly influenced by the physiological characteristics of the different evolutionary branches.

EMBERIZA CITRINELLA

Presumably, the yellow bunting and the ortolan are rather closely related. There are, however, some striking differences. These include temperature tolerance and migration. The choice of habitat is also, on the whole, different. Yellow buntings and ortolans may nest in the same place, but such cases are not very frequent. The ortolan is a typical bird of the steppes which has moved into the culture steppe, whereas the yellow bunting is adapted to life at the forest edges. As pointed out above, the yellow bunting was probably already a hardy bird of the northern coniferous forests at the beginning of the last interglacial. It apparently shared its good cold tolerance and weak tendency to migrate with some other *Emberizae*.

If this is so, it would help to explain the occurrence of the two races *E. citrinella citrinella* and *E. c. erythrogenys*. It seems that during the glaciation the yellow bunting would have been forced back to the areas of coniferous forest in the Iberian, Apenninian and Balkan Peninsulas. Especially during the two latter cold maxima of the last glacial period (about 72,000 and 22,000 years ago), the forests in the southwest and in the southeast were connected only by a narrow zone between the Alps and the Mediterranean. This may have been the case during a period sufficiently long to produce the western and the eastern races of the yellow bunting, which now meet in western and central Russia (compare the map). This seems still more likely because the last interstadial was cool.

Another possibility is that a portion of the yellow buntings survived in Western Asia. In this way the present distribution of the two races is perhaps more easy to understand. The climatic and vegetational sequences of these regions are not, however, sufficiently well known to permit any conclusions.

The influence of isolation during the Ice Age on the systematic differentiation of the European avifauna is well known. A case of racial differentiation during the last glaciation in America is that of *Passerella iliaca* (SWARTH 1920).

EMBERIZA BUCHANANI, E. CAESIA AND E. HORTULANA

The present distribution of these three apparently closely related species is shown on the map. Their ancestor — or ancestors — have most probably existed for a long time in Western Asia and adjacent areas. The fluctuations of the climate during the Pleistocene have thus had a profound influence on their existence. It is extremely difficult to judge whether from the beginning they represented a branch of their genus with a definite migratory urge or not. If they had about the same temperature tolerance as that of the present ortolan, the conditions during late Pleistocene would at times have been such as to produce no definite need for migration.

For instance, the last great pluvial in the Sahara—Arabia region, caused by a northward shift of the caloric equator, lasted from about 235,000 to 70,000 years ago. As it was contemporaneous with the Penultimate glaciation the whole region evidently provided a rather favourable vegetation some 200,000 years ago. At this time, there may have been a common ancestor, or a group of less differentiated birds, adapted to a relatively stationary life in a steppe and savannah area of comparatively temperate character. During the repeated warm and dry oscillations since that time, there have apparently been at least the following possibilities for the birds to respond to the changes:

- (1) Extermination of some populations.
- (2) Improved adaptation to heat and dryness.
- (3) Adaption to a life in the cooler mountains.
- (4) Expansion northwards when the climate became sufficiently warm.
- (5) Combined with expansion northwards or into the mountains, development of either winter flight or cold-hardiness.

(6) Expansion southward to Africa.

Of these possibilities, (1) has most probably been frequently realized. Simultaneously occurring range fluctuations may have facilitated the survival of the species considerably.

If the ancestors of *E. hortulana*, *caesia*, and *buchanani* 200,000 years ago lived as suggested above, they were first exposed to a drying up of the land about 180,000 years ago. During the 60,000 years that the interglacial lasted, the region was not as dry as now. It was, however, most probably sufficiently dry to exterminate some populations of the birds. Possibility (2) may have been of some importance. And the amelioration of the climate may have effected the realization of (3) and (4). Thus selection in favour of (5) came into play. Such a hypothesis seems probable in the light of the winter quarters of the three species. *E. buchanani* and *caesia* were the respective eastern and western forms, the ortolan's ancestors living between the other two. *E. buchanani* and *caesia* began specialization for a life in the cooler mountains, combined with winter flight. As *buchanani*'s ancestors lived in the eastern mountains, some of them could easily begin to winter in India. It is quite probable that they survived during the last glaciation at least in the southeastern parts of their present region. There may have been selection in favour of individuals wintering in India, caused e.g. by climatic conditions, and thus the present state may have been achieved.

E. caesia winters in Southern Arabia. During the last interglacial it was probably adapted to a life in the same mountains where it occurs now. During the last glaciation its range may have shifted southward to the mountains of Palestine and Lebanon. When it expanded northwards after the glaciation, it was apparently already so specialized to life in the barren mountains that it could not advance beyond its present area. In the case of *caesia* as well as that of *buchanani*, it is difficult to explain how the isolation was effected, which resulted in the ecological differentiation that obviously has occurred. One possibility could be that the open land areas in the mountains of Western Asia and the Balkan Peninsula have been separated from other steppes by forests. This may have been the case during the last interglacial.

The ortolan winters in Southern Arabia and East Africa. As *caesia*, it is extremely rare in India. There is some evidence that it winters in West Africa, too. This is, however, most probably not a common habit. It presumably represents a new development tendency of the ortolans in Western Europe.

During the last interglacial, a portion of the ancestors of the ortolan could apparently live as stationary birds in the Near East. Fully developed migration must have occurred, too. Northward expansion was, of course, possible, but it could not be realized without the development of winter flight. As was pointed out before, a primary condition for this was a poor ability to withstand winter conditions: this may have been linked with the adaptation to warm and dry conditions. It formed a stable basis for a selective process leading to stabilized autumn migration.

Migration may have occurred to a restricted extent throughout the last glaciation. If this was the case, the number of migrating individuals could easily increase during the interstadials. The ortolan may, however, have lived as a stationary bird in a fairly wide area in the Near East and possibly in North Africa, during the 50,000 years from the beginning of the last glaciation until the Sahara began to dry up some 70,000 years ago.

During the last 70,000 years, the »habitable» part of the »original» range has been steadily shrinking. This process began in the south; but after the culmination of the last glaciation 22,000 years ago, it spread to the northern part of the Mediterranean area, too. This must have led to extermination of the stationary, nesting populations in this area. The phenomenon gained still more selective importance by favouring those individuals which migrated over the area and followed the retreating steppes and savannahs southwards. The possibility (6) was never realized, presumably because the birds were so adapted to a dry climate that they could not tolerate the rainy season in Africa. Nowadays, the ortolan is most probably unable to nest in Africa (cf. WALLGREN 1954). Thus by the end of the last glaciation there was a group of migrating ortolans which formed the basis for the rapid advance northwards and westwards. The dominance of the migrating birds was still more easily achieved

because the stationary birds died out in the south. Thus selection has been of great importance in the evolution of the present state, when the ortolan migrates from a nesting area in the north to winter quarters in the south through areas which probably have been its ancestral home.

I have earlier (WALLGREN 1954) discussed the possibility that the ortolan's seemingly early departure in the autumn owes its origin to selection of those individuals leaving early. The reason would be that the formation of fat depots — which are very important for the performance of migratory flights — proceeds more easily in warm than in cold weather. This selection has resulted in the development of an inherent and inheritable releasing mechanism. This hypothesis was experimentally supported. It may be, however, that it is not alone sufficient to account for the fact that the ortolan migrates in September even in the southernmost parts of its range. The social tendency existing even in relatively solitary birds may contribute. Thus the ortolans living in the south may be stimulated by migrating individuals from the north. It is to be noted that there is a clear tendency for the territories of the ortolans to be aggregated, like those of the yellow bunting and *Carpodacus erythrinus* (own observations) and that ortolans frequently form small swarms during migratory flights.

DISCUSSION

It seems that the ortolan has developed migratory behaviour within a comparatively short time. It may be that the tendency to migrate is old and that true migration in some degree occurred throughout the last glaciation. This need not, however, have been the case: the disposition for migratory behaviour comprises great plasticity and very different reactions to different conditions. The adaptive, dynamic features of migration, as they appear, for instance, in the changing behaviour of some Fennoscandian birds, have been emphasized by PUTZIG (1938), and by later workers such as THOMSON (1951, 1953), SCHÜZ (1952), and SVÄRDSON (1953). A possibly analogous case to that described here for the ortolan is that of

Serinus serinus. Within the last century this bird has extended its range into Central Europe and is there represented by a migrating population. Farther south, it is a non-migratory species, (see e.g. MAYR & MEISE 1930, MAYR 1951, SCHÜZ 1952). Such a process deserves special attention, because here we have developing in our own time a change in behaviour of the same type as has earlier given rise to so many migrating populations. It seems not improbable that the invasion of the species had been preceded by a process during which a migratory stock was stabilized at the northern boundary of the species. Once this was established, the necessary conditions for the northward spread were present. A northward expansion and subsequent adoption of migratory behaviour seems unlikely.

In my opinion the very dynamic character of migration renders it difficult in many cases to separate the selective factors from those operating in the release of migration. WOLFSON (1948) and THOMSON (1951) regard this distinction as essential. THOMSON (l.c.) assumes that the events in the bird's year are adapted to changes in the environment, as a result of natural selection, but that there should be a fundamental distinction between these and the timing operation bringing the adaptation punctually into play. He also thinks that migration «except in the case of weather movements and the like, is not stimulated by the actual conditions to which it is primarily adapted».

This remark is typical of a common tendency to look upon present phenomena as a relatively stable and fixed product of an evolutionary process, confined to some remote past. Each biologically vigorous species has, however, to maintain a certain amount of direct contact with the environment, has to «experiment» in various directions in order to be able to meet changing conditions in an adequate way. Therefore, I believe that such a distinction as that suggested by THOMSON is in many cases difficult to make. We can distinguish between the selective factors originally bringing migration into play and these operating now: but in many cases we have no safe basis for the assumption that the timing and regulation of migration is not more or less influenced by external factors with selective importance.

SUMMARY

The assumption is made that the first step in the evolution of different migratory habits within the genus *Emberiza* was the splitting into physiologically different types. According to this hypothesis, *E. citrinella* would already have represented a coldtolerant type when the last interglacial began, whereas the ancestors of *E. buchanani*, *E. caesia*, and *E. hortulana* were adapted to warmer and drier conditions. Such a difference made the selective effect of the same climate changes different in different types of birds.

It is considered probable that the two races *E. citrinella citrinella* and *E. c. erythrogegens* were produced during the last glaciation as a result of partial separation of a southwestern and a southeastern stock of the birds.

The three other, apparently closely related species, have presumably spread from a centre in the Near East, where favourable climatic conditions may have allowed the existence of stationary populations during certain periods of the late Pleistocene. The subsequent drying up of the land combined with amelioration of the climate in the north may have been responsible for retreat into the mountains (*caesia* and *buchanani*), a northward invasion (*hortulana*), and, as a result of selection, development of winter flight in all three groups. Simultaneously, the drying up of the land favoured individuals migrating farther southward in the autumn, over the spreading deserts to the retreating savannahs.

Acknowledgements. My thanks are due to Professor PONTUS PALMGREN for his kind interest in my work. For valuable discussions and suggestions I am further indebted to Drs. GÖRAN BERGMAN, LARS V. HAARTMAN and BJÖRN KURTÉN, and for assistance with paleontological data to Dr. J. LEPIKSAAR.

Mrs. JEAN MARGARET PERTTUNEN has corrected the language.

LITERATURE CITED

- DEEVEY, E. S. 1949. Biogeography of the Pleistocene. Bull. Geol. Soc. Am. 60: 1315—1416.
- DEMENTIEV, G. P. & N. A. GLADKOV 1954. Ptitsi sovietskogo sajusa. Tom V. Moskva.
- DUNCKER, H. 1912. Die Verbreitung der Gattung *Emberiza*. J. f. Orn. 60: 69—95.
- HARTERT, E. 1910. Die Vögel der paläarktischen Fauna. I. Berlin.
- HUXLEY, J. S. 1948. Evolution. The modern synthesis. London.
- MAYR, E. 1951. Speciation in birds. Proc. Xth Int. Orn. Congress: 91—131.
- MAYR, E. & W. MEISE 1930. Theoretisches zur Geschichte des Vogelzuges. Vogelzug 1: 149—171.
- MOREAU, R. E. 1930. On the age of some races of birds. Ibis VI, 12th Ser.: 229—239.
- MOREAU, R. E. 1951. The migration system in perspective. Proc. Xth Int. Orn. Congress: 245—248.

- MOREAU, R. E. 1952. The place of Africa in the palearctic migration system. *J. Animal Ecology* 21: 250—271.
- 1954. The main vicissitudes of the European avifauna since the Pliocene. *Ibis* 96: 411—431.
- PETERSON, R., G. MOUNTFORT & P. A. D. HOLLIM 1954. A field guide to the birds of Britain and Europe. London.
- PUTZIG, P. 1938. Der Frühwegzug des Kiebitzes (*Vanellus vanellus* L.), etc. *J. f. Orn.* 86: 123—165.
- SCHÜZ, E. 1952. Vom Vogelzug. Grundriss der Vogelzugskunde. Frankfurt a.M.
- SVÄRDSON, G. 1953. Visible migration within Fenno-Scandia. *Ibis* 1953: 181—211.
- SWARTH, H. S. 1920. Revision of the avian genus *Passerella*, etc. Univ. Calif. Publ. Zool. 21: 75.
- THOMSON, A. L. 1950. Reproduction, migration and moult: factors controlling the annual cycle in birds. Proc. Xth Int. Orn. Congress: 241—244.
- 1953. The study of the visible migration of birds: an introductory review. *The Ibis* 95: 165—180.
- ZEUNER, F. E. 1950. Dating the past. London.
- WALLGREN, H. 1952. On the dependence of standard metabolism upon environmental temperature in the Yellow Bunting (*Emberiza citrinella* L.), and the Ortolan Bunting (*E. hortulana* L.). *Ornis Fenn.* XXIX: 44—48.
- 1954. Energy metabolism of two birds of the genus *Emberiza* as correlated with distribution and migration. *Acta Zool. Fenn.* 84: 1—112.
- WOLFSON, A. 1948. Bird migration and the concept of continental drift. *Science* 108: 23—30.
- WRIGHT, W. B. 1937. The Quaternary Ice Age. 2nd. ed., London.

ZUR BIOLOGIE DER GOLDAMMER, EMBERIZA CITRINELLA L.

HENRIK WALLGREN

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. Einleitung	2
2. Das Untersuchungsgebiet	2
3. Methodik	3
4. Die Beobachtungen auf der Linie	4
5. Beziehen der Reviere und Stabilisierung derselben	6
a. Einwirkung von Schnee und Witterung	6
b. Rudimente des winterlichen Verhaltens	7
c. Beziehungen zum Revier: Kampf und Nahrungssuchen	9
d. Beziehungen zwischen den Geschlechtern	10
e. Gesang und Tagesrhythmus	11
f. Lage und Grösse der Reviere	14
6. Das Nisten	15
a. Bau und Lage der Nester	15
b. Eierlegen und Brüten	16
c. Beziehungen zwischen den Geschlechtern	17
d. Fütterung und Hudern der Jungen	20
e. Vom Verlassen des Nests zur Auflösung der Brut	26
f. Dauer der Nistperiode und Brutzahl	27
7. Verlassen der Reviere und Mauser	28
8. Herbst	29
9. Winter	29
a. Das Verhalten	29
b. Der Tagesrhythmus	32
10. Übernachten: Beginn und Aufhören der Tagesaktivität	34
11. Diskussion	38
12. Zusammenfassung	41
Zitierte Literatur	42

1. EINLEITUNG

Während der Jahre 1949 und 1950 — vor allem in den Frühlingsmonaten 1950 — hatte ich Gelegenheit das Leben der Goldammer zu beobachten. Später kam es noch zu zufälligen Beobachtungen.

Die Arbeit war keineswegs systematisch. Indessen dürfte sie einen Vergleich mit den Verhältnissen in anderen geographischen Gebieten ermöglichen.

Erst während der letzten Jahre ist die Goldammer Gegenstand genauerer Studien geworden (DIESELHORST 1949, 1950). Verschiedene Seiten der Biologie und des Verhaltens der Art wurden schon z. B. von HOWARD (1920), STEINFATT (1940), FREITAG (1942, 1949), GEYR VON SCHWEPPEBURG (1942), KLOCKARS (1947) und FRANZ (1949) behandelt. DIESELHORSTS Arbeiten sind besonders wegen des umfangreichen Materials und wegen ihrer scharfsinniger Durchführung zu erwähnen.

Die Arbeit wurde auf Anregung von Professor Pontus Palmgren unternommen, und ich möchte ihm hier meinen herzlichen Dank für wertvolle Ratschläge und Kritik während der Arbeit aussprechen, so auch Dr Lars von Haartman. Dr Einari Merikallio und Dr Göran Bergman bin ich für Besprechungen über verschiedene Fragen dankbar.

2. DAS UNTERSUCHUNGSGBIET

Das Beobachtungsgebiet liegt in West-Nyland auf 60°20' nördlicher Breite und 24°20' östlicher Länge (Karte 1 S. 4-5). Es umfasst ca. 350 ha ziemlich flachen Ackergeländes, welches von einer Landstrasse und der Eisenbahnlinie Karis—Hyvinge durchquert wird. Auf diesen Feldern liegen drei Hügel. Deren nördlichster ist bebaut, auf den beiden anderen stehen einige Häuser, zum Teil sind sie jedoch mit Wald bedeckt. Im NW erhöht sich ein Moränengrat (ein Ausläufer vom Salpausselkä), und parallel zu ihm läuft im SO ein Felsenrücken. Auf diesen Höhen, die sich 30 bis 50 m über die Felder erheben, wächst Nadelwald. Im SW wird das Ackerland von teilweise tief liegendem, dichtem Fichtenwald begrenzt, und im NO beginnen die

Felder des angrenzenden Dorfes. Im NO liegt auch der See Enäjärvi, dessen Ufer steil abstürzen.

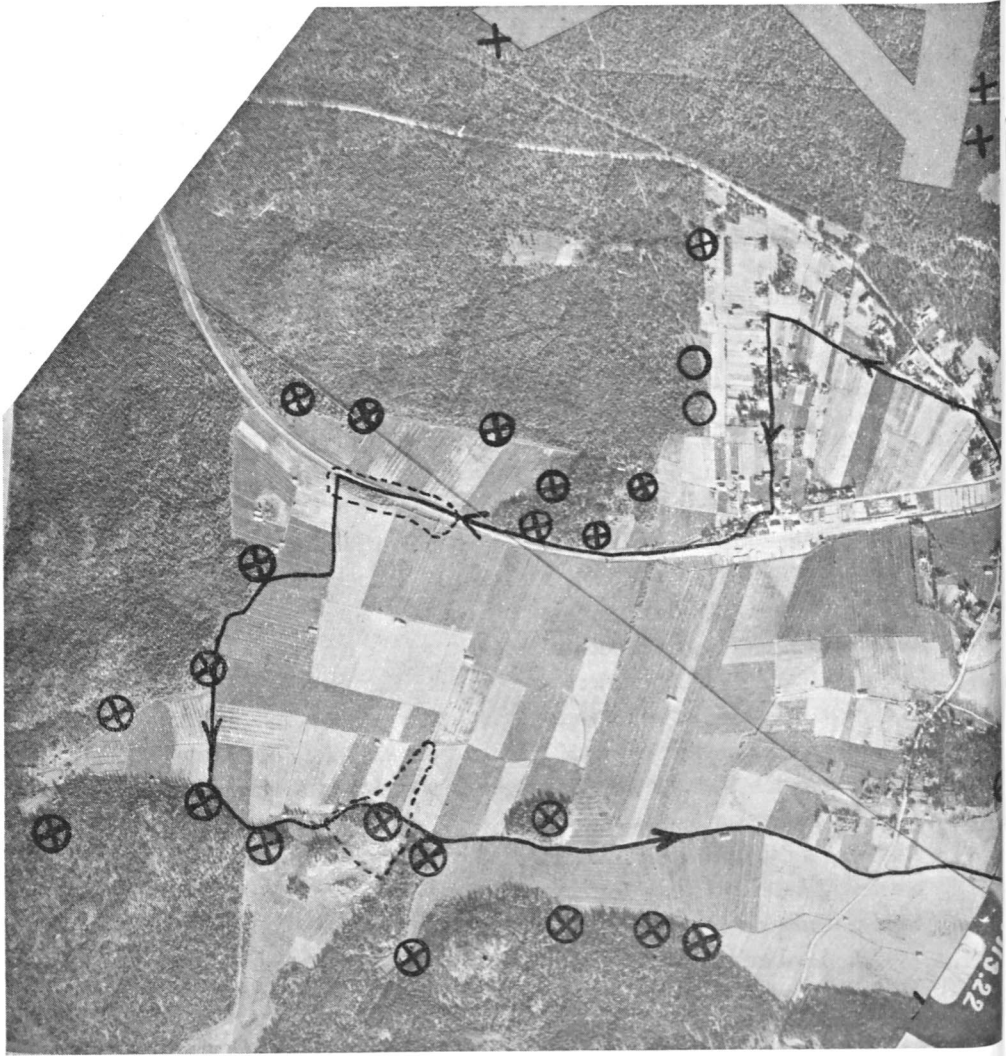
Auf einer Strecke von 1 km besteht der nördlichste Teil des Waldrandes aus teilweise versumpften Fichtenwald vom *Myrtillus*-Typ. Dann folgt bis zum Bahnhof Nummela dürrer Heidewald (*Vaccinium*- und *Vaccinium-Myrtillus*-Typ) mit Kiefern und Fichten. Südlich von Nummela setzt sich der Wald aus beinahe reinen Fichtenbeständen (*Myrtillus*- und *Vaccinium-Myrtillus*-Typ) zusammen und ist teilweise sehr feucht.

3. METHODIK

Von Ende März bis Ende Mai 1950 stellte ich regelmässige Beobachtungen auf dem Felde an. Um sowohl einen Überblick über die Gesamtverhältnisse als auch einen Vorstellung von wichtigen Einzelheiten zu bekommen, ging ich nach folgendem Plan vor:

Nach Möglichkeit wurde jeden zweiten Morgen auf einer beinahe 10 km langen »Taxierungslinie« beobachtet (siehe Karte 1). Die Wanderungen begannen etwa eine Stunde nach Sonnenaufgang. Jede beobachtete Goldammer wurde in eine Kartenskizze eingezeichnet, wobei möglichst auch Geschlecht und Verhalten (Gesang, Flugrichtung usw.) notiert wurden. Während der Zeit vom 30. 3. bis 4. 5. unternahm ich 15 solche Taxierungen. Da die Bruttätigkeit Anfang Mai begonnen hatte und die Vögel sich sehr wenig ausserhalb der Reviere aufhielten, stellte ich zu diesem Zeitpunkt die Taxierungen ein. Sie hatten mir die Verteilung der Goldammern über Wald und Feld und ihr dortiges Verhalten gezeigt.

Die Beobachtungen auf der Linie wurden durch ander Exkursionen und durch Spezialstudien des Verhaltens von 4 Paaren ergänzt. Die Reviere dieser Paare befanden sich in dem auf Karte 1 mit einer Doppellinie abgegrenzten Gebiet. Die Beobachtungen wurden dadurch erleichtert, dass zwei von den Männchen durch ihren Gesang erkenntlich waren, während das Gefieder eines dritten ungewöhnlich gelb war. Auch die Beschaffenheit des Geländes machte den Platz für Beobachtungen geeignet. Die Weibchen zeigten leider keine deutlichen individuellen Merkmale.



Karte 1. Das Untersuchungsgebiet. Eingezeichnet sind u.a. die Beobachtungslinie (Pfeile bezeichnen die Richtung der Beobachtung), die Beobachtungspunkte (O von der N-S-Pfeile). Weitere Erklärungen im Text. (Aufnahme: finnische Luftwaffe)



die Bewegungsrichtung des Beobachters) und das Flugfeld. Das Dorf Härkölä auf den Feldern
 Mit Erlaubnis des »Lantmäteristyrelsen« veröffentlicht.)

Beobachtungen am Nest wurden von einer kleinen, ein Paar Meter vom Nest aufgestellten Papphütte aus gemacht. Die Vögel kamen stets einige Minuten nach meinem Verschwinden in dieser Hütte zum Nest zurück und zeigten offensichtlich ein normales Verhalten. Ähnliches berichtete STEINFATT (1940) aus Ostpreussen. Insofern ist die Goldammer für Studien über diese Phase des Fortpflanzungszyklus gut geeignet. Allerdings ist es sehr schwer ein Nest vor dem Schlüpfen der Jungen zu finden.

4. DIE BEOBACHTUNGEN AUF DER LINIE

Die Ergebnisse dieser Beobachtungen sind im Diagramm Abb. 1 dargestellt. Durch die Beobachtungen auf der Linie nebst ergänzender Exkursionen wurden mir die Gesangsstellen der verschiedenen Männchen ziemlich schnell bekannt. Die Reviere waren grösstenteils schon Anfang April gegründet, doch kamen später einige neue hinzu. Karte 1 gibt einen Begriff von den Verhältnissen. Das mit B bezeichnete Revier wurde, wie ich mit eigenen Augen sehen konnte, am 12. 4. in Besitz genommen. Vom 16.—19. 4. war ich nicht am Platze. Am 20. zeigte sich ein Neuling bei A. Er war durch einen unverkennbaren, schnarrenden Gesang gekennzeichnet und war mit Sicherheit nicht vor dem 16. 4. an dieser Stelle gewesen.

Der Zug der Goldammern dauerte bis zum 16. 4. an. Wahrscheinlich nach nördlicheren Brutgebieten ziehende Scharen wurden beinahe täglich gesehen. Nach dem 20. 4. wurde kein Zug mehr beobachtet.

Die neuen Reviere kamen offenbar hauptsächlich dadurch zustande, dass Männchen sich aus durchziehenden Schwärmen separierten. Es ist nicht möglich, einen Aufschluss darüber zu bekommen, welche von den im Monatswechsel März—April anwesenden Revierbesitzern dem überwinterten Teil der Population angehörten und welche im März angekommen waren. Es besteht aber Anlass zur Vermutung, dass die im April vorbeiwandernden Vögel ein typisch ziehendes Element vertraten.

Aus Karte 1 geht die Lage der Reviere annähernd hervor. Anfang April hatten wahrscheinlich 45 Männchen Reviere (mit Kreisen be-

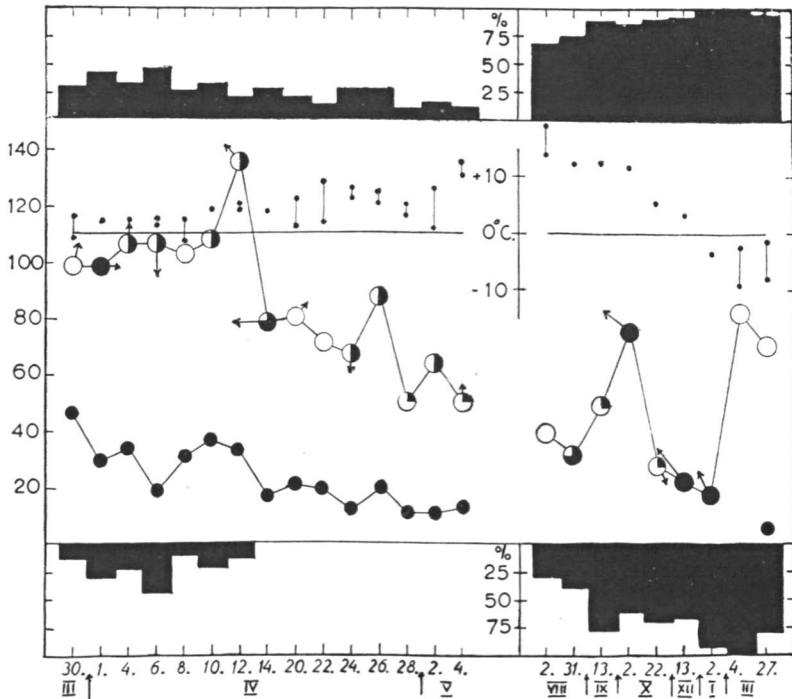


Abb. 1. Zusammenfassung der Beobachtungen auf der Linie. — Oberes Feld: Goldammern am Waldrande (weiss) und auf den Feldern (schwarz), prozentuale Verteilung. — Mittelfeld: Zuoberst (mit kleinen Punkten) Temperatur und Temperaturschwankungen während der Beobachtungszeit (waagerechte Linie = 0°C). In der Mitte Totalanzahl der beobachteten Vögel (Kreise). Leere Kreise = klares Wetter; $1/4$ gefüllte = teilweise bewölkt; $1/2$ gefüllt = bewölkt; $3/4$ gefüllte = zeitweise Regen; gefüllte = Regen (oder Schneefall) die ganze Zeit. Die Pfeile bezeichnen Windrichtung und relative Windstärke. Unten Anzahl der singenden Männchen. — Unteres Feld: Auftreten der Goldammern in Schwärmen (schwarz) und in Paaren oder vereinzelt (weiss), prozentuale Verteilung.

zeichnet). Von diesen verschwanden zwei auf unbekannte Weise. Nach dem 20. 4. gab es 53 Reviere, welche wenigstens bis Ende Mai unverändert schienen (mit Kreuzen bezeichnet). Die Zahl der Neugekommenen betrug also 10.

Der schon früher im Untersuchungsgebiet anwesende Teil des Stammes hatte offenbar die besten Brutstellen in Besitz genommen. Die 10 im April gegründeten Reviere schienen alle weniger vorteil-

haft zu sein. Das Revier bei A umfasste grösstenteils ein zwei Jahre früher abgeholztes Gebiet, wo es nur einen lichten, etwa 1—2 m hohen Strauchbestand gab. Die übrigen lagen teils ziemlich entfernt von den Feldern, teils an Stellen, wo der Wald hochgewachsen und die Bodenvegetation spärlich war.

Die Neigung der Goldammern zur Schwarmbildung scheint während des Zuges und der Wanderungen am stärksten zu sein. Hierauf deuten u.a. die in der Zugzeit von Ende März bis Mitte April und wieder während der ersten Hälfte des Oktober beobachteten gemischten Schwärme von Buchfinken und Goldammern. Z.B. zogen in den Morgen- und Vormittagsstunden hunderte von Goldammern und Buchfinken zusammen am 3., 4., 5., 6. und 8. 4. Auch im Oktober (2., 6. und 13.) sah ich solche Schwärme. In diesen Fällen handelt es sich wahrscheinlich beinahe immer um einen wirklichen Zug: Goldammern in Zugstimmung schliessen sich offenbar leicht den Buchfinken an.

Von Interesse in diesem Zusammenhang ist folgende Beobachtung: Am 8. 4. um 6.40 h. kamen 3 Goldammern gegen NO den Waldrand entlang geflogen. 5 Buchfinken begegneten ihnen; da kehrten sie um und flogen mit den Buchfinken in entgegengesetzter Richtung ab. — Folgende Beobachtung zeigt ein Verhalten von anderem Charakter. Am 6. 4. um 7.15 h hielt sich ein Schwarm von etwa zehn Buchfinken und 4 Goldammern ruhend und fressend im Revier von M1 auf. Auch M1 und sein Weibchen befanden sich dort. Als die Fremden sich weg begaben, folgte M1 ihnen etwa hundert Meter und kehrte dann zurück. Das Weibchen sass die ganze Zeit lockend in einer Kiefer.

Das Material der Linienbeobachtungen ist hier nach einigen Gesichtspunkten behandelt worden. Auch später wird darauf hingewiesen.

5. BEZIEHEN DER REVIERE UND STABILISIERUNG DERSELBEN

a. *Einwirkung von Schnee und Witterung.* Nach HOWARD (1920), STEINFATT (1940) und DIESSELHORST (1949) geschieht der Übergang vom Winter- zum Brutverhalten allmählich im Laufe des März und

der ersten Wochen im April. Wegen des späten Frühlings wird bei uns der ganze Vorgang auf eine kürzere Zeit zusammengedrängt und verläuft auch bei den zur Winterpopulation gehörenden Vögeln sehr schnell.

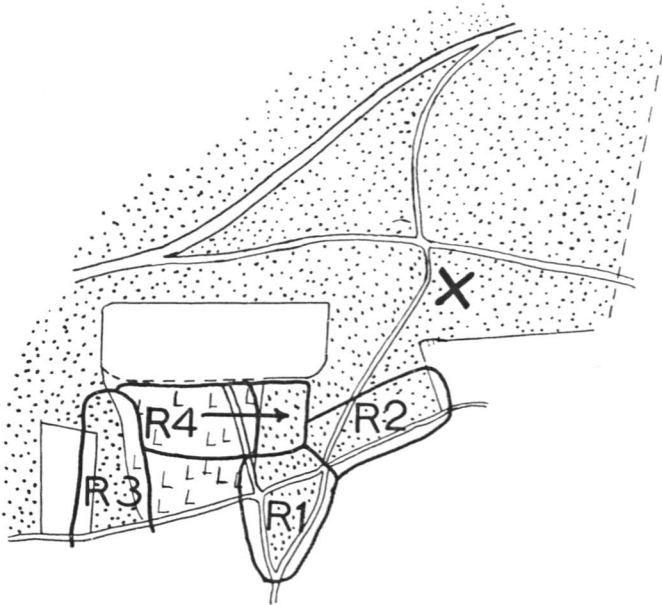
1950 begann das Abschmelzen des Schnees schon Ende März. Am 10. 3. wurde erstmals Goldammergesang im Untersuchungsgebiet gehört. Am 30. 3. waren die Felder zum grossen Teil schneefrei, während in den Wäldern noch 30—40 cm Schnee lag. Zu dieser Zeit befanden sich die Männchen schon in den Revieren und man konnte sie intensiv singen hören. Die Paarbildung war offenbar im Gange, da Weibchen besonders am Vormittag in manchen Revieren sichtbar waren.

1951 lag der Schnee noch Ende März hoch, und Goldammern waren morgens an den Waldrändern noch nicht zu sehen. Doch beobachtete ich an dem südlichsten von den bewaldeten Hügeln am 27. 3. ein Männchen, das aus einem Schwarm auf dem Wege in eine Birke flog und dort einige Strophen sang. Dieses Verhalten erinnerte sehr an das von HOWARD (l.c.) beschriebene.

1952 kamen Ende März ein starker Schneefall und eine Kälteperiode. Die Goldammern verhielten sich ganz wie im Winter. Erst am 5. 4. hörte ich Gesang. Dann folgten schöne, warme Tage. Am 10. 4. waren die Goldammern in West-Nyland in ihren Revieren. Dieses zeigt wie schnell sie auf Schneeschmelze und Temperaturanstieg reagieren, wenn sie nur für einen Übergang zum Brutleben disponiert sind.

1953 hörte man schon am 20. 3. lebhaften Gesang. Das Wetter war mild und es gab wenig Schnee. Am 29. 3. kam morgens ein Schneefall. Während des Vormittags beobachtete ich grosse Schwärme von Goldammern an verschiedenen Stellen auf einer Strecke von 80 km. Es taute später am selben Tag und das Wetter wurde recht schön. Die Goldammern kehrten wieder in die Reviere zurück und sangen eifrig. — Dieses Jahr wurde der Gesang erstmals am 7. 3. notiert.

b. Rudimente des winterlichen Verhaltens. Wie oben erwähnt, wurden 4 Männchen (Paare) genau studiert, von welchen 3 schon am 30. 3. am Platze waren, während eines zwischen 16. und 20. 4. er-



Karte 2. Skizze in grösserem Masstabe von dem auf Karte 1 mit einer Doppellinie umrissenen Gebiet. Erklärungen im Text.

schien und ein Revier bezog. Karte 2 zeigt eine Skizze des Gebietes, indem die Reviere gelegen waren. Die punktierte Felder bezeichnen Kiefernwald mit eingemischten grossen Fichten. Vielerorts gibt es dichte Bestände von Jungfichten. Das Gebiet grenzt an die Äcker. Ein Teil wurde 1949 abgeholzt. Dort befinden sich heute ein Sportplatz und ein lichter Bestand von kleinen Fichten und Birken, Vogelbeerbäumchen und Espchen. — Die Männchen werden M1, M2 usw. bezeichnet, die Weibchen W. Für die Paare und Reviere wird die entsprechende Nummerierung angewandt.

Die Goldammern gehen nicht plötzlich und unvermittelt zum Revierverhalten über. In diesem Gebiet behielten sie noch in der ersten Aprilwoche einen Zug aus dem Winterverhalten. In einem an Revier 2 grenzenden Reviere wuchs ein sehr dichter Bestand von jungen Fichten, der schon im Dezember Nachtquartier für einige überwinternde Individuen darstellte (x auf Karte 2).

Anfang April verbrachten noch mindestens 8 Goldammern die Nacht in diesem Gebüsch: der einzige Unterschied im Vergleich zu dem Verhalten im Winter war, dass die Paare offensichtlich zusammen übernachteten. Abends sang der Revierbesitzer und zog sich allmählich zum Nachtzweig zurück. Die fremden Vögel kamen schweigend und beinahe unmerklich durch das Gebüsch geschlichen. Als morgens die Aktivität begann, folgten verwirrte Schlägereien: der Revierbesitzer fand plötzlich mehrere fremde Männchen in seinem Territorium und bemühte sich, sie zu vertreiben. Mehrmals sah ich die fremden Männchen von den Weibchen begleitet in Richtung bekannter Reviere abfliegen, von welchen bald darauf der Gesang ertönte. Dieses beobachtete ich mit Sicherheit noch am 9. 4. Am 13. 4. schienen die Goldammern mindestens in diesem Gebiet zum Übernachten im eigenen Revier übergegangen zu sein.

Ein Faktor, der ganz natürlich auf die Aufenthaltsdauer der Goldammern im Revier einwirkt, ist die zur Verfügung stehende Nahrung. Schon Anfang April gab es reichlich Futter im Revier von M1, während in den angrenzenden Revieren noch viel Schnee lag. M1 hielt sich viel häufiger in seinem Revier auf als die Nachbarn, die oft weit von ihren Revieren Nahrung auf den Feldern suchten.

c. Beziehungen zum Revier: Kampf und Nahrungssuche. DIESELHORST (1949) schildert ausführlich das Verhalten der Goldammern während der Zeit zwischen der Revierbildung und dem Brüten. Vielleicht sind aber doch einige Worte darüber auch hier am Platze.

Erstmals wurde ein Kampf am 31. 3. um 17.15 h beobachtet, als M1 M3 aus seinem Revier vertrieb. Streitigkeiten zwischen den Männchen kamen öfters vor und waren am intensivsten in der ersten Aprilhälfte. Später sank die Frequenz, obwohl ich noch Anfang Juli Duelle zwischen Männchen in der Nähe von einem Nest mit Jungen (Paar 1) beobachtete. Wahrscheinlich hing dieses mit einer Verschiebung des Schwerpunktes der Aktivität zusammen: die Reviere und Paare wurden stabilisiert, während die eigentliche Bruttätigkeit mehr und mehr im Verhalten der Vögel dominierte.

Etwas sehr Auffälliges bei der Goldammer — auch von DIESELHORST (1949) hervorgehoben — ist das Fehlen scharf fixierter Revier-

grenzen. Auch in den Morgenstunden Anfang April, da die Duelle sehr häufig und intensiv waren, schienen die Grenzen stets sehr fließend zu sein: rings um einen effektiv gesicherten Kern gab es immer eine verhältnismässig weite Zone, wo eindringende Artgenossen wechselweise geduldet und angegriffen wurden.

Es ist auch typisch, dass nahrungssuchende Vögel einander auch in unmittelbarer Nähe der Reviere dulden, obwohl dieses nicht immer der Fall ist. Ein Zitat aus meinen Aufzeichnungen mag dieses zeigen:

(4. 4.) »15.50 hielten sich M1 und W1 in A auf. Sie flogen aufs Feld und liessen sich etwa 75 m von A nieder. Gleich darauf kam das Paar 3 von I und setzte sich in die Stoppeln dicht bei Paar 1. »Schwarm« gebildet! Die zwei Paare suchten Nahrung in unmittelbarer Nähe bis 16.01, da M und W3 zu I zurückkehrten».

Auf diese Weise bildeten sich zufälligerweise ziemlich grosse Schwärme. Sehr oft waren die Gatten zusammen. — Typisch für die Verhältnisse Anfang April war auch eine gewisse Gleichzeitigkeit der Flugbewegungen, welches besonders deutlich an schneereichen Teilen des Waldrandes war. Die so gebildeten Schwärme waren zuweilen nicht leicht von ziehenden Vögeln zu unterscheiden. Ende April schien die Reviergebundenheit stärker zu werden: die Nahrung in den Revieren wurde reichlicher und das Brüten begann. Dies geht auch aus den Linienbeobachtungen hervor. Nach dem 26. 4. sank die Frequenz der Vögel in den Feldern plötzlich ab.

d. Beziehungen zwischen den Geschlechtern. Von den ersten Tagen im April an kamen Weibchen in den Revieren vor. Nach DIESELHORST (1950) kann man während der Paarbildung bei der Goldammer drei Typen von Balz sehen: das »Scheinpicken«, den »Halmbalz« und eine Art von Imponieren des Männchens, wobei es sich dem Weibchen mit gestrecktem Hals, gehobenem Kopfgefieder und hängenden Geflügeln nähert.

Die letztgenannte Handlung ist nicht auf die Paarbildung beschränkt (DIESELHORST l.c.). Dies wird auch von einer Beobachtung an gekäfigten Vögeln gezeigt. Im Frühjahr 1950 hielt ich zwei Männchen und ein Weibchen in Gefangenschaft. Am 2. 6. zeigte ich ihnen einige 15 Tage alte Junge. Die Altvögel wurden sehr erregt

und sämtliche zeigten das Imponieren sehr schön, ganz so wie es ein Männchen bei der Paarbildung tut. Eigentümlich war, dass auch das Weibchen dieses Verhalten zeigte. Die Handlung kam wahrscheinlich unter dem Einfluss äusserlicher Erregung zur Auslösung. Später wurde sie nicht mehr beobachtet. Die Möglichkeit sexueller Bedingung liegt natürlich vor.

DIESELHORST vermutet, dass das Scheinpicken nur während einer bestimmten Phase der Gonadenentwicklung vorkommt: er hat es nach Mitte März nicht mehr beobachtet. Meine Beobachtungen sind leider in dieser Hinsicht spärlich und schwer zu deuten. Z.B. am 5. 4. sah ich M1 mit Weibchen und zwei fremde Weibchen im M1:s Revier. Zuerst liefen M1 und sein Weibchen auf dem Boden umher (nahrungssuchend?), dann machte das Männchen einen plötzlichen Stoss gegen das Weibchen, welches fortflo. Beide verschwanden.

In diesem Fall kümmerte sich keines von ihnen um die fremden Weibchen. Vielleicht konnte ihr Verhalten als Scheinpicken gedeutet werden; das Männchen aber schloss seine Aktion mit einem Angriff auf das Weibchen ab, was dem von DIESELHORST beschriebenen Vorgang ganz entgegengesetzt war. Mehrere Beobachtungen dieser Art geben keine Klarheit. Es scheint mir doch, dass das Scheinpicken nicht bei unseren Goldammern vorkommt. Möglicherweise beginnt die Paarbildung in Finnland so spät, dass die Vögel für diese Handlung nicht mehr in Disposition sind. Halmbalz und Imponieren kommen dagegen mit Sicherheit bei uns in derselben Form vor, wie DIESELHORST sie in Bayern beobachtet hat.

DIESELHORST (1949) schreibt, dass die Anwesenheit eines Weibchens im Revier den Eifer des Männchens bei der Verteidigung desselben steigert. Ich machte ähnliche Beobachtungen, und in einigen Fällen schien es mir, dass der Kampf mehr dem Weibchen als der Sicherung des Reviers galt.

e. Gesang und Tagesrhythmus. STEINFATT (1940) und DIESELHORST (1949) haben Gesang nur in den Revieren beobachtet. STEINFATT schreibt: »Ein Gemeinschaftssingen — — — gibt es bei unserem Vogel nicht. Der Gesang ist streng an ein vom Männchen behauptetes Brutrevier gebunden und beginnt deshalb erst mit seiner Inbesitz-

nahme». In Finnland jedoch kommt Gesang auch in Schwärmen vor. Dieses ist sowohl in ziehenden als auch in zur überwinternden Population gehörenden Schwärmen der Fall. Goldammern auf dem Zuge singen oft in Schwärmen ziemlich spät im April. Einmal habe ich ein intensives Singen sowohl von Goldammern als auch von Buchfinken in einem Misch-Schwarm gehört (am 6. 4. 1950). Die zur lokalen Population gehörenden Männchen singen in Schwärmen nur, wenn zwar viel Schnee liegt, es aber doch ziemlich warm ist. An sonnigen, stillen Tagen können sie singen, obwohl im Schatten Frost herrscht. Die früheste Beobachtung stammt vom 7. 3. 1953, die späteste vom 16. 4. 1954.

DIESELHORST (1949) zeigt, dass in süddeutschen Verhältnissen Temperaturen von über 0°C . für das Beziehen der Reviere und den Gesangsbeginn notwendig sind. Wenn die Temperatur während dieser Periode unter 0° sinkt, geschieht eine mindestens partielle Rückkehr zum Winterverhalten. — Diese Temperaturgrenze scheint auch bei uns gültig zu sein. Die Schneeverhältnisse spielen auch eine bedeutende Rolle. Da die Temperatur in Finnland viel später als in Mitteleuropa über 0° steigt und der Schnee lange liegen bleibt, wird der Trieb zum Gesang und zur Revierbildung angestaut: die Goldammern sind während eines Monats vor dem Beginn der Brutperiode potentiell zur Inbesitznahme von Revieren fähig. Gesang und Revierbildung werden unter Bedingungen ausgelöst, die solches in milderen Ländern nicht gestatten würden. — Es sei erwähnt, das Männchen im Käfig schon Ende Februar sangen.

Ein paarmal wurde Gesang als Übersprungshandlung bei kämpfenden Männchen beobachtet.

Die Goldammer wird gewöhnlich als fleissiger Sänger bezeichnet. Sie singt am intensivsten während einiger Wochen von Anfang bis Mitte April. Anwesenheit von Weibchen hemmt den Gesang, und gegen Ende April wird der Gesang auffallend schwächer. Dies geht deutlich aus den Linienbeobachtungen hervor. Zu dieser Zeit bauten die Weibchen ihre Nester und somit hatte das Nisten begonnen.

Ein ungepaartes Männchen (Revier U, Karte 1) sang mit unvermindertem Eifer noch spät im Mai. Es hörte am Abend erst etwa eine halbe Stunde nach den übrigen Goldammern mit seinem Gesang auf.

Es schien sich überhaupt in einem Zustand von starker Überreizung zu befinden. So z.B. griff es am 16. 5. ein Feldammermännchen an und vertrieb dieses. Das eifrige Singen dieses ungepaarten Männchens zeigt auch die Bedeutung des Gesangs als Signal für ungepaarte Weibchen. — Später, am 2. 7. 1953, habe ich ein Goldammermännchen ein Männchen von *Chloris chloris* angreifen sehen.

Gegen Ende April kam ein neuer Wesenszug ins Verhalten der Männchen. Unmittelbar nach dem Verlassen des Schlafbaums begannen sie ein intensives Singen, wobei sie dicht am Boden in niedrigen Gebüsch, auf Baumstümpfen, Steinen usw. umherflatterten, hauptsächlich auf offenem Gelände im Revier und in dessen unmittelbarer Nähe. Erstmals wurde dies am 21. 4. (M1 und M3) beobachtet. Diese Form von Gesang konnte 15—20 Minuten fort dauern und wurde gewöhnlich dadurch abgeschlossen, dass der Vogel sich auf Nahrungssuche begab. Sie wurde während des Bauens und Brütens des Weibchens beibehalten, verschwand dann und kam wieder, als die Jungen aus der ersten Brut selbständig wurden. Die Bedeutung dieses »intensiven Morgensangs« scheint mir dunkel: er erinnert an den »awakening song«, den NICE (1943) bei *Melospiza melodia* beschreibt.

Die Witterung wirkt natürlich auf den Gesang ein. Die Bedeutung der Temperatur ist schon oben erwähnt worden. Die Bewölkung scheint keinen grösseren Einfluss zu haben. Gesang von normaler Intensität kommt an nebeligen Tagen und sogar im Regen vor. PALMGREN (1932) hebt die Luftfeuchtigkeit als positiven Faktor hervor. Dies gilt auch für *Melospiza* (NICE l.c.). Kräftiger Regen und starker Wind hemmen den Gesang.

Der Gesang hat zu dieser Zeit einen deutlichen Tagesrhythmus. Er beginnt etwa 10 Minuten nach dem Erwachen und geht mit kleinen Pausen bis etwa 10.30—11.00 fort. Darauf und etwa bis 16.30—17.00 ist er gewöhnlich sporadisch, um am Abend mit etwa der gleichen Intensität wie am Morgen vorgetragen zu werden. Er wird etwa 15 Minuten vor dem Zuruhegehen abgeschlossen. Ähnliche Beobachtungen machte KLOCKARS (1947). — Während der stilleren Zwischenperiode um die Mittagszeit suchen die Goldammern Futter in den Feldern, oft mehrere hundert Meter von ihrem Revier entfernt.

Das abendliche Gesangsmaximum ist kürzer als das morgendliche. PALMGREN (l.c.) berichtet, dass zwei Gesangsmaxima dieser Art oft vorkommen.

f. *Lage und Grösse der Reviere.* Die Goldammer scheint bei der Reviergründung keine spezialisierten Ansprüche an den Biotop zu stellen. Auf meinen Exkursionen habe ich Nisten auf beinahe allen Waldtypen festgestellt, von magerem Kiefernwald vom *Calluna*-Typ bis zu hainartigen Waldabhängen mit Laubbaumdominanz. Gemeinsam ist das Vorkommen von Kleinfichten gewesen, gewöhnlich als mindestens teilweise zusammenhängendes, dichtes Gebüsch. Die Goldammern scheinen als Nistmilieu dichtes Gesträuch zu bevorzugen. Solches ist sowohl für das Nest wie auch für die Jungen als Schutz notwendig.

Das Revier wird immer so gewählt, dass es an offenes oder stark ausgelichtetes Gelände grenzt. Auch PALMGREN (1930) und MERIKALLIO (1946) haben dies hervorgehoben. DIESELHORST (1949) schreibt von der grossen Bedeutung dieser »Randeinwirkung« — »edge effect«. JOHANSEN (1944) erwähnt sie auch von Sibirien. Es wird immer ein Waldrand oder irgendeine buschbewachsene Übergangszone zwischen geschlossener Waldvegetation und einer offenen Formation gewählt. Meistens liegen die Reviere in unmittelbarer Nähe von Feldern. Diese können sehr klein sein: im Sommer 1950 fand ich zwei Paare an einem frisch gerodeten Feld von kaum einem ha, von welchem der Abstand zu den nächstgelegenen Feldern beinahe ein km war. Doch habe ich auch Reviere in grösserer Entfernung von den Äckern gefunden. Sie waren dann aber immer an abgeholztem oder gebranntem Gelände gelegen.

Wie oben (S. 10) erwähnt, sind die Reviergrenzen sehr fliessend. Darum ist das Areal nicht näher fixiert, auch wenn die Reviere aneinander grenzen. Unten sind jedoch ungefähre Schätzungen des Revier-Areals von den vier genau beobachteten Paaren aufgeführt:

- R1 4400 m²
- R2 5700 »
- R3 7000 »
- R4 7500 »

An dieser Stelle war der Wald mager, und wenn auch ein grosser Teil der Nahrung ausserhalb der Reviere geholt wird, so ist die Bonität doch für die Reviergrösse wichtig (DIESELHORST 1949). Nach DIESELHORST ist das normale Areal 3000—3500 m². Meine Erfahrungen in Vichtis und Ingå deuten darauf hin, dass die Reviere bei uns grösser als dieses mitteleuropäische Normalareal sind, (vielleicht wegen niedriger Siedlungsdichte).

In einem Falle habe ich mit Sicherheit eine Verschiebung — oder besser Vergrösserung — eines Revieres beobachtet. Als M4 anlangte, annektierte es zuerst das Gebiet am SO-Rand des Sportplatzes. Nach einer Woche hatte indessen ein Weibchen sich ihm angeschlossen, und es hatte offenbar unter Einwirkung dieses M4 um 26.—27. 4. einen Teil des Waldes seinem Reviere einverleibt (Pfeil auf Karte 2). Dieses war wahrscheinlich für das Nisten notwendig, denn später fand ich das Nest am Waldrande.

6. DAS NISTEN

a. Bau und Lage der Nester. Das Nisten von Paar 2 konnte ich vom Beginn des Bauens an bis zum Flüggewerden der ersten Brut verfolgen. Am 28. 4. um 6.15 h sah ich das Weibchen mit einem Halm im Schnabel bei F. Am 30. 4. fand ich eine mit dünnen Grashalmen ausgepolsterte Vertiefung im Boden unter einer dichten Kleinfichte, wo zwei Tage früher noch keine Zeichen einer Bautätigkeit zu sehen war. Nur das Weibchen baute. Auch am 24.—26. 4. 1953 beobachtete ich ein allein bauendes Weibchen. Das Bauen schien hauptsächlich in den Morgenstunden vor sich zu gehen. Das Weibchen war schwer zu beobachten, da es sich sehr vorsichtig in der Bodenvegetation bewegte. Eine aktive Beteiligung oder Begleitung des Männchens konnte nicht beobachtet werden. Dasselbe Verhalten beschreibt GEYR VON SCHWEPENBURG (1942) während STEINFATT (1940) mit schwacher Begründung behauptet, dass das Männchen dem Weibchen folgt und vielleicht am Bauen teilnimmt. GEYR VON SCHWEPENBURG ist der Ansicht, dass das Nest normalerweise in 4—5 Tagen fertig wird, und dass dann 2 Tage bis zum Legebeginn vergehen. In dem von mir beobachteten Fall wurde das erste Ei am 5. 5. gelegt, sodass das Intervall ungefähr dasselbe war.

Ich habe zusammen 21 Nester gefunden, von diesen 10 im Mai und 11 Juni—Juli. Von den im Mai gefundenen Nestern waren 8 unter Kleinfichten und zwei unter Wacholdern gebaut, von den im Juni und Juli gefundenen Nestern aber nur drei: die Übrigen waren unter Laubsträuchern oder Kräutern angelegt. Anfang Mai sind die Laubbäume noch kahl, und darum ist wohl das Bauen so streng an Nadelsträucher gebunden. Zweimal habe ich beide Nester eines Paares gefunden: sie waren in einem Falle 60, im anderen 80 m von einander entfernt. Das Weibchen des einen Paares baute beide Nester unter Kleinfichten, das andere hatte sein erstes Nest unter einem Wacholder auf einer kleinen Felsenkuppe, das zweite unterhalb des Felsens im Erlengebüsch zwischen Farnkräutern.

b. Eierlegen und Brüten. Anderweitige Arbeiten gewährten mir während der Brutzeit nur $40\frac{1}{2}$ Beobachtungsstunden im Mai am Nest von Paar 2 und $18\frac{1}{2}$ am Nest von Paar 1. im Juli. Die Beobachtungen sind unten in Tabellen zusammengefasst:

Paar 2.

Beobachtungstag: 12. 5. (5. Bruttag).

Beobachtungszeit: 14.00—17.30.

Wetter: klar, $+15^{\circ}$, mässiger SW-Wind.

	Weibchen brütet	Weibchen weg
Zahl der Perioden	3	3
Zeit (Mittel in Min.)	58	12
Extreme (Min.)	44—82	3—20
% von Totalzeit	82,9	17,1

Beobachtungstag: 13.—14. 5. (6.—7. Bruttag).

Beobachtungszeit: 13.30—21.00 und 2.30—13.30.

Wetter: bewölkt, Temp. 13. 5. $+18^{\circ}$ — $+12^{\circ}$, 14. 5. $+9^{\circ}$ — $+15^{\circ}$, Regen 7.03—7.50 u. 8.30—13.30.

	Weibchen brütet	Weibchen weg
Zahl der Perioden	17	15
Zeit	54,6	12,1
Extreme	11—125	2—25
% von Totalzeit	81,8	18,2

Beobachtungstag: 17.—18. 5. (10.—11. Bruttag).

Beobachtungszeit: 13.45—21.15 u. 2.30—13.45.

Wetter: 17. 5. bewölkt, +14°, mässiger SO, 18. 5. +5— +12°, neblig und zeitweise Regen.

	Weibchen brütet	Weibchen weg
Zahl der Perioden	17	15
Zeit	58	9,1
Extreme	15—169	3—17
% von Totalzeit	87,8	12,2

Paar 1.

Beobachtungstag: 2.—3. 7. (9.—10. Bruttag?).

Beobachtungszeit: 13.00—21.00 und 2.30—13.00.

Wetter: 2. 7. teilweise bewölkt, +17°; 3. 7. klar, +9— +21°.

	Weibchen brütet	Weibchen weg
Zahl der Perioden	16	14
Zeit	53,6	18,1
Extreme	12—143	3—32
% von Totalzeit	77,2	22,8

Diese und STEINFATTS (1940) Beobachtungen geben ein auch in Einzelheiten gut übereinstimmendes Bild. Der Brutrhythmus der Goldammer ist im Vergleich zu demjenigen einiger anderer Arten derselben Grössenordnung phlegmatisch, wie z. B. der von *Melospiza melodia* (NICE 1937). In sämtlichen Fällen waren die Brut- und Jagdperioden am Vormittag kürzer als am Nachmittag. Auf dem Mainest wird mehr Zeit verbracht als auf dem Julinest. Möglicherweise ist dies die Folge der Aussentemperatur.

c. Beziehungen zwischen den Geschlechtern. Nur das Weibchen brütet. Das Männchen befindet sich ständig in der Nähe des Nestes: zum Nest kommt es jedoch gewöhnlicherweise nur um das Weibchen zu füttern. (Einmal — 14. 5. um 2.41 h — kam das Männchen ohne zu füttern zum Nest und das Weibchen flog mit ihm weg.) Das Männchen singt und bekämpft Eindringlinge im Revier. Ich beobachtete 21 Kämpfe in dem Revier von M2 und 6 in dem Revier von M1. Das Männchen lockt oft in der Nähe des Nestes und bekommt gewöhnlich Antwort vom Weibchen im Nest. Diese Art von Kontakt wird ziemlich gleichmässig den ganzen Tag beibehalten.

Unten werden die Rollen der Gatten im Zusammenhang mit den Jagdausflügen des Weibchens wiedergegeben.

		Paar 2	Paar 1
Vom Nest	Männchen lockt, Weibchen antwortet.....	19	9
	Weibchen ohne Kontakt mit Männchen .	8	2
	Weibchen lockt, Männchen antwortet.....	6	3
	Die Gatten zusammen auf der Jagd	24	11
	Weibchen einsam auf der Jagd	9	3
Zum Nest	Die Gatten zusammen	28	13
	» » getrennt	5	1
	Suchen Futter ausserhalb des Reviers	23	8
	» » innerhalb » »	10	6

Dieses zeigt, dass Kontakt zwischen Männchen und Weibchen die Regel war, und dass sie gewöhnlich einander begleiteten. Oft lockt das Männchen seine Gattin vom Nest oder scheint sie wenigstens zum Wegfliegen zu stimulieren. Nur selten begibt sich das Weibchen ohne Kontakt mit dem Männchen vom Nest weg, und dann schliesst sich dieses oft dem Weibchen während der Jagd an. Es hat nicht den Anschein als ob das Männchen direkt die Rückkehr des Weibchens beeinflusse. — Die Ausflüge wurden meistens auf die Äcker in der Nähe des Nestes gerichtet, höchstens etwa 200 m von diesem entfernt. Bei trockenem Wetter mussten die beiden beobachteten Paare etwa 500 m fliegen um Wasser zu bekommen.

Wenn das Weibchen das Nest verlässt, hüpft es etwa 1 m am Boden entlang und fliegt dann auf. Es kehrt ab etwa 4—5 m Entfernung durch die Bodenvegetation schleichend zurück.

Der Gesang des Männchens erreicht Maxima am Morgen, Mittag und Abend. Es singt im Allgemeinen nicht während der Abwesenheit des Weibchens vom Nest. Während zusammen 47 beobachteter Ausflüge sang das Männchen nur 5 mal, zweimal im Zusammenhang mit Kämpfen mit fremden Männchen. Das Männchen begann gewöhnlich bei der Rückkehr des Weibchens zu singen, immer ziemlich hoch in einem Baum etwa 20—30 m vom Nest (31 mal). In einem Fall wurde beobachtet, dass das Männchen in einer Schlägerei verwickelt war als das Weibchen zum Nest kam, und dass es 1 Minute später zu singen begann.

»Courtship feeding» (vgl. z. B. LACK 1940) habe ich bei der Goldammer während der Zeit vor dem Brüten nicht festgestellt und auch keine Angaben über das Vorkommen derselben im Schrifttum ange-troffen. Ich habe aber ein interessantes Verhalten eines gekäfigten Weibchens beobachtet, welches Balz eines Männchens auslöste.

18. 4. 1951. »Ich schaltete das Licht im Vogelzimmer um 21 Uhr ein. Gleich danach sah ich W22 vor M06 betteln, ganz so wie es Weibchen auf dem Nest tun. M06 wurde sehr erregt, hob das Kopfgefieder und den Schwanz, machte einen langen Hals und hüpfte mit den Flügeln hängend umher. Es zeigte kein Zeichen von Trieb zur Fütterung. Dieses wurde mehrmals wiederholt ohne Reaktion von den anderen Goldammern.»

Das Männchen fütterte das Weibchen am Nest. Dabei verhielt sich das Weibchen wie ein bettelndes, flüggel Junges: es hockte sich nieder, sperrte, zitterte mit den Flügeln und liess ein zartes Pfeifen hören. Dies kam nur am Vormittag vor. M2 fütterte 5 mal sowohl am 14. als am 18. 5., M1 6 mal am 3. 7. Einmal fütterte M2 4 mal während einer Stunde. Wie folgende Beobachtung zeigt, scheint die Handlung an das Nest gebunden zu sein:

18. 5. 1950. »Das Weibchen verlässt das Nest 7.12. Kehrt nach 1½ Minute zurück und sitzt nahe beim Nest. Das Männchen kommt mit einem Insekt im Schnabel, geht zum unverhüllten Nest, stellt sich auf den Rand desselben und zwitschert leise. Das Weibchen verbleibt ½ m hinter dem Männchen. Das Männchen wendet sich gegen das Weibchen, zögert, geht zum Nest zurück, wendet sich wieder zum Weibchen und gibt diesem das Insekt, als es sperrt.»

Dasselbe Benehmen besteht noch ein paar Tage nach dem Schlüpfen der Jungen, wenn das Weibchen die Jungen hudert und das Männchen Futter überreicht, welches das Weibchen den Jungen gibt (STEINFATT 1940). LACK (1940) schreibt: »In many species in which courtship feeding occurs, the male also feeds the female on or near the nest during incubation. Hence, at this stage of the breeding cycle, the food may have real significance. Indeed, there probably exist species in which the feeding habit is restricted to the incubating period. In this case, it should not be classed as courtship feeding at all». Die Beobachtung am 18. 5. zeigt, dass es möglich ist, dass »courtship feeding» bei der Goldammer als selbständige Handlung ohne Verbindung mit Nest und Brüten vorkommt. Vielleicht kann sie auch als

Übersprungshandlung gedeutet werden. Die Fütterung am Nest hat sicher keine Bedeutung für die Versorgung des Weibchens.

d. *Fütterung und Hudern der Jungen.* Meine Beobachtungen über diese Phase des Brutzyklus sind auf 53½ Stunden am Nest von Paar 2 und 24 St. an dem von Paar 1 beschränkt. Die Ergebnisse sind in Tabelle I zusammengefasst.

TABELLE I

Fütterung und Verhüllen von Jungen im Nest.

Paar 2. 22. 5. 3. Tag nach dem Schlüpfen. Zeitweise bewölkt, + 7° um 1.45 U., + 16° um 12.40 U., + 9° um 21.10 U. Beobachtungszeit 17 ½ St. (2.30—12.00, 13.00—21.00)

Zeit	♀ füttert	♂ füttert	Sum- me	♀ trägt Kot	♂ trägt Kot	Sum- me	♀ Min. auf dem Nest	♂ singt (Min.)
1½3—3	—	—	—	—	—	—	30	30
3—4	4	2	6	2	—	2	36	16
4—5	5	4	9	2	1	3	31	1
5—6	4	5	9	2	1	3	31	1
6—7	5	2	7	2	1	3	31	15
7—8	3	3	6	3	1	4	35	2
8—9	4	2	6	1	—	1	22	4
9—10	4	3	7	1	1	2	23	1
10—11	4	2	6	3	1	4	22	8
11—12	3	3	6	1	1	2	17	1
13—14	3	3	6	1	—	1	16	2
14—15	4	3	7	4	1	5	10	3
15—16	5	2	7	1	1	2	14	—
16—17	3	2	5	2	1	3	17	3
17—18	3	4	7	2	3	5	27	—
18—19	6	3	9	5	1	6	19	1
19—20	6	3	9	3	—	3	15	4
20—21	3	3	6	3	2	5	40	2
S:e	69	49	118	35	16	51	463	94
Mittel	4,1	2,9	6,9	2	1	3	24	5,2

Paar 2. 24. 5. 5. Tag nach dem Schlüpfen. Sonnig, kühl, schwacher NW. Beobachtungszeit 8 St. (13.00—21.00)

Zeit	♀ füttert	♂ füttert	Sum- me	♀ trägt Kot	♂ trägt Kot	Sum- me	♀ Min. auf dem Nest	♂ singt (Min.)
13—14	8	5	13	2	1	3	6	1
14—15	4	3	7	1	—	1	13	4
15—16	7	5	12	2	2	4	—	—
16—17	6	4	10	2	1	3	9	—
17—18	7	2	9	1	1	2	3	1
18—19	9	8	17	1	2	3	9	—
19—20	8	8	16	1	2	3	13	2
20—21	7	6	13	2	1	3	29	2
S:e	56	41	97	12	10	22	62	10
Mittel	7	5,1	12,1	1,5	1,25	12,5	7,75	1,25

Paar 2. 25. 5. 6. Tag nach dem Schlüpfen. Zeitweise bewölkt, kühl, schwacher bis mässiger NW. Beobachtungszeit 10½ St. (2.30—13.00)

Zeit	♀ füttert	♂ füttert	Sum- me	♀ trägt Kot	♂ trägt Kot	Sum- me	♀ Min. auf dem Nest	♂ singt (Min.)
½3—3	—	—	—	—	—	—	30	24
3—4	10	5	15	2	2	4	23	—
4—5	9	5	14	—	—	—	22	3
5—6	12	10	22	3	2	5	3	—
6—7	9	7	16	2	—	2	3	2
7—8	6	7	13	—	1	1	3	—
8—9	10	8	18	1	1	2	3	—
9—10	6	4	10	2	—	2	4	1
10—11	7	9	16	2	3	5	—	—
11—12	6	11	17	1	1	2	—	1
12—13	5	6	11	—	1	1	9	—
S:e	80	72	152	13	11	24	100	31
Mittel	8	7,2	15,2	1,3	1,1	2,4	9,1	2,8

Beide Eltern füttern sowohl während die Jungen im Nest sind als auch nach dem Verlassen desselben. Nur das Weibchen hudert sie. Auch während dieser Zeit singt das Männchen und kämpft mit Eindringlingen im Revier.

Paar 2. 26. 5. 7. Tag nach dem Schlüpfen. Regen, SW, + 12°. Beobachtungszeit 5 St. (16.00—21.00)

Zeit	♀ füttert	♂ füttert	Sum- me	♀ trägt Kot	♂ trägt Kot	Sum- me	♀ Min. auf dem Nest	♂ singt (Min.)
16—17	14	6	20	1	2	3	—	20
17—18	7	6	13	2	2	4	—	2
18—19	9	8	17	3	1	4	8	18
19—20	10	6	16	3	—	3	16	8
20—21	4	2	6	1	1	2	34	21
S:e	44	28	72	10	6	16	58	69
Mittel	8,8	5,6	14,4	2,0	1,2	3,2	11,6	13,8

Paar 2. 27. 5. 8. Tag nach dem Schlüpfen. Sonnig, schwacher bis mässiger W, 2.30 + 4°, 16.15 + 14°. Beobachtungszeit 12 ½ St. (2.30—12.00, 13.00—16.00)

Zeit	♀ füttert	♂ füttert	Sum- me	♀ trägt Kot	♂ trägt Kot	Sum- me	♀ Min. auf dem Nest	♂ singt (Min.)
½3—3	—	—	—	—	—	—	30	18
3—4	11	11	22	—	2	2	16	9
4—5	9	13	22	1	—	1	12	8
5—6	8	8	16	1	1	2	14	1
6—7	12	8	20	2	1	3	1	1
7—8	9	7	16	3	1	4	1	8
8—9	9	3	12	1	—	1	—	11
9—10	11	4	15	2	1	3	—	19
10—11	11	7	18	2	2	4	—	8
11—12	11	4	15	1	2	3	—	9
13—14	13	8	21	3	2	5	—	—
14—15	15	7	22	3	1	4	—	4
15—16	11	4	15	—	1	1	—	7
S:e	130	84	214	19	14	33	74	103
Mittel	10,8	7	17,8	1,6	1,2	2,8	5,7	7,9

Die Jungen wurden mit auf dem Boden oder ausnahmsweise aus der Luft gefangenen Kerfen und mit Raupen gefüttert. Die Jagdausflüge waren meistens auf die Äcker in der Nähe der Reviere gerichtet. Das Männchen sang oft — nur leise — ehe es zum Nest kam,

Paar 1. 11. 7. 6. Tag nach dem Schlüpfen. 4 Jungen. Bewölkt, windig, + 18° um 13 U., später kühler. Beobachtungszeit 8 St. (13.00—18.00, 19.00—22.00)

Zeit	♀ füttert	♂ füttert	Sum- me	♀ trägt Kot	♂ trägt Kot	Sum- me	♀ Min. auf dem Nest	♂ singt (Min.)
13—14	10	8	18	3	2	5	—	4
14—15	11	3	14	2	—	2	—	4
15—16	6	1	7	2	1	3	11	2
16—17	7	3	10	1	2	3	2	3
17—18	6	3	9	1	1	2	8	—
19—20	11	4	15	2	1	3	16	14
20—21	5	3	8	1	1	2	11	7
21—22	5	3	8	2	—	2	30	6
S:e	61	28	89	14	8	22	78	40
Mittel	7,6	3,5	11,1	1,75	1	2,75	9,75	5

Paar 1. 12. 7. 7. Tag nach dem Schlüpfen. Nebelig, still, zeitweise Rieselregen, + 15°. Beobachtungszeit 8 St. (13.00—18.00, 19.00—22.00)

Zeit	♀ füttert	♂ füttert	Sum- me	♀ trägt Kot	♂ trägt Kot	Sum- me	♀ Min. auf dem Nest	♂ singt (Min.)
13—14	7	3	10	2	1	3	—	4
14—15	6	5	11	1	2	3	—	1
15—16	10	3	13	2	—	2	—	3
16—17	16	3	19	1	2	3	—	7
17—18	13	5	18	1	2	3	—	—
19—20	8	5	13	1	1	2	—	—
20—21	12	5	17	1	2	3	—	—
21—22	1	—	1	—	—	—	32	—
S:e	73	30	103	9	10	19	32	15
Mittel	10,4	4,2	14,6	1,1	1,25	2,4	4	1,1

so auch unmittelbar nach dem Wegfliegen. Beide Eltern kommen in kurzer Entfernung vom Nest zum Boden und schleichen vorsichtig zu diesem, während sie beinahe direkt vom Nest wegfliegen. Wenn Männchen und Weibchen zugleich zum Nest kommen wird das Futter den Jungen oft nur von letzterem gegeben.

Paar 1. 13. 7. 8. Tag nach dem Schlüpfen. Bewölkt, + 16°, NE, am Abend klar, still, + 19°. Beobachtungszeit 8 St. (13.00—18.00, 19.00—22.00)

Zeit	♀ füttert	♂ füttert	Sum- me	♀ trägt Kot	♂ trägt Kot	Sum- me	♀ Min. auf dem Nest	♂ singt (Min.)
13—14	13	5	18	1	2	3	—	2
14—15	12	6	18	2	2	4	—	1
15—16	13	4	17	3	3	6	—	5
16—17	9	3	12	3	1	4	3	6
17—18	11	4	15	2	1	3	—	2
19—20	13	3	16	2	1	3	—	9
20—21	15	3	18	4	—	4	—	13
21—22	8	1	9	—	—	—	33	6
S:e	94	28	114	17	10	27	36	44
Mittel	12,3	4	16,3	2,5	1,4	3,9	4,5	5,5

Wenn die Eltern das Futter überreicht haben, warten sie einen Augenblick auf Kotausleerung eines Jungen. Diese tritt unmittelbar nach Fütterung ein. Wie bei anderen Nesthockern ist der Kot der Goldammerjungen von einem Faecalsack umgeben, welcher die Reinigung erleichtert und nach dem die Jungen das Nest verlassen haben verschwindet. Wenigstens bis zum 4. Tag nach dem Ausbrüten ist es üblich, dass die Altvögel die Exkreme fressen.

Die Kleinvögel vermeiden im Allgemeinen Ameisen, und nur einmal habe ich eine Goldammer solche fressen sehen. Das Nest von Paar 2 wurde von einem Zug von *Lasius niger* überschwemmt, und da frass M2 Ameisen bis sie verschwanden. Es muss hunderte gefressen haben, versuchte sie aber nicht den Jungen zu geben. Die Jungen waren noch klein und wurden sicher durch diese Aktion gerettet.

Die Besuchsfrequenz am Nest wächst, wenn die Jungen grösser werden. STEINFATT (1940) hat Beobachtungen nur während der 2 ersten Tage nach dem Schlüpfen gemacht. Unten folgt eine Zusammenfassung, die die Besuchsfrequenz als Stundenmittel gibt. Paar 1 und 2 hatten 4 Junge, das von Steinfatt beobachtete 5.

Tag nach dem Schlüpfen.	Besuchsfrequenz/St.
1.	2,6 (nach Steinfatt)
2.	5,5 » »
3.	6,9
4.	—
5.	12,1
6.	15,2 11,1 (Paar 1)
7.	14,4 14,6 »
8.	17,8 16,3 »

Dies bedeutet eine Steigerung der Besuchsfrequenz von 35 während des ersten Tages auf 92 während des zweiten (nach STEINFATT Angaben), um dann am sechsten Tage etwa 250 zu erreichen. In den zwei von mir beobachteten Fällen war der Anteil des Männchens ziemlich verschieden. Das Weibchen war jedoch bei beiden Paaren eifriger tätig, und die grössere Trägheit von M1 wurde durch die Aktivität der Gattin ersetzt. In diesem Fall wurde die niedrigere Besuchsfrequenz des Männchens nicht durch grössere Aktivität auf irgendeinem anderen Gebiet, z. B. im Gesang, aufgewogen. Der Gesang war längst nicht so intensiv, wie während der Brutzeit, und nicht so deutlich periodisch.

Die vom Weibchen zum Hudern angewandte Zeit wird von Tag zu Tag kürzer. Nach STEINFATT verweilt das Weibchen während der zwei ersten Tage nach dem Ausbrüten der Jungen die meiste Zeit auf dem Nest und die Huderperioden sind gleichmässig verteilt. Diese werden vom dritten Tag an um die Tagesmitte kürzer, um am Abend in deutlicher Korrelation zur Aussentemperatur wieder länger zu werden. Anfangs verweilt das Weibchen die ganze Nacht auf dem Nest. Es scheint mir, dass es zwischen dem 5.—6. oder 6.—7. Tage nach dem Schlüpfen mit diesem nächtlichen Hudern aufhört, wenigstens wenn das Wetter schön ist. Um so merkwürdiger erscheint die folgende Beobachtung:

»Am 1. 7. 1952 fand ich ein Nest mit Jungen, die am selben Tag oder vorigen Abend ausgebrütet waren. Am folgenden Tag war nur eines von den Jungen übrig; die anderen waren offenbar einem Nestplünderer zum Opfer gefallen. Die Eltern fütterten und huderten das einsame Junge, bis ich am Morgen des

6. 7. das Junge kalt und steif im Nest fand. Es war noch lebendig, die Körpertemperatur war aber etwa auf die Umgebungstemperatur gefallen (etwa 14°) und das Junge wurde nur durch meinen Eingriff gerettet. Das Weibchen kam zum Nest mit einem Insekt, aber zu spät.»

Das Weibchen war also lebendig und setzte seine gewöhnliche Routine fort. Eine denkbare Deutung ist, dass der Trieb des Weibchens zum nächtlichen Hudern bei einem bestimmten Entwicklungsniveau der Jungen aufhört. In diesem Alter ist ein einsames Junges nicht fähig, seine Körpertemperatur beizubehalten.

e. Vom Verlassen des Nests zur Auflösung der Brut. Wenn die Jungen das Nest verlassen (nach 10—11 Tagen), verstecken sie sich unmittelbar von einander getrennt in dichtem Gebüsch, hohem Gras oder dergleichen (eine Beobachtung, 28. 6. 1952). Sie schweigen, wenn nicht die Eltern in der Nähe locken. Dieses löst einen dem Locken der Eltern ähnlichen Lokalisierungslaut aus. Bei Gefahr werden die Jungen durch ein sehr feines Pfeifen gewarnt, und hocken sich dann ganz stumm und reglos nieder. Die Eltern haben noch einen scharfen, trillernden Warnlaut, welcher nur dann angewandt wird, wenn ein Feind in unmittelbarer Nähe von einem Jungen ist. Auf Grund von Beobachtungen an vielen Brutten scheint es mir, dass während der ersten Tage nach dem Verlassen des Nestes vorwiegend das Weibchen die Jungen füttert. Das Männchen wacht und warnt hauptsächlich. Die Jungen leben so versteckt, dass man sie nur ausnahmsweise sieht. Erst wenn sie schon ziemlich gut fliegen, kommen sie hervor: man sieht sie höher in jungen Fichten, Erlen und dergleichen. Zu dieser Zeit füttert das Männchen fleissiger. STEINFATT (1940) schreibt, dass die Jungen 8—14 Tage den Eltern folgen und von diesen gefüttert werden. Ich habe nur eine exakte Beobachtung von der Dauer der Abhängigkeit der Jungen von den Eltern: M1 und W1 fütterten eine Brut 13 Tage nachdem sie das Nest verlassen hatte. Von 28 Goldammerjungen, die ich gezüchtet habe, fingen die meisten in einem Alter von 17—18 Tagen selber an zu fressen. Dies stimmt gut mit STEINFATTS Angaben überein.

Es ist unsicher, inwieweit vorhergehendes Brüten für das Füttern von flüggen Jungen notwendig ist. Die Anwesenheit von sperrenden

und bettelnden Jungen ist immer ein starker Reiz: bei einigen Arten kann er sogar Jahresjunge zum Füttern von Jungen aus späteren Bruten treiben (NICE 1941). Im Juni 1950 machte ich eine interessante Beobachtung an alten gekäfigten Vögeln. Ich hatte einige 14 Tage alte Junge, die ich zugleich mit einem Haufen von Insekten hungernd in dem Käfig der Altvögel unterbrachte. Die Jungen sperrten und bettelten. Alle drei Altvögel sammelten den Schnabel voll Insekten und flogen dann nervös im Käfig umher indem sie vergebens hinaus zu kommen versuchten. Sie fütterten aber nicht die sperrenden Jungen. Natürliche Bedingungen sind wahrscheinlich für diese ziemlich komplizierte Handlungskette notwendig. — Wenn die zweite Brut das Nest verlassen hat, hört der Gesang allmählich auf, die Familien machen immer längere Wanderungen und die Revierverteidigung erlöscht. Am 21. 7. hörte ich die letzte singende Goldammer in meinem Untersuchungsgebiet: dies ist der letzte Gesangstag, den ich aufgezeichnet habe. Nach Dr. L. v. HAARTMAN (in verbis) singen die Goldammern am Lemsjöholm in SW-Finnland nicht selten im Herbst (z. B. 28. 9. 1952). In der Literatur habe ich nur in den Arbeiten von THIENEMANN (1911) und STUDER & FATIO (1915) Angaben über Herbstgesang dieses Vogels gefunden.

f. Dauer der Nistperiode und Brutzahl. Nach meinen Beobachtungen ist die für eine Brut angewandte Zeit: 5 Tage für das Bauen, 2 Tage bis zum Beginn des Eierlegens, 3 Tage für dieses, 12 Tage Brutzeit, 10 Tage Fütterung von Jungen im Nest und 8—14 Tage bis die Jungen selbständig werden. Insgesamt macht dieses 40—46 Tage aus. GEYR VON SCHWEPPEBURG (1942) und STEINFATT (1940) rechnen mit 40 bzw. 45 Tagen. Beide Eltern füttern die Jungen bis diese zum selbständigen Leben fähig sind. GEYR VON SCHWEPPEBURG vermutet, dass eine Ineinanderschachtelung dadurch zustande kommen könnte, dass das Weibchen schon während dieser Zeit ein neues Nest in Angriff nimmt. Meiner Beobachtung nach verlässt die zweite Brut 35, 36 und 36 Tage nach der ersten Brut das Nest. Dies deutet auch auf eine Ineinandergeschachtelung der Bruten hin. Doch habe ich mehrmals Weibchen beim Füttern von grossen, etwa 17—18 Tage alten Jungen beobachtet.

Normalerweise finden wir in Südfinnland 2 Bruten. Nur 12 Paare habe ich während der ganzen Brutzeit genau verfolgen können: sie hatten alle zwei Bruten, 4 Paare allerdings nach Verunglückung der ersten Brut. Unfälle können bisweilen Anregung für mindestens drei Gelege sein. Wenn das Weibchen Ende April zu bauen beginnt, wird die erste Brut Anfang Juni selbständig und die zweite Mitte Juli. Zwischenbrute kommen immer vor. Am 2. 8. 1950 und 15. 8. 1952 habe ich Jungvögel gesehen, die gefüttert wurden.

7. VERLASSEN DER REVIERE UND MAUSER

Schon Mitte Juli wurden kleine Scharen von Jungvögeln aus den ersten Bruten in den Feldern gesehen, meistens 3—4 zusammen. Bis die zweite Brut das Nest verliess, hielten sich die Altvögel nur ausnahmsweise in weiterer Entfernung von den Revieren auf. Bald nachdem die zweite Brut flügge geworden war, wurden die Reviere verlassen. Ich habe sogar Mitten in den Feldern Goldammern bei der Fütterung von flugfähigen Jungen gesehen, aber nie früher als Mitte Juli.

Ende Juli waren die Goldammern meistens auf den Feldern, immer aber in der Nähe von Büschen, in welche sie bei Gefahr flüchteten. Wahrscheinlich übernachteten sie im Walde. In den ersten Augusttagen sammelten sich alle Goldammern in drei grösseren Gebüschgebieten, welche an Getreidefeldern grenzten. (Diese sind mit unterbrochenen Linien auf Karte 1 eingezeichnet.) Gekäfigte Vögel mauserten zu dieser Zeit, und Beobachtungen mit dem Fernglas zeigten, dass dies auch bei den freilebenden Vögeln der Fall war. Während der Mauser waren die Goldammern scheuer als gewöhnlich. Sie frassen in den Feldern in unmittelbarer Nähe der Gebüsch, wohin sie sofort flogen, wenn ein Mensch sich näherte.

Die Mauser dauerte etwa drei Wochen. Danach begannen die Goldammern wieder umherzustreichen. Am 31. 8. durchsuchte ich die Buschgebiete, wo die Vögel gemausert hatten. Keine einzige Goldammer wurde dort gefunden: sie waren wieder über das Beobachtungsgebiet verstreut, meistens in den Feldern, und neigten zu Schwarmbildung. Doch wurden selten mehr als 7—8 Individuen zusammen gesehen, oft waren sie allein.

8. HERBST

Der Herbst bringt Mangel an Nahrung, sinkende Temperatur und abnehmende Tageslänge. Diese müssen die primären Ursachen des Wegzuges der Goldammer sein, der besonders in Nordfinnland zutrifft (vgl. WALLGREN 1952, 1954).

Es befand sich das ganze Jahr hindurch eine Gruppe von stationären Individuen in meinem Untersuchungsgebiet. Die Frequenz schwankte aber von Mitte September bis Mitte November von Tag zu Tag erheblich. Die Ursache hierfür war offenbar das Vorkommen von Durchzügeln. Gemischte Schwärme wurden wie oben erwähnt (S. 6) beobachtet. Der grösste im September beobachtete Schwarm umfasste nur 20 Individuen, aber im Oktober und Anfang November zogen bisweilen mehr als hundert Goldammern zusammen.

Während eines typischen Herbsttages begeben sich die Goldammern in der Morgendämmerung eine nach der anderen oder in ganz kleinen Gesellschaften auf die Felder. Man hört den Fluglaut oder schreckt einsame Individuen in den Stoppelfeldern oder an den Grabenrändern auf. Wenn es hell wird, entstehen kleine Schwärme dadurch, dass die Vögel sich an Stellen mit viel Nahrung ansammeln. Dabei muss dem Gesellschaftstrieb ziemlich grosse Bedeutung zugemessen werden. Man kann freilich den ganzen Tag einsame Goldammern finden, und die Zusammensetzung der Schwärme wechselt immerfort. Wenn die Vögel ungestört sind, fliegt selten der ganze Schwarm auf; einige bleiben auf dem Boden, andere fliegen fort, neue kommen hinzu. Im Fluge sind die Schwärme licht und sehr oft trennen sich einzelne Individuen oder kleine Gruppen ab. Diese Unruhe und Spaltung ist besonders beim Fressen auffallend: die Vögel ruhen aber sehr oft mehreren zusammen. Wenn sich grosse Schwärme mit festem Zusammenhalt zeigen, muss man auf einen Zug der Vögel schliessen.

9. WINTER

a. Das Verhalten. So lange der Boden Schneefrei ist, verbringen die Goldammern den grössten Teil des Tages auf den Feldern. Es ist in erster Linie der Schnee, der in Finnland die Goldammern zu den

Höfen treibt, denn sie finden dort Nahrung. Während des Winters gibt es oft nur auf kleinen, begrenzten Gebieten Futter, und die Entstehung der Schwärme scheint vielfach passiv und zufällig zu sein. Einige Zitate aus meinen Aufzeichnungen zeigen, wie Schneefall auf die Bewegungen der Goldammern rings um das Dorf Härköilä einwirkte.

9. 12. 49. »Die Goldammern zerstreut an den Waldrändern, im Gebüsch auf den Feldern, an den Gräben usw., kommen aber nicht zum Dorfe.»

»Während der Nacht gegen 10. 12. starker Schneefall. Am 10. Tau und starker NO, Schnee etwa 10—15 cm. 11.30 etwa 30 Goldammern im Dorfe, so auch um 14 Uhr.

Der Schnee schmolz sofort, und eine Woche später (am 19.) wurden keine Goldammern im Dorfe gesehen.»

»Am Weihnachtsabend fiel ein wenig Schnee, und schon am folgenden Tag waren einige Goldammern im Dorfe. Am 26. kam viel Schnee; am 27. —3°C. und Schneefall am Nachmittag, NO-Wind. Am Vormittag waren 15 Goldammern im Dorfe und am Nachmittag fand ich einen Schwarm von 10 Vögeln, die zwischen einer Dieme und der Wand einer Dreschscheune Schutz suchten und Weizenkörner aus nicht ausgedroschenen Ähren pickten.»

Nach Schneefall werden die Möglichkeiten für die Goldammern Futter zu finden von Tag zu Tag wieder besser, hauptsächlich durch die Aktivität der Menschen und Haustiere. Die Goldammern kommen dann nicht so oft zu den Wohnstätten wie unmittelbar nach einem Schneefall. Man sieht sie in kleinen Schwärmen in der Nähe von Scheunen und Dreschscheunen, auf den Misthaufen in den Äckern usw. Sie lernen offensichtlich schnell wo die verschiedenen Nahrungsgebiete liegen. Sie lernen auch leicht Plätze zu finden, wo sie regelmässig gefüttert werden. Hunger ist wahrscheinlich eine Ursache für die Unruhe und Zersplitterung der Schwärme. Wie oben erwähnt, ruhen oft mehrere Goldammern zusammen, und im Spätwinter, wenn die Tage schon länger werden, habe ich zum Beispiel im Jahre 1953 in Ingå bei wenig Schnee grosse Schwärme von Goldammern gesehen.

Die zu Schwärmen vereinigten Goldammern besitzen zwei fleissig benutzte Laute. Im Fluge und auf dem Boden auf grössere Entfernung wird der schmatzende Lock- und Fluglaut angewandt. Scharen auf dem Boden lassen einen trillernden Laut, etwa tirlit, tirlit, hören. Dieser wird z. B. benutzt, wenn ein dichter Schwarm auf dem Boden

Nahrung sucht und eine Goldammer geflogen kommt. Er ist auch beim Auffliegen und, wenn die Goldammern dicht nebeneinander fliegen, üblich. Hin und wieder singen die Männchen in Schwärmen schon im Dezember ein paar Töne. — Nur bei Flucht kommt ein gleichzeitiges Auffliegen eines Schwarmes vor. Die Goldammern sind sehr wachsam und reagieren äusserst schnell. Bei dem Versuch, Vögel mit dem Schlagnetz zu fangen, habe ich konstatiert, dass sie schneller und wachsamer sind als der Sperling (*Passer domesticus*), die Kohlmeise (*Parus major*) und der Gimpel (*Pyrrhula pyrrhula*).

Die Goldammern sind untereinander friedsam. Nur um spezielle Leckerbissen können sie dann und wann streiten. Gegen andere, harmlose Arten, verhalten sich die Goldammern in der Regel ganz indifferent. Beobachtungen an gekäfigten Vögeln können gewissermassen die Beziehungen zwischen den Goldammern unter sich und zwischen ihnen und anderen Arten beleuchten.

Im Frühjahr 1950 hatte ich zwei Männchen und ein Weibchen. Eines von den Männchen war ein alter Vogel mit nur einem Fuss. Diese Vögel liess ich einigemal einen halben Tag ohne Futter. Als sie wieder Nahrung bekamen, dominierte der Einfüssige und vertrieb die beiden anderen, bis er selbst gesättigt war. Dabei war er gegen das andere Männchen besonders aggressiv. Als ich mehrere Vögel hatte, konnte ich keine eindeutige Hackordnung konstatieren. Im Herbst 1950, als ich 15 Vögel hatte, dominierte ein junges, im selben Jahre ausgebrütetes Männchen. Es starb im Dezember, und ein altes Weibchen übernahm seine Rolle. Dominierende Männchen sind aggressiver gegen andere Männchen als gegen Weibchen: das alte Weibchen war aber gleich aggressiv gegenüber Weibchen wie Männchen.

Die Aggressivität kam immer in Situationen vor, die der oben erwähnten ähnlich waren: Mangel an Trink- oder Badwasser, frischem Grün, Sand usw. konnte die Reaktion hervorrufen. — Lange Zeit hindurch habe ich Feldammern und Goldammern zusammen in demselben Käfig gehalten. Die Goldammern verhielten sich in Situationen, in denen sie Artgenossen heftig angriffen, gegen die Feldammern ganz gleichgültig.

Die Anzahl der Goldammern in meinem Untersuchungsgebiet wurde allmählich kleiner, und Ende Februar — Anfang März waren

ein paar Wochen lang nur etwa 20 am Platze. Inwieweit dieses auf Absterben oder Wanderungen beruhte, ist nicht möglich zu entscheiden. Nach dem 10. März begann die Anzahl wieder zu steigen, schwankte aber sehr von Tag zu Tag. Wahrscheinlich war der Rückzug von dieser Zeit an wieder im Gange, oder aber die Goldammern des Gebietes waren auf Wanderungen innerhalb Finnlands gewesen. Im Zusammenhang mit einer anderen Arbeit (WALLGREN 1954) habe ich alle zugänglichen Angaben über den Zug der Goldammern gesammelt. Nach diesen dürfte der Herbstzug in Nordeuropa während der Zeit September—November vor sich gehen und zwar im Oktober gipfelnd. Nur während sehr kalter Winter sind zugähnliche Bewegungen im Januar und Februar beobachtet worden. Der Rückzug geschieht im März und April mit dem Gipfelpunkt um den Monatswechsel. Meine mangelhaften Beobachtungen haben an und für sich geringen Wert: sie weichen aber von diesem Bild nicht ab. 1949 sah ich die letzten grossen Schwärme Ende November, so auch 1950. Am 9. 3. 1950 wurde ein Schwarm von mindestens 200 Individuen in Vichtis beobachtet: er war der erste grosse in diesem Jahr. Während des Winters schienen die Vögel ziemlich stationär zu sein. — Es sei noch erwähnt, dass sich im Dorf Linkulla in Ingå den ganzen Winter 1952—1953 etwa 60—70 Goldammern aufhielten.

b. Der Tagesrhythmus. Wegen der rastlosen Bewegungen der Schwärme und wegen ihrer immer variierenden Zusammensetzung ist es schwierig, eine exakte Vorstellung von der täglichen Routine der Goldammer zu bekommen. Beobachtungen an einem Futterplatz zeigen jedoch einen deutlichen Rhythmus der Besuchsfrequenz. Am Vormittag ist die Aktivität hauptsächlich auf Nahrungssuche ausgerichtet: die Ruheperioden sind kurz, höchstens 15—20 Minuten. Zwischen 12 und 13.30 folgt i. Allg. eine längere Ruhepause, die bei Absinken der Temperatur kürzer wird. Ich habe einigemal die genaue Länge dieser Ruheperiode aufzeichnen können.

29. 12. 1949. T. —13°. 7 Goldammern rasteten zwischen 12.20—13.25.

30. 12. 1949. T. —22°. 11 Goldammern rasteten zwischen 12.15—12.54.

1. 1. 1950. T. —8°. 20 Goldammern rasteten zwischen 12.20—13.45.

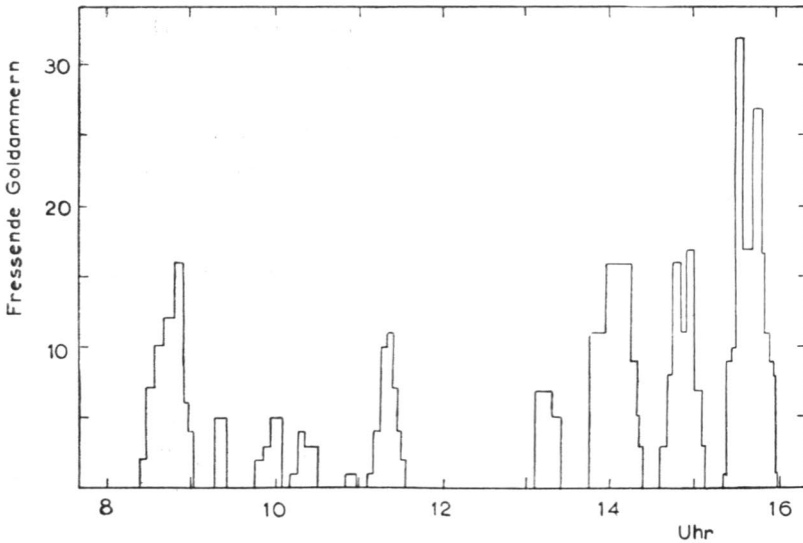


Abb. 2. Besuchsfrequenz der Goldammern an einer Futterstelle am 1. 1. 1950.

Am 30. 12. war es ziemlich kalt, und die Ruheperiode war erheblich kürzer als am vorigen Tag oder zwei Tage später. — Am Nachmittag kommen wieder nur kürzere Pausen vor.

Die aktive Zeit der Vögel wird also während der kürzesten Tage des Jahres meistens zum Nahrungssuchen benutzt. Oben sind noch die Beobachtungen an einer Dreschscheune am 1. 1. 1950 wiedergegeben (Abb. 2). Wetter: bewölkt, windstill, am Morgen -12° , 10.30 -11° , 12.00 -8° .

Das Diagramm zeigt ein deutliches Minimum der Regsamkeit der Vögel um die Tagesmitte. Die Besuchsfrequenz war am Vormittag niedrig; die Goldammern suchten Futter an anderen Stellen in der Nähe des Dorfes. Die Anzahl der Vögel am Platze wechselte die ganze Zeit, wie es bei den Winterschwärmen der Goldammern zu sein pflegt.

10. ÜBERNACHTEN: BEGINN UND AUFHÖREN DER TAGES-AKTIVITÄT

Die Schlafstellen der Goldammern sind im Winter schwer zu finden. Alle von mir ausgemachten lagen in dichten Beständen von Jungfichten, oft nur einige Dezimeter über dem Boden und beinahe eingeschnitten. Oben (S. 9) wurde beschrieben, wie ein solches Winternachtquartier noch nach der Inbesitznahme der Reviere angewandt wurde.

So lange die Laubbäume noch kahl waren, wurde der Nachtast immer in einer kleinen Fichte gewählt. Die Vögel schienen nur selten mehrere Nächte an exakt demselben Platz zu schlafen. Im Sommer schliefen die Goldammern oft in Erlengebüschen und dergleichen. Dies war bis zum Abfallen des Laubes im Herbst meistens der Fall.

Das Wesentliche ist wahrscheinlich guter Schutz gegen Einsicht. Nur zweimal habe ich im Sommer beobachtet, dass Goldammern die Nacht auf dem Boden zubrachten. Im Winter werden die Nachtquartiere so gewählt, dass sie gegen Kälte schützen.

Nachdem die Jungen flügge geworden sind und die Reviere verlassen haben, können die Vögel in Gebüsch in ziemlich weiter Entfernung vom Walde schlafen. Dies war in meinem Untersuchungsgebiet während der Mauser die Regel. Im Allgemeinen sitzen die Goldammern während der Sommernächte in 1—3 m Höhe in Erlen- oder ähnlichem Gebüsch. Im Herbst kehren sie zu den Fichten zurück, wenn aber die Kälte noch nicht streng ist, kann man sie ferne vom Walde, wo immer nur es geeignete Sträucher gibt, antreffen. In meinem Untersuchungsgebiet gab es allerdings immer (ausser während der Mauser?) Vögel, die im Walde schliefen.

BERGMAN (1950) hat gezeigt, dass die Goldammern 5 Stunden schlafen (Winterversuche mit gekäfigten Vögeln). Während der Winternächte sind demnach die Vögel mehrere Stunden auf den Schlafästen wach. Eine gewisse Belichtungsstärke ist indessen für Aktivität notwendig. Die Goldammern sehen in der Dämmerung schlecht (DONNER 1951), was auch aus dem Verhalten der Vögel, wenn sie vom Schlafast aufgeschreckt werden, hervorgeht.

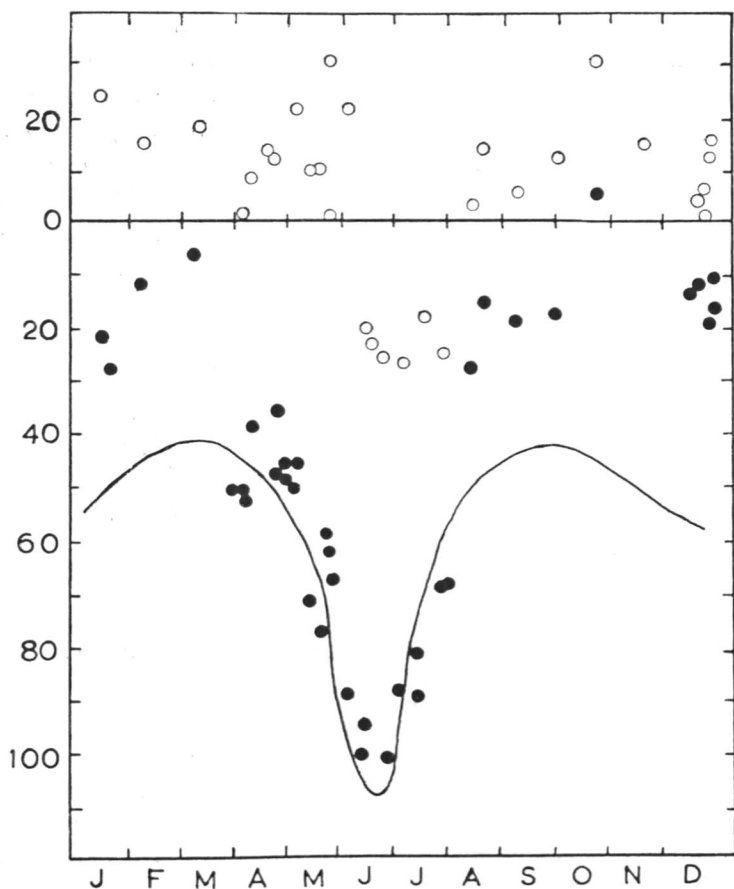


Abb. 3. Aktivitätsbeginn (leere Kreise) und Aktivitätsabschluss (gefüllte Kreise) der Goldammer im Verhältnis zur bürgerlichen Dämmerung (waagerechte Linie) und Sonnenauf- bzw. Untergang (Kurve). Ordinate: Minuten vor und nach der bürgerlichen Dämmerung (= 0). Abszisse: Monate.

Beginn und Abschluss der Tagesaktivität wurde so bestimmt, dass ich einzelne Individuen oder kleine Schwärme beim Zuruhegehen beobachtete. Nachdem alle Bewegungen und Laute aufgehört hatten vermutete ich, dass die Aktivität eingestellt war. Am folgenden Morgen wurden die ersten Lautäußerungen notiert. Die so gemachten Beobachtungen liegen dem Diagramm zu Grunde. Sowohl

vor dem Beginn als nach dem Abschluss der Aktivität scheinen die Vögel etwa 10 Minuten auf dem Schlafplatz rege zu sein. Der Gesang beginnt etwa 10 Minuten nach dem Verlassen des Schlafasts (Ausnahme: der »intensive Morgengesang«, der sofort beginnt), und wird am Abend schon 15—30 Minuten vor dem Zuruhegehen abgeschlossen.

Der Beginn der Tagesaktivität wurde 32 mal und das Zuruhegehen 37 mal notiert. Im Diagramm Abb. 3 werden meine Beobachtungen im Verhältnis zu Sonnenaufgang, -untergang und bürgerlicher Dämmerung (nach Berliner Astronomisches Jahrbuch 1952) wiedergegeben. Unten ist auch die Beobachtungszeit (lokale) mitgeteilt.

Für die Schätzung der Belichtungsintensität beim Regewerden bzw. Zuruhegehen habe ich die von v. HAARTMAN (1949) nach LUNELUND zitierten Werte über die Belichtungsstärke bei verschiedener Sonnenhöhe benutzt. Es geht deutlich hervor, dass die Goldammern wie die Mehrzahl der untersuchten Vögel (NICE 1943, FRANZ 1949) ihren Tag bei viel schwächerer Belichtung beginnen als abschliessen. Die Belichtungsstärke ist während der Zeit August—Mai beim Regewerden etwa 0,1 Lux. Das Zuruhegehen geschieht von August bis März bei Belichtungsstärken von etwa 6 bis 30 Lux. Vielleicht liegt hier eine Korrelation zur Adaptation des Auges vor.

Eine Balzbedingte Verfrühung des Morgens im Frühling, wie sie in Ostpreussen (STEINFATT 1940) und Bayern (DIESELHORST, zit. nach FRANZ 1949) beobachtet worden ist, konnte in Südfinnland nicht einwandfrei nachgewiesen werden. Sie wird wahrscheinlich durch den Schlafbedarf aufgewogen. Während Juni—Juli setzt der Beginn der Tagesaktivität relativ spät am Morgen ein. Das Zuruhegehen geschieht relativ früher in Beziehung zum Sonnenuntergang. Dies beginnt schon im April merkbar zu werden. In Ostpreussen geschieht das Zuruhegehen im Sommer bei etwa gleich starker Belichtung wie in Finnland (STEINFATT l.c.), in Bayern aber bei etwas schwächerem Licht (FRANZ l.c.). Im Juni und Juli beginnt die Aktivität bei einer Belichtung von etwa 6 Lux, und das Zuruhegehen bei 225—400 Lux von Anfang April bis Ende Juli. PALMGREN (1935) beobachtete, dass die Goldammern in der hellen arktischen Nacht keine Ruheperiode hatten, sondern dass eine solche in den späteren Nachmittagsstunden vorkam (zwischen 17 und 21). Ich notierte 1949 in den ersten Juli-

tagen am Lyngefjord ($69^{\circ}14'$) wahren klarer Witterung, dass die Goldammern ihre Ruheperiode zwischen etwa 19.30 und 23 Uhr hatten und schon 23.30 Uhr intensiv sangen. FRANZ (1949) notierte in Nordfinnland eine Ruheperiode, die stark streuend um etwa 20 Uhr begann und kurz nach Mitternacht beendet war. Ein Vergleich meiner Beobachtungen mit denen aus Bayern, Ostpreussen und Nordfinnland zeigt, dass an allen diesen Beobachtungsorten das Zuruhegehen im Sommer bei etwa derselben Zeit geschieht. Dagegen beginnt die Aktivitat im Sommer um so fruher, je nordlicher der Ort liegt, bis sie vom Schlafbedarf balanziert wird.

PALMGREN (1935) hebt die grosse Bedeutung hervor, die offenbar dem physiologischen 24-Stundenrhythmus der Vogel zukommt. Nach BERGMAN'S (1950) Versuchen fallt die eigentliche Schlafperiode der Goldammer zwischen 20 und 1 Uhr. Dieses steht in guter Korrelation zu der Tatsache, dass die Goldammern bei groesserer Belich-

Die Aktivitat beginnt		Die Aktivitat beginnt		Die Aktivitat abgeschlossen		Die Aktivitat abgeschlossen	
Datum	Uhr	Datum	Uhr	Datum	Uhr	Datum	Uhr
15. 1.	7.37	16. 7.	2.06	15. 1.	15.59	6. 6.	21.09
12. 2.	6.55	28. 7.	2.50	21. 1.	16.07	11. 6.	21.19
11. 3.	5.35	15. 8.	3.18	11. 2.	17.07	14. 6.	21.28
7. 4.	4.19	20. 8.	3.24	10. 3.	18.25	27. 6.	21.23
13. 4.	3.56	11. 9.	4.30	31. 3.	18.26	3. 7.	21.16
21. 4.	3.28	2. 10.	5.13	3. 4.	18.41	12. 7.	21.12
22. 4.	3.29	23. 10.	5.44	6. 4.	18.44	13. 7.	21.03
5. 5.	2.26	21. 11.	7.07	12. 4.	19.17	27. 7.	20.41
15. 5.	2.08	22. 12.	8.04	20. 4.	19.28	14. 8.	20.27
18. 5.	2.00	23. 12.	8.04	21. 4.	19.42	19. 8.	20.15
22. 5.	1.48	29. 12.	7.59	26. 4.	19.48	10. 9.	18.59
23. 5.	1.44	30. 12.	7.51	28. 4.	19.54	1. 10.	17.58
24. 5.	1.40	31. 12.	7.48	5. 5.	20.19	23. 10.	17.11
26. 5.	1.20			6. 5.	20.26	21. 12.	15.41
4. 6.	1.16			14. 5.	20.21	22. 12.	15.38
15. 6.	1.18			17. 5.	20.17	29. 12.	15.44
17. 6.	1.18			22. 5.	20.57	30. 12.	15.38
24. 6.	1.14			23. 5.	20.56	31. 12.	15.42
4. 7.	1.29			24. 5.	20.55		

tungsstärke zur selben Zeit zuruhegehen, auch wenn die eigentliche Schlafhelligkeit erst später eintritt. Diese Tatsache und die Verspätung am Morgen verlängern die Ruheperiode, die jedoch zur Zeit der Sommerwende nie mehr als $3\frac{3}{4}$ —4 Std. betrug. Etwa die gleiche Ruheperiode trifft man in Lappland (3 Std. 10 Min. war das von FRANZ beobachtete Minimum) und sie stellt vermutlich das Minimum der Art dar. Die kürzeste Schlafzeit, die STEINFATT beobachtete, war etwa $4\frac{1}{2}$ Stunden.

Während der lichtesten Zeit ist, wie es schon FRANZ hervorgehoben hat, wahrscheinlich der physiologische Schlafbedarf für Aktivitätsbeginn und Zuruhegehen bestimmend. Zu anderen Jahreszeiten scheint die Belichtungintensität entscheidend zu sein. Die Goldammern sehen in der Dämmerung schlecht und können deshalb ihre Aktivitätsperiode während der dunkelsten und kältesten Zeit in die Nacht hinein nicht verlängern, wenn es auch für den Energiehaushalt vorteilhafter wäre.

11. DISKUSSION

Nach MERIKALLIO (1946) bezeichnen mehrere Verfasser die Goldammer als Waldvogel. STEINFATT (1940) behauptet, dass die Goldammer »ein Vogel des offenen Landes« ist, der sich dem Leben im Walde anpasst. Es scheint mir, dass diese Auffassungen nicht das Richtige treffen. Weder das Nisten im Walde noch das Nahrungsuchen in den Feldern ist allein für eine Klassifizierung der Goldammer als Wald- oder Feldvogel ausreichend.

Z. B. zeigen die Arbeiten von MERIKALLIO (l.c.), PALMGREN (1930), JOHANSEN (1944) und DIESSELHORST (1949) die grosse Bedeutung der Grenzlinienwirkung für die Art. PALMGREN charakterisiert zutreffend die Goldammer und hebt ihre nahrungsökologische Beziehungen zu den Laubhainen hervor: auf diesem Biotop gibt es Goldammern fern von den Feldern. Das Nisten, die Lage des Nests, das Verhalten der flüggen Jungen und der mausernden Vögel, das Übernachten: alles zeigt eine Abhängigkeit von Gebüsch. Wenn man Goldammern im Feld überrascht, flüchten sie gewöhnlich zu den nächsten Büschen. Die Goldammern suchen aber oft im offenen Felde

ihre Nahrung. Während des grössten Teils des Jahres fressen sie hauptsächlich Samen, und solche gibt es auf unkultiviertem Boden nur in natürlichen Wiesen und dergleichen.

Die Art ist von Zentralsibirien im Osten bis zum Atlantischen Ozean im Westen verbreitet. In Sibirien ist sie ostwärts in die Taiga mit dem Ackerbau vorgerückt, kommt aber auch an Lichtungen in den Waldgebieten vor (JOHANSEN l.c.). Wahrscheinlich war das ursprüngliche Zentrum ihrer Verbreitung in Westasien und Osteuropa. Vor der Kultivierung der grösstenteils mit Wald bewachsenen Gebiete, wo der Mensch für die Art Expansionsmöglichkeiten geschaffen hat, sind in West- und Mitteleuropa die spärlichen Brutlokale wahrscheinlich auf die Ränder von Brandfeldern, natürliche Wiesen, Laubhaine und die obere Randzone des Waldes gegen das baumlose Hochgebirge beschränkt gewesen. Nach JOHANSEN (l.c.) ist die Goldammer in der Buschsteppe nicht allgemein, welches etwas überraschend scheint.

HOWARD (1920) und STEINFATT (l.c.) heben den starken Kontrast zwischen dem Verhalten während der Brutperiode und während des übrigen Teils des Jahres hervor. Der Revierinstinkt ist bei der Goldammer vom Frühjahr bis Spätsommer sehr stark: ausser der Brutzeit ist der Vogel ausgeprägt gesellig. Doch sind die Schwärme meistens zufällige Bildungen ohne grössere Festigkeit. Zug und eine stärkere Neigung zur Bildung von stabilen Schwärmen scheinen gekoppelt zu sein: Während einer längeren Zeit im Herbst und Winter bildet der stationäre Teil der Population keine grösseren Schwärme, wenn nicht Mangel an Nahrung die Vögel zusammenzwingt.

Der jährliche Übergang von einem geselligen Stadium zu dem Brutbenehmen mit Rivalität und Isolierung und wieder zurück zur Schwarmbildung steht offenbar in Korrelation zum geschlechtsphysiologischen Zustand. Nach dem Selbständigwerden verhalten sich die Jungvögel ganz wie die Altvögel nach beendigter Brut.

Die wichtigste Aufgabe der Reviere dürfte nicht die Sicherung der Nahrung sein, wie es HOWARD (1920) vermutet. Vielmehr steht die wesentlichste Revierfunktion wahrscheinlich in Verbindung mit der Paarbildung und dem Bedarf an Schutzvegetation für das Nest und die Jungen.

12. ZUSAMMENFASSUNG

Beobachtungen über das Leben der Goldammern wurden im Kirchspiel Vichtis in West-Nyland gemacht. Das Material stammt grösstenteils aus dem Frühling und Sommer 1950: zufällige Beobachtungen aus den Jahren 1949—1953 liegen gewissen Teilen der Darstellung zu Grunde.

Im Jahre 1950 waren etwa 80 % des lokalen Goldammerstammes schon Ende März am Platze: nach dem 16. 4. konnten Züge nicht mehr beobachtet werden. Während der Zugzeit im Frühling und auch im Herbst ist der Gesellschaftstrieb am stärksten und Mischschwärme von Goldammern und Buchfinken sind oft zu sehen.

Die Witterung, und zwar Temperatur und Schneeverhältnisse, beeinflussen in entscheidender Weise den Übergang vom Winter- zum Brutverhalten. Temperaturen über 0°C. sind für Inbesitznahme der Reviere notwendig. Der ganze Vorgang dauert in Südfinnland etwa einen Monat, in Süddeutschland zwei Monate (DIESELHORST).

Gesang in Schwärmen kommt bei den Goldammern Finnlands vor.

Das Verhalten zum Revier ist dem von DIESELHORST (1949) beschriebenen ähnlich.

Zwei Balzhandlungen des Männchens, das Imponieren (Demonstration der gelben Kopf- und Kehlfieder und des roten Oberbürczels) und Halmbalz, wurden beobachtet. Scheinpicken wurde nicht mit Sicherheit notiert.

Gesang und Kämpfe hatten morgendliche und abendliche Maxima; beide wurden Ende April spärlicher. »Intensiver Morgengesang« wird beschrieben.

Es scheint wahrscheinlich, dass die Reviere in Finnland durchschnittlich grösser als in Bayern sind. Die Grenzlinienwirkung ist für die Reviergründung von entscheidender Bedeutung.

Das Weibchen baut und brütet allein. Das Männchen singt und bewacht das Revier: es füttert das Weibchen am Nest, was vielleicht »courtship feeding« ist.

Kontakt zwischen den Gatten und Folgeaktion des Männchens ist für die Jagdausflüge des Weibchens charakteristisch.

Beide Eltern füttern die Jungen bis diese selbständig werden. Eine Brut nimmt 40—46 Tage in Anspruch. Zwei Gelege im Sommer scheinen in Südfinnland regelmässig vorzukommen.

Die Goldammern mausern im August und leben zu dieser Zeit äusserst still in dichten Gebüsch.

Der Frühlingszug beginnt Anfang März und dauert bis Mitte April: der Herbstzug beginnt Mitte September und wird vor Ende November abgeschlossen.

Der Schnee treibt die Goldammern zu den Höfen und Dörfern. Die Schwarmbildung wird im Winter offenbar stark von dem Nahrungszugang beeinflusst.

Typisch für den Tagesrhythmus im Winter ist eine längere Ruhepause um die Tagesmitte. Diese wird während der Kälte abgekürzt.

Die Goldammern schlafen im Winter in Fichtengebüschen im Walde. Im Sommer werden oft Laubgebüsch als Nachtquartiere benutzt: die Nacht wird vielfach in Gebüsch auf den Feldern verbracht. Während der Nistzeit schlafen die Goldammern in den Revieren: Anfang April 1950 wurde jedoch das Übernachten von mehreren Goldammern an einem Schlafplatz beobachtet.

Während des grössten Teils des Jahres geschieht das Zuruhegehen bei einer Belichtungsstärke von etwa 6—30 Lux, der Aktivitätsbeginn bei etwa 0,1 Lux. Während der hellsten Zeit ist, wahrscheinlich wegen des physiologischen Schlafbedarfs, eine deutliche Verschiebung sowohl des Zuruhegehens als auch des Aktivitätsbeginnes zu erkennen: sie geschehen dann bei einer Lichtintensität von etwa 225—400 bzw. 6 Lux.

Die allgemeine Charakterisierung der Oekologie der Goldammer wird diskutiert.

ZITIERTE LITERATUR

- BERGMAN, G. 1950. Experimentella undersökningar över sömndjupet hos olika småfågelarter. Orn. Fenn. XXVIII: 109—124.
- DIESELHORST, G. 1949. Frühjahrsbeobachtungen an bunt beringten Goldammern (*Emberiza citrinella*). Ornith. Ber. I: 1—31.
- 1950. Erkennen des Geschlechts und Paarbildung bei der Goldammer (*Emberiza c. citrinella*). Ornith. Ber. III: 65—112.
- DONNER, K. O. 1951. The visual acuity of some passerine birds. Acta Zool. Fenn. 66.
- FRANZ, J. 1949. Jahres- und Tagesrhythmus einiger Vögel in Nordfinland. Zschr. f. Tierpsychologie 6: 309—329.
- FREITAG, FR. 1942. Männchen der Goldammer trägt Halme. Beitr. z. Fortpfl.-biol. d. Vögel 18: 42.
- 1949. Balzhandlungen der Goldammer. Die Vogelwelt 70: 54.
- GEYR v. SCHWEPPEBURG, H. 1942. Zur Brutbiologie von *Emberiza citrinella*. Beitr. z. Fortpfl.-biol. d. Vögel 18: 1—5.
- V. HAARTMAN, L. 1949. Neue Studien über den Tagesrhythmus des Mauerseglers, *Apus apus* (L.). Orn. Fenn. XXVI: 16—24.
- HEINROTH, O. & M. 1924. Die Vögel Mitteleuropas 1. Berlin.
- HOWARD, H. E. 1920. Territory in bird life. London.
- JOHANSEN, H. 1944. Die Vogelfauna Westsibiriens. J. f. Ornith. 92: 1—105.
- KLOCKARS, B. 1947. Iakttagelser över gulsparvens och bofinkens dagliga flygrörelser våren 1945. Orn. Fenn. XXIV: 79—82.
- LACK, D. 1940. Courtship feeding in birds. The Auk 57: 169—178.
- MERIKALIO, E. 1946. Über regionale Verbreitung und Anzahl der Vögel in Süd- und Mittelfinnland II, spez. Teil. Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 12, 2.
- NICE, MARGARET M. 1937 u. 1943. Studies in the life history of the song sparrow I u. II. Trans. Linn. Soc. New York I u. IV.

- PALMGREN, P. 1930. Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands, mit besonderer Berücksichtigung Ålands. Acta Zool. Fenn. 14.
- 1932. Ein Versuch zur Registrierung der Intensitätsvariation des Vogel-sanges im Laufe eines Tages. Orn. Fenn. IX: 68—74.
- 1935. Über den Tagesrhythmus der Vögel im arktischen Sommer. Orn. Fenn. XII: 107—121.
- STEINFATT, O. 1940. Beobachtungen über das Leben der Goldammer. Ber. des Vereins Schles. Ornithologen 25: 11—22.
- STUDER, TH. & V. FATIO 1915. Katalog der Schweizerischen Vögel. XII: 2221—2242.
- THIENEMANN, J. 1911. X Jahresbericht (1910) des Vogelwarte Rossitten der Deutschen Ornithologischen Gesellschaft. J. f. Orn. 59: 620—707.
- WALLGREN, H. 1952. On the dependence of standard metabolism upon environmental temperature in the Yellow Bunting (*Emberiza citrinella* L.), and the Ortolan Bunting (*E. hortulana* L.). Orn. Fenn. XXIX: 44—48.
- 1954. Energy metabolism of two species of *Emberiza* as correlated with distribution and migration. Acta Zool. Fenn. 84: 1—110.

Materialien zur Hydrobiologie des Sees Tuusulanjärvi

H. JÄRNEFELT

Der etwa 30 km nördlich von Helsinki gelegene Tuusulanjärvi gehört zu denjenigen Seen der südfinnischen Tonebenenlandschaft, deren mehr oder weniger schwache primäre Eutrophie dank der stetig zunehmenden Besiedelung und um sich greifenden Bebauung der Umgebung sogar dermassen verstärkt worden ist, dass man in gewisser Hinsicht schon von einer ausgesprochenen Verunreinigung sprechen kann. Diese Entwicklung ist verhältnismässig schnell vor sich gegangen. So konnte z.B. in den Jahren 1913—1916, als ich hier meine ersten Untersuchungen ausführte, keine Vegetationsfärbung im eigentlichen Sinne des Wortes festgestellt werden, jedenfalls war sie wegen der starken Tontrübung nicht zu beobachten. Die Besiedelung hat seither sehr rasch zugenommen: damals 2 Gross- und etwa 5 Kleingüter, eigentlich nur 2 mittelgrosse Dörfer, wenige Sommerfrischen, — heute ausser den erwähnten inzwischen beträchtlich gewachsenen Dörfern ein grosser Flecken, reichlich Siedlergüter, dichte Villabesiedelung. Die Entwicklung geht fort, und folglich wird die Verunreinigung, falls Gegenmassnahmen unterbleiben, immer schlimmer werden. Hand in Hand damit verändert sich aber auch die Zusammensetzung der Organismenwelt. Um ein klares Bild von der Art und Grösse der Veränderungen zu erhalten, ist nun eine Kenntnis des Vergangenen vom grossen Vorteil.

Über die Kladozeren, die Fische und ihre Nahrung nebst ihrem Wachstum, sowie die allgemeine Zusammensetzung und die Menge der als Fischnahrung zur Verfügung stehenden Bodenfauna sind wir verhältnismässig gut unterrichtet (JÄRNEFELT 1915, 1921). Ferner

haben wir eine gewisse Auffassung betreffend das Plankton (LEVANDER 1900, 1914, 1918, und in quantitativer Hinsicht für die Jahre 1921, 1926 und 1932: JÄRNEFELT 1937) und die Gastropoden (LUTHER 1901, leg. K. M. LEVANDER). Dagegen wissen wir von der übrigen Hydrobiologie des Sees sehr wenig, indem nur einige ganz kurze und sehr unvollständige diesbezügliche Notizen erschienen sind (LEVANDER 1910, 1913). Darum und im Hinblick darauf, dass der Tuusulanjärvi aus verschiedenen Gründen, und zwar nicht zumindest wegen der zunehmenden Verunreinigung, vielleicht wieder einmal untersucht wird, wobei es gut sein wird, über ein Vergleichsmaterial zu verfügen, und weil ausserdem das vorliegende Material geeignet sein mag, unsere Kenntnis über die Wasserorganismen unserer Gewässer auch überhaupt einigermaßen zu bereichern, habe ich mich dazu entschlossen, einen Bericht über meine derzeitigen Untersuchungen zu geben. Da es nun der Hauptzweck dieses Aufsatzes ist, lediglich eine Materialsammlung darzustellen, und da überdies manches, was aus den Beobachtungen und Feststellungen zu lesen ist, heute schon Allgemeingut ist, verzichte ich auf eine nähere Besprechung der Ergebnisse und begnüge mich damit, die Tatsachen schlechthin ohne längere Kommentare vorzulegen.

1. Die Makrophytenzone

Von den 143 Proben beziehen sich 123 auf eine ausgedehnte pflanzenbewachsene Zone auf der E-Seite des Sees etwa 2.5 km vom Bahnhof Järvenpää. Die restlichen 20 wurden zum Vergleich in anderen Teilen des Sees gesammelt. Um etwas über die Veränderungen in der Zusammensetzung der Mikrofauna während der Entwicklung eines bestimmten Makrophytenbestandes zu erfahren, wurden die Proben Sommer und Winter denselben Stellen entnommen. Weil nun die höhere Vegetation im Frühjahr noch fehlt oder erst im Anfang ihrer Entwicklung steht, zeigen die betreffenden Proben, trotzdem sie aus der Bodennähe bzw. aus der Schlammoberfläche stammen, zwangsläufig deutliche planktische Züge. Sie sind also mit den Sommerproben nur bedingt vergleichbar. Sämtliche Proben wurden frisch untersucht. Das Material ist zwar scheinbar ziemlich gross, in

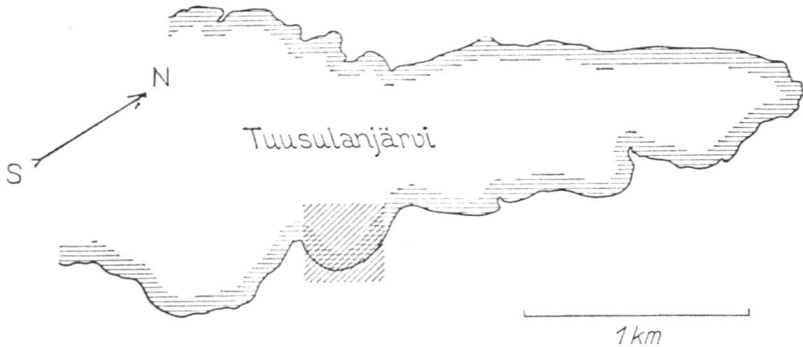


Fig. 1. Karte über das NE-Ende des Tuusulanjärvi. Hauptuntersuchungsgebiet schraffiert.

der Tat ist es aber für manche Zwecke ganz zu lückenhaft. So kann daraus u.a. nicht ein genügend klares Bild über die den verschiedenen Beständen eigenen Biozöosen gewonnen werden, um zuverlässige diesbezügliche Vergleiche zwischen den Beständen ausführen zu können. Die Befunde aus dem eigentlichen Untersuchungsgebiet schienen jedoch darauf hinzudeuten, dass die *Equisetum*-Bestände die artenreichsten sind. Nur die Kladozieren waren unter *Potamogeton* + *Polygonum* und die Gastrotrichen unter *Phragmites* zahlreicher repräsentiert, erstere allerdings weniger. In der Reihe folgen sodann die *Phragmites*- und danach die *Potamogeton* + *Polygonum*-Bestände. Der Unterschied zwischen beiden lag hauptsächlich darin, dass die Artenzahl der Rotatorien und der Gastrotrichen in den ersteren, die der Kladozieren in den letzteren grösser war. *Scirpus* übertraf zwar im Betreff der Rotatorien-Arten die beiden letztgenannten Bestandsgruppen, war aber im übrigen, besonders hinsichtlich der kleinen Oligochaeten, artenärmer. Die *Nymphaea*- und *Nuphar*-Blätter ergaben ziemlich viel Rotatorien-, aber relativ wenig Kladozieren-Arten. Die geringste Artenzahl zeigte *Carex*.

Obschon *Scirpus* der Gesamtzahl der Arten nach erst den vierten Platz einnimmt, war die Zahl der in mehr als der Hälfte der Proben vorgekommenen Arten hier deutlich grösser als in sämtlichen anderen Biotopen. Die häufigsten waren¹ *Acroperus harpae* (100), *Alonella*

¹ Ungefähr Frequenz-% in Klammern.

excisa (100), *Chydorus sphaericus* (100), *Cephalodella auriculata* (80), *Euchlanis dilatata* (80), *Trichocerca longiseta* (80), *Mesocyclops oithonoides* (80), *Euchlanis triquetra* (70), *Keratella stipitata* (70), *Lepadella patella* (70), *Trichocerca porcellus* (70), *Alona quadrangularis* (70), *A. rectangula* (70), *Alonella nana* (70), *Alona guttata* (60) und *Eucyclops serrulatus* (55). Von den häufigeren bzw. den in einem oder mehreren anderen Biotopen vorherrschenden Arten fehlten *Brachionus capsuliflorus*, *Aelosoma hemprichi*, *Simocephalus vetulus* und die *Ceriodaphnia*-Arten, *C. megalops* jedoch ausgenommen, während *Lecane luna* (15) und *Polyphemus pediculus* (15) selten waren.

Unter *Phragmites* dominierten *Acroperus harpae* (90), *Alonella nana* (80), *Cephalodella auriculata* (70), *Euchlanis dilatata* (70), *Keratella stipitata* (70), *Rhynchotalona rostrata* (70), *Synchaeta oblonga* (60), *S. pectinata* (60), *Alona quadrangularis* (60) und *Alonella excisa* (60). Sämtliche »häufigeren« Arten mit Ausnahme von *Lecane luna*, *Ploesoma triacanthum* und *Scaridium longicaudum*, *Trichocerca sulcata*, *T. tigris* waren vertreten, davon aber *Trichocerca longiseta* (20), *Ophryoxoxus gracilis* (20), *Scapholeberis mucronata* (20), *Trichocerca stylata* (15), *Eurycercus lamellatus* (15), *Polyphemus pediculus* (15), *Simocephalus vetulus* (15), *Chaetogaster diaphanus* (5), *Alona rectangula* (5) und *Chydorus latus* (5) mit mehr oder minder geringer Frequenz.

Die grösste Frequenz innerhalb der *Equisetum*-Zone zeigten *Acroperus harpae* (70), *Alonella excisa* (70), *Chydorus sphaericus* (70), *Euchlanis dilatata* (60), *Alonella nana* (60), *Scapholeberis mucronata* (60), *Eurycercus lamellatus* (55), *Arcella* (55), *Diffugia globulosa* (55) und *Cephalodella auriculata* (55). Von den »häufigeren« Arten fehlten *Chaetogaster diaphanus*, *Monostyla cornuta*, die *Rotaria*-Arten, *R. neptunia* ausgenommen, *Ceriodaphnia pulchella* und *Drepanothrix dentata*, während *Synchaeta pectinata* (20), *S. oblonga* (10), *Alonopsis elongata* (20), *Polyphemus pediculus* (20) und *Sida crystallina* (5) mehr oder minder selten waren.

Von den Arten der *Potamogeton*-*Polygonum*-Bestände hatten *Alonella excisa* (90), *A. nana* (90), *Acroperus harpae* (80), *Bosmina obtusirostris* (70), *Eucyclops serrulatus* (75), *Mesocyclops oithonoides* (70), *Chydorus sphaericus* (65), *Euchlanis dilatata* (60), *Alona quadran-*

ularis (55), *Eurycercus lamellatus* (55) und *Peracantha truncata* (55) die grösste Frequenz. Von fehlenden sind in erster Linie *Cephalodella exigua*, *C. forficata*, *C. hoodi*, *Colurella bicuspidata* var. *deflexa*, *C. obtusa*, *Dicranophorus auritus*, *Gastropus hyptopus*, *Lepadella patella*, die *Philodina*-Arten, *P. macrostyla* ausgenommen, *Platyias quadricornis*, *Trichocerca carinata*, *T. cuspidata*, *Macrothrix laticornis*, *Pleuroxus trigonellus*, *Simocephalus serrulatus* und *S. vetulus* zu nennen. Mehr oder minder selten waren wiederum *Cephalodella auriculata* (20), *Euchlanis triquetra* (20), *Synchaeta pectinata* (20), *Polyphemus pediculus* (20), *Trichocerca longiseta* (10), *Chydorus latus* (10) und *Synchaeta oblonga* (5).

In der Fauna der *Nymphaea*- und *Nuphar*-Blätter herrschten *Acroperus harpae* (90), *Alonella excisa* (90), *Alona quadrangularis* (75), *Alonella nana* (75), *Eurycercus lamellatus* (75), *Peracantha truncata* (75), *Cephalodella auriculata* (65), *Euchlanis triquetra* (65), *Trichocerca longiseta* (65) und *Polyphemus pediculus* (65) vor. Von den »häufigeren« Arten wurden *Difflugia acuminata*, *D. pyriformis*, *Brachionus capsuliflorus*, *Lecane unguolata*, *Colurella bicuspidata* var. *deflexa*, *C. obtusa*, *Cephalodella exigua*, *C. forficula*, die beiden *Trichotria*-Arten, *Dicranophorus auritus*, *Monostyla cornuta*, *Ploesoma lenticulare*, *Trichocerca bicristata*, *T. cuspidata*, *T. stylata*, *Aelosoma niveum*, *Chaetogaster langi*, *Alonopsis elongatus*, *Ceriodaphnia megalops*, *Drepanothrix dentatus*, *Ilyocryptus sordidus*, *Macrothrix laticornis*, *Acanthocyclops viridis* und *Diaptomus gracilis* nicht beobachtet, während *Synchaeta oblonga* (15), *S. pectinata* (15), *Chydorus latus* (15), *Pleuroxus trigonellus* (15), *Rhynchotalona rostrata* (15) und *Mesocyclops oithonoides* (15) relativ selten waren.

Die Dominanten der *Carex*-Bestände waren *Chydorus sphaericus* (75), *Simocephalus vetulus* (75), *Pleuroxus trigonellus* (65) und *Centropyxix aculeata* (65). Von den »häufigeren« Arten fehlten *Brachionus capsuliflorus*, *Cephalodella auriculata*, *C. forficata*, *C. forficula*, *C. hoodi*, *Euchlanis deflexa*, *Gastropus hyptopus*, *Keratella stipitata*, *Lepadella patella*, *L. oblonga*, *Monostyla lunaris*, *Philodina macrostyla*, *Scardium longicaudum*, *Synchaeta oblonga*, *Trichocerca capucina*, *T. carinata*, *T. cuspidata*, *T. porcellus*, *T. stylata*, *T. tigris*, *Trichotria pocillum*, *T. tetractis*, *Alonopsis elongata*, *Sida crystallina*, relativ

selten waren *Arcella* (15), *Lecane luna* (15), *Euchlanis dilatata* (15), *Synchaeta pectinata* (15), *Alona rectangularis* (15), *Alonella excisa* (15) und *Peracantha truncata* (15).

In den Schlammproben wurden *Acroperus harpae* (100), *Alonella excisa* (100), *Chydorus sphaericus* (100), *Alonella nana* (90), *Peracantha truncata* (90), *Eucyclops serrulatus* (90), *Alona quadrangularis* (85), *Eurycercus lamellatus* (85), *Scapholeberis mucronata* (85), *Ophryoxus gracilis* (70), *Pleuroxus trigonellus* (70), *Simocephalus vetulus* (70), *Chydorus latus* (65), *Colurella bicuspidata* (55), *Euchlanis triquetra* (55), *Trichocerca carinata* (55), *T. longisetata* (55) und *Macrocyclus albidus* (55) vorherrschend gefunden. Die hier fehlenden bzw. seltenen von den häufigeren bzw. in einem oder mehreren anderen Biotopen obwaltenden Arten waren *Centropyxis aculeata*, *Diffflugia acuminata*, *D. globulosa*, *D. pyriformis*, *Brachionus capsuliflorus*, *Cephalodella exigua*, *C. forficata*, *C. forficulata*, *C. hoodi*, *Gastropus hyptopus*, *Keratella stipitata*, *Lecane unguolata*, *Lepadella oblonga*, *Monostyla cornuta*, *Ploesoma triacanthum*, *Testudinella patina*, *Scaridium longicaudum*, *Synchaeta oblonga*, *S. pectinata*, *Trichocerca capucina*, *T. cuspidata*, *T. porcellus*, *T. stylata*, *T. sulcata*, *T. tigris*, *Trichotria pocillum*, *Aelosoma hemprichi*, *A. niveum*, *Chaetogaster diaphanus*, *Chaetonotus macrochaetus*, *Alonopsis elongata*, *Ceriodaphnia quadrangularis*, *Drepanothrix dentata*, *Macrothrix laticornis*, *Cyclops strenuus*, *Diaptomus gracilis*, *Lecane luna* (15) und *Alonella excisa* (15).

In den Proben aus Sandboden mit sehr lichten bzw. fast fehlenden Makrophytenbeständen herrschten vor *Alonella excisa* (95), *Acroperus harpae* (90), *Alonella nana* (85), *Lecane luna* (80), *Alonopsis elongata* (75), *Euchlanis dilatata* (70), *Peracantha truncata* (70), *Cephalodella auriculata* (60), *Chydorus sphaericus* (55) und *Scapholeberis mucronata*. Die wichtigsten fehlenden bzw. seltenen Arten waren *Colurella obtusa*, *Lepadella oblonga*, *Monommata longisetata*, *Platyias quadricornis*, *Ploesoma triacanthum*, *Rotaria neptunia*, *Scaridium longicaudum*, *Trichocerca sulcata*, *T. tigris*, *Pristina longisetata*, *Ceriodaphnia megalops*, *Ilyocryptus sordidus*, *Simocephalus exspinosus*, *S. vetulus*, *Arcella* (20), *Trichocerca carinata* (20), *Colurella bicuspidata* (15), *Euchlanis triquetra* (15), *Trichocerca longisetata* (15), *Alona rectangularis* (15), *Chydorus latus* (10), *Ophryoxus gracilis* (10) und *Pleuroxus trigonellus* (5).

Diese Unterschiede in der Zusammensetzung der Biozönosen beruhen jedoch wenigstens zum Teil auf verschiedenen Lichtverhältnissen (so sind z. B. die *Scirpus*-Bestände meistens merkbar schattenreicher als die anderen), Windschutz, Wasseraustausch usw.

Solange die genannten Helophytenbestände noch nicht grössere Dichte erlangt hatten, also bis etwa Mitte Juni, kamen dort gewisse Plankter, wie z. B. die *Filinia*-Arten, *Notholca striata*, *Synchaeta pectinata*, *S. tremula*, *Trichocerca porcellus*, *T. stylata*, *Cyclops strenuus* und *Diaptomus gracilis*, ziemlich regelmässig vor. Danach verschwanden sie und kehrten erst im Spätherbst wieder, als der Wasserstand schon hoch und die Durchmischung mit pelagischem Wasser dank Stürmen viel kräftiger als im Hochsommer war. Ferner ist zu erwähnen, dass in den Beständen der Schwimmblattkräuter alle diese Arten, *Notholca striata* und *Cyclops strenuus* jedoch ausgenommen, den ganzen Sommer hindurch angetroffen wurden.

Die Temperaturansprüche der Arten lassen sich nicht einwandfrei ermitteln. Erstens liegen aus den Perioden der schroffsten Temperaturveränderung ganz zu wenig Proben vor. Allein schon darum kann gezweifelt werden, ob die niedrigsten und höchsten Fundtemperaturen den tatsächlichen Temperaturgrenzen des Gedeihens entsprechen. Die meisten Arten dürften ja während kürzerer Zeit Temperaturen ertragen können, die bei längerer Einwirkung für sie verhängnisvoll sind. Zweitens fehlen die für einen einwandfreien Vergleich notwendigen quantitativen Angaben. Laut den Befunden wären von den wichtigeren Arten nur *Keratella quadrata* (fT 0—2°)¹, *Synchaeta tremula* (fT 0—13°, opT 0—4°) und *Cyclops insignis* (fT in 16 Fällen weniger als 2° und nur einmal 12°) ausgesprochen kaltstethotherm. Ziemlich kaltes Wasser bevorzugten auch *Trichocerca stylata* (fT 2—17°, opT 3—7°) und *Synchaeta oblonga* (fT 0—18°, opT 2—13°), *Gastropus hyptopus* (fT 0—17°, opT 3—7°). Nur bei höheren Temperaturen wurden wieder *Microcyclops bicolor* (fT 13—24° und *Mesocyclops leuckarti* (fT 18—24°) gefunden.

Die meisten Arten schienen aber bei recht verschiedenen Temperaturen auszukommen. Insofern die gefundenen opT-Werte wenig-

¹ fT = Fundtemperatur, opT = anscheinend optimale Temperatur, mxT = Temperatur des maximalen Vorkommens.

tens annähernd den tatsächlichen Optimaltemperaturen (opT) entsprechen, können jedoch diesbezüglich einige Untergruppen unterschieden werden. Von den fraglichen Arten kamen *Cephalodella hoodi*, *Euchlanis dilatata*, *Lepadella oblonga*, *Monostyla cornuta*, *Ploesoma triacanthum*, *Scaridium longicaudum*, *Testudinella patina*, *Trichocerca capucina*, *T. longiseta*, *T. porcellus*, *Trichotria pocillum*, *T. tetractis*, *Chaetogaster langi*, *Nais elinguis*, *Acroperus harpae*, *Alonella excisa*, *A. nana*, *Alona costata*, *A. guttata*, *A. quadrangularis*, *Alonopsis elongata*, *Bosmina obtusirostris*, *Chydorus latus*, *C. sphaericus*, *Eurycercus lamellatus*, *Graptoleberis testudinaria*, *Ophryoxos gracilis*, *Rhynchotalona rostrata*, *Eucyclops serrulatus*, *Macrocyclops albidus* und *Mesocyclops oithonoides* bei allen Temperaturen ziemlich gleichmässig vor. Ob das Temperaturoptimum für *Lecane luna*, *Euchlanis triquetra*, *Monostyla bulla*, *Platytias quadricornis*, *Nais obtusa*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Peracantha truncata* und *Simocephalus vetulus* tatsächlich 5—24° war oder ob diese Arten zu der obigen Untergruppe zu zählen sind, bleibt offen. *Cephalodella auriculata* und *Keratella stipitata* schienen ihre optimalen Bedingungen nicht bei den allerhöchsten Temperaturen zu finden, indem der optimale Temperaturbereich 5—18° bzw. 5—16° betrug. Eine noch grössere Vorliebe für kälteres Wasser zeigten *Synchaeta pectinata* (fT 0—22°, opT 0—16°), *Chaetogaster crystallinus* (opT 0—16°), *Rotaria citrina* (opT 8—11°), *Cephalodella forficulata*, *Colurella bicuspidata*, *Lepadella patella*, *Philodina citrina*, *P. macrostyla*, *Trichocerca carinata* und *Cyclops strenuus* (opT 5—11°), *Monostyla lunaris*, *Aelosoma niveum* und *Ilyocryptus sordidus* (opT 1—11°), *Colurella obtusa* und *Monommata longiseta* (opT 5—7°) sowie *Chaetogaster diaphanus* (opT 1—6°). Dagegen wiesen folgende Arten eine anscheinend mehr oder minder deutliche Neigung zur Wärmenstenothermie auf: *Sida crystallina* und *Acanthocyclops viridis* opT 8—24°, *Brachionus capsuliflorus*, *Conochilus hippocrepis*, *Euchlanis deflexa*, *Ploesoma lenticulare* und *Aelosoma hemprichi* opT 10—24°, *Pristina longiseta* opT 13—20°, *Diaphanosoma brachyurum* opT 16—24° und *Ceriodaphnia megalops*, *C. quadrangula* und *Polyphemus pediculus* opT 19—24°. Schliesslich sei erwähnt, dass *Cephalodella forficula* und *Chaetonotus macrochaetus* zwei Temperaturoptima, nämlich 3—6° und 19—24°, zu haben schienen.

Es möge nochmals betont werden, dass es sehr unsicher ist, ob die optimalen Bedingungen für die genannten Arten wirklich bei den obenangegebenen Temperaturen liegen. Verschiedene andere Faktoren haben sehr wahrscheinlich nicht wenig dazu beigetragen, das Bild zu verwirren. Ein Beispiel davon bietet *Keratella quadrata*. Das Vorkommen dieser Art in der Helophytenzone ist nämlich praktisch genommen auf die Zeit vom Spätherbst bis zum Vorfrühling beschränkt, d.h. auf eine Zeit, wo die Zone entweder noch zum Pelagial gehört oder sonst unter kräftigem Einfluss des pelagialen Wassers steht. Um vom Verhalten der Art zur Temperatur eine richtigere Auffassung zu erhalten, sind die Ergebnisse der Planktonserie mitzuberücksichtigen. Die kaltstenotheime Natur der Art wird zwar auch dann bestätigt, die obere Grenze der Fundtemperaturen steigt aber auf 15°, und als wahrscheinliches Temperaturoptimum erweist sich 0.2—13°. Für *Synchaeta oblonga* steigt die Optimaltemperatur entsprechend um 2°.

Dass die in der Litoralzone notierten Fundtemperaturen hinsichtlich anderer planktischer Gäste, wie z. B. *Diaptomus*, noch weniger verwendbar sind, braucht kaum erwähnt zu werden. Die für *Philodina citrina*, *Aelosoma niveum* und *Chaetogaster diaphanus* oben angeführten Optimaltemperaturen sind auch nur scheinbar, denn indem die Frequenz von Mai bis Dezember relativ gleichmässig bleibt, entfallen trotz einem schwachen Maximum im Juli auf die niederen Temperaturbezirke viel mehr Befunde als auf die höheren. Die »Kaltwasserbevorzugung« von *Monostyla lunaris* und *Monommata longiseta* tritt nur im Herbst hervor, es ist demnach das Maximum auf andere Ursachen, als auf thermische, zurückzuführen. Die durch die Dichtenzunahme der Pflanzenbestände bedingten Veränderungen im Lichthaushalt, den Nutritionsverhältnissen, dem Chemismus, usw., spielen natürlich eine grosse Rolle. Dies äussert sich auch darin, dass gewisse thermisch indifferente Arten in bestimmten Zeiten häufiger als in anderen auftreten. So fiel z. B. das maximale Vorkommen von *Lepadella oblonga* und *Trichotria tetractis* in den Juni, von *Chaetogaster langi* in die Zeit von Juni—Juli, von *Nais obtusa* in den Juli, von *Eurycercus lamellatus*, *Graптоleberis testudinaria*, *Ophryoxus gracilis* und *Simocephalus vetulus* in die Zeit von August—September und von *Trichocerca longiseta* und *Peracantha truncata* in den September.

Schliesslich sei erwähnt, dass wenigstens *Conochilus*, *Euchlanis dilatata*, *Keratella stipitata*, *Lecane flexilis*, *Monostyla lunaris*, *Polyarthra*, *Rotaria rotatoria*, *Trichocerca porcellus*, *Chaetonotus*, *Aelosoma niveum*, *Chaetogaster crystallinus*, *C. langi*, *Acroperus harpae*, *Alona guttata*, *A. quadrangularis*, *A. rectangula*, *Alonella excisa*, *A. nana*, *Bosmina obtusirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Ilyocryptus sordidus*, *Leydigia leydigi*, *Rhynchotalona rostrata*, *Eucyclops serrulatus*, *Macrocyclops albidus*, *Mesocyclops oithonoides*, *Diatomus gracilis* und *Macrobiotus* sommers und winters auftraten.

2. Das Plankton.

Bei der qualitativen Probenentnahme wurde ein Netz (Müller-gaze 20) etwa 10 m lang dicht unterhalb der Oberfläche eingezogen. Für die quantitative Serie wurden wieder durch das genannte, fast bis zum Rande ins Wasser getauchte Netz aus dem Oberflächenwasser und aus 1 m Tiefe Proben von je 25 l gesiebt. Anstatt der damals üblichen Schätzungsmethode mit den rein subjektiven Bezeichnungen rrr bis ccc wurden die qualitativen Proben, um eine möglichst objektive Grundlage für die Feststellung der Abundanzverhältnisse zu erhalten, zu Hause gründlich durchgeschüttelt, dann eine bestimmte, immer gleiche Menge der Mischung auspipettiert und durchgezählt. Bei der graphischen Darstellung der Ergebnisse sowohl der qualitativen als auch der quantitativen Serie ist die Kugelkurvenmethode gebraucht worden. Die beiden Kurven stimmen im grossen und ganzen miteinander überein. Die Unterschiede sind wohl folgendermassen zu erklären: 1. Die Werte der qualitativen Serie beziehen sich auf den durchgezählten Teil des Flascheninhalts, während die quantitativen auf 10 l umgerechnet sind; 2. die qualitativen Proben stammen aus den obersten 30 cm, die quantitativen sind wieder Sammelproben aus 10 cm und 1 m Tiefe, weshalb die Werte in den beiden Fällen nicht dieselbe Volksdichte repräsentieren (u. a. Einwirkung der Schichtung); 3. wegen der geringeren Siebgeschwindigkeit war im letzteren Falle die Möglichkeit zur Erbeutung kleinerer Formen grösser; 4. obschon die Netzzüge bei den quantitativen Fängen unter sich annähernd gleich waren, ist die gesiebte Wassermenge

wegen der wohlbekanntenen planktonbedingten Herabsetzung des Siebvermögens bei den verschiedenen Fanggelegenheiten nicht gleich gross gewesen.

Indem es sich um Netzplankton handelt, ist das vorliegende Material hinsichtlich der Planktophyten vom Nannotypus sowie der Ziliaten und in quantitativem Sinne auch der meisten Rotatorien für einen Vergleich mit späteren, aus Schöpferproben erhaltenen Befunden unbrauchbar. Dagegen gewinnen wir einen recht guten Überblick über die damalige Zusammensetzung und Menge der Krustazeen und der grösseren Planktophyten.

Die folgende Zusammenstellung gibt uns einen Überblick über das allgemeine Planktonaspekt der verschiedenen Monate (die wichtigsten Arten bzw. Gattungen in drei Häufigkeitsgruppen und innerhalb derselben nach fallender Häufigkeit geordnet):

M a i,

Phytoplankton, 1913 1. *Tabellaria*, 2. *Dinobryon*, *Synura*, 1915 1. *Melosira*, 2. *Tabellaria*, *Asterionella formosa*, *Ceratium hirundinella* (nur am 18—22.), 1916 1. *Tabellaria*, *Melosira*, 2. *Asterionella*, *Fragilaria capucina*;

Zooplankton, 1913 1. *Synchaeta*, *Diaptomus gracilis*, *Cyclops*, Nauplien, 2. *Filinia terminalis*, *Bosmina*, 1915 1. *Cyclops*, Nauplien, 2. *Synchaeta*, *Diaptomus*, 3. *Polyarthra*, *Keratella stipitata*, *Bosmina*, *Daphnia*, 1916 1. Nauplien, *Cyclops*, 2. *Daphnia*, *Synchaeta*, 3. *Diaptomus*, *Filinia*;

J u n i,

Phytoplankton, 1913 1. *Tabellaria*, 2. *Melosira*, 3. *Microcystis*, *Asterionella*, *Fragilaria*, 1914 1. *Tabellaria*, *Asterionella*, *Melosira*, 2. *Fragilaria*, 3. *Microcystis*, *Ceratium*, 1915 1. *Melosira*, 2. *Asterionella*, *Tabellaria*, 3. *Fragilaria*, *Dinobryon*, 1916 1. *Melosira*, *Tabellaria*, 2. *Fragilaria*, *Asterionella*, 3. *Synura*, *Microcystis*, *Ceratium*;

Zooplankton, 1913 1. *Diaptomus*, 2. *Cyclops*, *Daphnia*, 3. Nauplien, 1914 1. *Cyclops*, Nauplien, 2. *Diaptomus*, 3. *Kellicottia longispina*, *Daphnia*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Conochilus unicornis*, *Chydorus sphaericus*, 1915 1. Nauplien, *Diaptomus*, *Synchaeta*, 2. *Cyclops*, 3. *Keratella stipitata*, *Daphnia*, *Tintinnidium fluviatile*, 1916 1. Nauplien,

2. *Cyclops*, *Diaptomus*, 3. *Daphnia*, *Synchaeta*, *Kellicottia*, *Filinia*, *Polyarthra*, *Keratella*;

J u l i,

Phytoplankton, 1913 1. *Melosira*, 2. *Tabellaria*, *Microcystis*, *Fragilaria*, 1914 1. *Melosira*, *Ceratium*, 2. *Tabellaria*, *Microcystis*, *Asterionella*, 1915 1. *Tabellaria*, *Asterionella*, 2. *Melosira*, *Dinobryon*, *Microcystis*, 3. *Ceratium*;

Zooplankton, 1913 1. Nauplien, *Cyclops*, 2. *Diaptomus*, *Kellicottia*, *Daphnia*, *Diaphanosoma*, 3. *Bosmina*, *Tintinnopsis lacustris*, *Chydorus*, 1914 1. *Kellicottia*, *Cyclops*, Nauplien, 2. *Conochilus*, *Diaptomus*, *Chydorus*, 3. *Keratella*, *Diaphanosoma*, *Daphnia*, 1915 1. Nauplien, *Cyclops*, 2. *Kellicottia*, *Polyarthra*, *Diaptomus*, 3. *Daphnia*, *Diaphanosoma*, *Chydorus*, *Diffugia limnetica*, *Keratella*;

A u g u s t,

Phytoplankton, 1913 1. *Melosira*, 2. *Tabellaria*, *Fragilaria*, 3. *Microcystis*, *Dinobryon*, *Asterionella*, 1914 1. *Asterionella*, *Melosira*, 2. *Ceratium*, *Microcystis*, 3. *Tabellaria*, *Dinobryon*, *Fragilaria*, 1915 1. *Asterionella*, 2. *Microcystis*, *Dinobryon*, 3. *Melosira*, *Coelosphaerium kuetzingianum*, *Gloeococcus*, *Spondylosium planum*;

Zooplankton, 1913 1. Nauplien, *Diaptomus*, *Cyclops*, 2. *Chydorus*, *Conochilus*, *Daphnia*, *Diaphanosoma*, 3. *Kellicottia*, *Bosmina*, 1914 1. Nauplien, 2. *Cyclops*, *Conochilus*, *Diaptomus*, 3. *Polyarthra*, *Bosmina*, *Daphnia*, 1916 1. Nauplien, *Cyclops*, 2. *Daphnia*, *Chydorus*, *Polyarthra*, *Kellicottia*, *Conochilus*, 3. *Diaphanosoma*, *Bosmina*, *Keratella*;

S e p t e m b e r,

Phytoplankton, 1913 1. *Asterionella*, 2. *Melosira*, 1914 1. *Melosira*, 2. *Asterionella*, *Tabellaria*, 3. *Microcystis*, *Ceratium*, zu erwähnen ferner *Pediastrum*, 1915 1. *Asterionella*, 2. *Melosira*, 3. *Microcystis*, *Tabellaria*, *Spondylosium*, *Gloeococcus*, ferner *Fragilaria*, *Ceratium*, *Coelosphaerium naegelianum*;

Zooplankton, 1913 1. *Diaptomus*, *Bosmina*, *Cyclops*, 2. *Daphnia*, 3. *Synchaeta*, *Keratella*, 1914 1. *Cyclops*, *Daphnia*, *Diaptomus*, 2. *Keratella*, *Bosmina*, 3. *Tintinnopsis*, *Polyarthra*, 1915 1. Nauplien, *Diaptomus*, *Polyarthra*, 2. *Daphnia*, *Kellicottia*, 3. *Keratella*, *Synchaeta*,

Chydorus, *Diaphanosoma*, *Bosmina*, *Tintinnopsis*, *Pompholyx sulcata*;

O k t o b e r,

Phytoplankton, 1914 1. *Melosira*, 2. *Asterionella*, 3. *Fragilaria*, *Tabellaria*, 1915 1. *Asterionella*, 2. *Melosira*, 3. *Fragilaria*, *Synura*, *Tabellaria*;

Zooplankton, 1914 1. *Cyclops*, 2. *Bosmina*, *Daphnia*, *Diaptomus*, 1915 1. *Diaptomus*, 2. *Keratella*, *Polyarthra*, 3. *Daphnia*, *Cyclops*, *Bosmina*, *Kellicottia*;

N o v e m b e r,

Phytoplankton, 1914 1. *Fragilaria*, *Melosira*, 2. *Asterionella*, 3. *Tabellaria*, 1915 1. *Asterionella*, 2. *Tabellaria*, *Melosira*, 3. *Synura*;

Zooplankton, 1914 1. *Synchaeta*, 2. *Diaptomus*, 3. *Daphnia*, *Keratella*, 1915 1. *Diaptomus*, 2. *Bosmina*, *Synchaeta*, 3. *Kellicottia*, *Keratella*, *Polyarthra*;

D e z e m b e r,

Phytoplankton, 1915 1. *Asterionella*, 2. *Tabellaria*, *Melosira*;

Zooplankton, 1. *Diaptomus*, 2. *Synchaeta*, *Keratella*;

J a n u a r,

Phytoplankton, 1915 1. *Melosira*, 2. *Asterionella*, 1916 nichts;

Zooplankton, 1915 1. *Diaptomus*, 2. *Keratella*, *Synchaeta*, 1916 1. *Diaptomus*, 2. *Keratella*, *Synchaeta*;

F e b r u a r,

Phytoplankton, 1915 1. *Melosira*, sonst nichts, 1916 ganz einzelt *Ceratium*, *Asterionella*;

Zooplankton, 1915 1. *Diaptomus*, 2. *Keratella*, *Synchaeta*, *Cyclops*, 1916 1. *Diaptomus*, 2. *Synchaeta*, 3. *Keratella*;

M ä r z,

Phytoplankton, 1915 1. *Fragilaria*, *Melosira*, 1916 1. *Tabellaria*, 2. *Melosira*, *Fragilaria*, *Asterionella*;

Zooplankton, 1915 1. *Cyclops*, *Diaptomus*, 2. *Keratella*, *Synchaeta*, 1916 1. *Diaptomus*, 2. *Synchaeta*, *Keratella*, 3. *Cyclops*;

A p r i l,

Phytoplankton, 1915 1. *Fragilaria*, 2. *Melosira*, 3. *Tabellaria*, 1916 1. *Tabellaria*, 2. *Melosira*, 3. *Asterionella*, *Fragilaria*;

Zooplankton, 1915 1. *Cyclops*, 2. *Keratella*, 3. *Synchaeta*, 1916 1. *Diaptomus*, *Cyclops*, 2. *Synchaeta*.

Unter den Netzphytoplanktern dominierten also die *Diatomeen*, und zwar im März—Juni *Tabellaria* und *Melosira*, im März—April auch *Fragilaria*; im Juli—November *Melosira* und *Asterionella*, im letzteren Monat auch *Fragilaria*; im Dezember *Asterionella*; im Januar—Februar *Melosira*. Im Sommer, besonders im Juli—August, spielten auch *Microcystis* und *Ceratium* eine bedeutende Rolle. Erwähnt sei ferner die relativ grosse Abundanz von *Synura* im Mai und *Dinobryon* im Mai—August. Hierzu sei noch bemerkt, dass von den ebengenannten Algen vier in den Jahren 1921, 1926 und 1932 entnommene Proben (JÄRNEFELT 1937) weder *Tabellaria* noch *Fragilaria* und nur dem Namen nach *Dinobryon* enthielten, dass *Microcystis* noch i. J. 1921 zu den Dominanten gehörte, später aber in bezug auf diese Eigenschaft durch *Anabaena* ersetzt wurde.

Und das Zooplankton? Im Mai wurde es von *Cyclops*, *Diaptomus* und deren Larven sowie von *Synchaeta*, in zweiter Linie auch von *Filinia*, *Bosmina* (i. J. 1913), *Daphnia* (i. J. 1916) und gewissermassen auch *Keratella* beherrscht. Im Juni war das Bild im grossen und ganzen wie vor, doch schien *Daphnia* ihre Stellung etwas verbessert zu haben, *Conochilus*, *Kellicottia*, *Chydorus* und *Diaphanosoma* fingen an, sich bemerkbar zu machen, während *Bosmina* und *Filinia* nur eine bescheidene Rolle spielten. *Filinia* und nun auch *Synchaeta* ausgenommen, war der Anteil der erwähnten *Rotatorien* und *Kladozereen* im Juli—August (der von *Bosmina* jedoch erst im August) grösser geworden. Ferner ist die relative Abundanz von *Polyarthra* zu notieren. Im September war eine Monotonisierung des Bestandes bereits im Gange. *Conochilus*, *Chydorus* und *Diaphanosoma*, im grossen und ganzen die Nauplien und im Oktober auch *Kellicottia* traten zurück. Eine Vergrösserung ihres Anteils hatten nur *Bosmina*, *Daphnia*, *Keratella* und *Polyarthra* erfahren. Im November fielen praktisch genommen noch *Daphnia* und *Cyclops* aus, im Dezember ferner *Bosmina*, während sich *Synchaeta* als eine bedeutende Komponente erwies. Die Zusammensetzung *Diaptomus*, *Keratella*, *Synchaeta*, ab Februar ausserdem *Cyclops*, behielt das Zooplankton dann im Dezember—April bei.

Über den Verlauf der Jahreskurven der wichtigsten Plankter siehe Diagr. 1. Hier nur eine kurze Rekapitulierung.

Coelosphaerium kuetzingianum: (V) VII—IX, vorw. VIII—Anfang IX, fT 9—23°, opT 14—21^o, mxT 17^o; *C. naegelianum*: VII—X, vorw. VIII—Anfang IX, fT 9—23°, opT 9—19.5°; *Microcystis (aeruginosa, flos aquae, viridis)*: V—XII (I), vorw. 1913 Ende VII—VIII, 1914 Ende VII—Ende IX; 1915 Mitte VII, Mitte VIII—Mitte IX, Kulmination Wende VIII—IX, fT 0.2—23°, opT 9—21° (*viridis* 14—17°), mxT 9—17°; *Eudorina elegans*: V—X, vorw. VIII—IX, fT (2°) 6—23°, opT 9—17°; *Pediastrum (angulosum, boryanum, duplex)*: (II) V—XI, vorw. 1913 VII—VIII, 1914 IX, XI, 1915 VII—Mitte IX, fT 2—23.5°, opT 9—23°, mxT 19°?; *Gemellicystis neglecta* + *Gloeococcus schroeteri*: VII—IX, vorw. VIII—IX, Kulmination Ende VIII—Anfang IX, fT 9—23.5°, opT 14—17°; *Dinobryon bavaricum*: VI—X, vorw. 1913 und 1914 VIII, 1915 Ende VI—Mitte VII, Ende VIII (zugleich grösste Kulmination), fT 6—23°, opT 15.5—19°, mxT 15.5—18°; *D. divergens*: V—X, vorw. 1913 und 1914 VIII, 1915 VI—VII, Ende VIII, grösste Kulmination VII, fT (5.5°) 9—23°, opT 13—23°, mxT 15.5—21°; *Synura*: V—XII, vorw. 1914 Wende VIII—IX, IX—X, Kulmination Mitte X, fT 1.5—17° (18°), opT 1.5—14°, mxT 5.5°; *Ceratium hirundinella*: (II) III—X (XI), vorw. 1913 VII—VIII, 1914 VII—Anfang IX, Kulmination Ende VIII; 1915 V—Anfang VII, Ende VIII—Anfang IX, Kulmination VII—Anfang IX, fT 0.2—23.5°, opT 14—23°; *Asterionella formosa*: (II) III—XII (I), vorw. 1913 Ende VI—Anfang VII, VIII—IX, Kulmination IX, 1914 VIII—Mitte IX, Kulmination Ende VIII—Mitte IX, 1915 V—Anfang VII, Ende VIII—XI, Kulmination Ende IX—Anfang X, fT 0.2—23°, opT 1.5—14°, mxT 6—9.5°; *Fragilaria* (vorw. *capucina*, aber auch *crotonensis*): III—XI, vorw. 1913 Ende VI—Anfang VII, Ende VIII, 1914 Ende VIII, X, XI, Kulmination X, 1915 III—V, IX—X, Kulmination Mitte VI und (die grössere) Ende X, fT 0.2—23°, opT 1.5—16.5°, mxT 1.5—14°; *Melosira (distsans, granulata, italica, islandica, varians)*: Vorkommen das ganze Jahr (1915 I—II jedoch nicht beobachtet), vorw. 1913

¹ Diese und die folgenden Angaben über die Temperaturen des optimalen und maximalen Vorkommens beziehen sich, *Synchaeta oblonga* ausgenommen, auf die quantitative Serie.

VI—Anfang VII, Ende VI—VIII, 1914 VIII—X, Kulmination Anfang IX, 1915 V—VI, IX—X, Kulminationen (V?) VI—Mitte? IX, (die grösste) Ende X, fT 0.2—23°, opT 1.5—16.5°, mxT 9—13°; *Tabelaria fenestrata* und *T. flocculosa*: III—Anfang XII (I), vorw. 1913 VI, 1914 VI—Anfang VII, *flocculosa* (VII), VIII—IX, Ende X, *flocculosa* auch XI, 1915 V—Anfang VII, IX—X, Kulminationen Ende V, Anfang VI, IX—X, fT 0.2—23°, opT 1.5—18.5°, mxT 11—14°; *Diffflugia limnetica*: V—XI, fT 0.23°, opT 16—21°, mxT 21°; *Tintinnidium fluviatile*: V—XI, fT 0.2—18.5°, opT (9°) 13—16.5°, mxT 13°?; *Tintinnopsis lacustris*: (I) V—XI, fT 0.2—23°, opT 6—17°, mxT 14°?; *Conochilus unicornis*: Ende V—X (XI, XII), vorw. 1913 VIII, 1914 Ende VI—VIII, 1915 VIII, fT (1°) 1.5—23°, opT 15—19°, mxT 17°?; *Filinia terminalis*: II—Anfang VI, IX—Anfang X, vorw. 1913 V, 1915 V—VI, fT 0.2—16.5°, opT 11—16.5°; *Kellicottia longispina*: Vorkommen das ganze Jahr, vorw. VII—VIII, 1915 auch IX, Kulmination Ende VII, fT 0.2—23.5°, opT 9—23°, mxT 14—23°; *Keratella quadrata*: VIII—V, vorw. V, XI, fT 0.2—15°, opT 0.2—13°; *Keratella stipitata*: Vorkommen das ganze Jahr, vorw. 1913 Ende VIII—IX, 1914 VII, Ende VIII—IX, 1915 Ende IX—Mitte X, fT 0.2—23°, opT 5.5—15.5°, mxT 5.5—9°; *Polyarthra (dolichoptera, maior, vulgaris)*: Vorkommen das ganze Jahr (*dolichoptera* X—V, *maior* V—IX, *vulgaris* I—XI), vorw. Mitte VII—Mitte X, Kulminationen Mitte VII, IX—Anfang X, fT *dolichoptera* 0.2—5°, *maior* 6—23.5°, *vulgaris* 0.2—23.5°, opT *maior* 9—17.5°, *vulgaris* 6—21°; *Pompholyx sulcata*: VI—Anfang XI (XII), vorw. IX—Anfang X, fT (1°) 2—21°, opT 6—14°, mxT 9°; *Synchaeta* (im Kaltwasser in erster Linie *tremula*, *oblonga*, im Sommer *longiseta*, *stylata*, sonst *pectinata*): Vorkommen das ganze Jahr, (*oblonga* Ende VIII—VI, *pectinata* das ganze Jahr mit Ausnahme von III und 1914 auch II), vorw. *oblonga* (IX) XI—III, Ende VI, *pectinata* (IX) XI—Anfang I, Ende IV—Anfang VI, fT *oblonga* 0.2—17°, *pectinata* 0.2—22°, opT *oblonga* 0.2—15°, *pectinata* 1—16.5°, mxT *oblonga* 9—15°, *pectinata* 9°; *Trichocerca capucina*: VI—X, fT 13—21°; *Bosmina (longirostris, coregoni partim., longispina, obtusirostris)*: V—XI (XII, I), vorw. VII—VIII, 1914 auch IX, fT 0.2—23.5°, opT 1—19°, ♂♂ X—XI, fT 1.5—6.5°; *B. coregoni* var. *gibbera*: V—Anfang I, vorw. VIII—XI, fT 0.2—23.5°, opT 5—17°, ♂♂ Ende IX—XI, fT

1.5—9.5°, opT 1.5—6°, mxT 5—6°; *Chydorus sphaericus*: (IV) V—XI, vorw. Ende VII—Anfang IX, fT 0.2—23.5°, opT 14—23°, mxT 14—19.5°; ♂♂ Ende VII—Mitte XI, fT 2—17; *Daphnia (crustata, cucullata)*: (III) V—Anfang XI, vorw. 1915 Mitte VIII—Anfang X, fT 0.2—23.5°, opT 6—17°, mxT 9—15.5°, ♂♂ IX—X; *Diaphanosoma brachyurum* + *leuchtenbergianum*: (III) V—Anfang X, vorw. VII—VIII, fT (1) 6—12.5°, opT 15.5—23°, mxT 15.5—17°; *Leptodora kindti*: V—Anfang X, fT 4.5—23.5°, opT 13—12°; *Limnospida frontosa*: Ende VI—X, vorw. VII—VIII, fT 6—23.5°, opT 15.5—19.5°; *Cyclops* s.l. (haupts. 1. *oithonoides*, 2. *leuckarti*, 3. *dybowski*): XII ausgenommen das ganze Jahr (geschlechtsreife *oithonoides* jedoch III—Anfang I, *dybowski* und *leuckarti* (III) (V—X), vorw. V—X (geschlechtsreife *oithonoides* Ende V—VIII, *dybowski* VI—Anfang VIII, *leuckarti* (V) VII—VIII), fT 0.2—23.5° (geschlechtsreife *dybowski* und *leuckarti* 1—23.5°), opT 5—23°, (geschlechtsreife *oithonoides* 11—23°, *dybowski* 14—19°, *leuckarti* (8.5°) 15.5—21°), mxT 14—23° (geschlechtsreife *oithonoides* 17—23°, *leuckarti* 17—18°), ♂♂ *oithonoides* V—IX, vorw. VII, fT 8.5—23°, opT 18—23°, *leuckarti* VI—VIII; *Diaptomus gracilis*: Vorkommen das ganze Jahr, prozentuell am bedeutendsten VI—X, fT 0.2—23.5°, opT 1—20°, mxT 6—17°, ♂♂ das ganze Jahr, in % vorw. X—V; Nauplien: III—Anfang I, vorw. V—IX, fT 0.2—23.5°, opT 9—23°, mxT 14—21°.

Der optimale Temperaturbezirk schien also für einige Plankter unterhalb, für andere oberhalb etwa 14—15° zu liegen, während andere mehr oder minder indifferent waren. Zu der ersten Gruppe gehörten u.a. *Asterionella formosa*, *Fragilaria*, *Synura*, *Filinia*, *Keratella quadrata*, *Polyarthra dolichoptera*, *P. maior*, *Pompholyx sulcata*, *Synchaeta oblonga*, *S. pectinata*, zu der zweiten *Coelosphaerium kuetzingianum*, *Microcystis viridis*, *Eudorina elegans*, *Dinobryon bavaricum*, *D. divergens*, *Ceratium hirundinella*, *Diffugia limnetica*, *Tintinnidium fluviale*?, *Conochilus unicornis*, *Polyarthra vulgaris*?, *Trichocerca capucina*, *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Leptodora kindti*, *Limnospida frontosa*, *Cyclops dybowski*, *C. leuckarti* und zu der dritten *Coelosphaerium naegelianum*, *Microcystis flos aquae* und *aeruginosa*, *Pediastrum*, *Tabellaria* (Neigung jedoch nach der kälteren Seite), *Bosmina*, *Diaptomus gracilis*. Perennierend waren *Kellicottia longispina*, *Keratella stipitata*, *Cyclops*, *Diaptomus*.

3. Beobachtungen gelegentlicher Art

Systematisches.

Ploesoma triacanthum: 22. VIII. 1914 Panzer einiger Exx. rektanguliert.

Acroperus harpae: In kaltem Wasser zum grössten Teil var. *frigida*.

Alona intermedia: Keine selbständige Art? Zahlreiche Übergänge zu

A. costata.

Pleuroxus trigonellus: 8. IX. 1915 einige Panzer rektanguliert.

Farben.

Leydigia leydigi: Im Winter wegen der schönen leuchtend bräunlich-orangen Farbe schon makroskopisch leicht erkennbar.

Alona quadrangularis: Bisweilen fast wie vorige, die Farbe jedoch weniger grell und weniger orange.

Sida crystallina: Im Herbst kräftig blaubunt.

Daphnia cucullata: 24. X. 1915 1 Ex. schwach rötlich wegen der rosa-violetten Blutkörper.

Ceriodaphnia megalops: 19. VIII. 1915 sowohl Körper als Eier mit blauen Flecken.

Scapholeberis mucronata: 5. VII. 1915 Embryonen blau.

Acanthocyclops bicuspidatum: 21. V. 1915 die Eiersäcke blaugrau.

Acanthocyclops viridis (in Kopula): 15. VIII. 1915 mit grossen ultramarinen Flecken.

Cyclops insignis: 14. III. 1915 Eier blau mit braunem Zentrum.

Cyclops strenuus s.l.: 12. V. 1915 Eiersäcke grau mit schwach grünlicher Tönung.

Mesocyclops dybowski: 3. VII. 1915 Eier blauviolett.

Mesocyclops leuckarti: Im Juli Darmumgebung ultramarin.

Mesocyclops oithonoides: 3. VII. 1915 Beine blauviolett.

Paracyclops fimbriatus: 24. V. 1915 Körper z. T. dunkelblaugrau, Eier blauviolett, am 23. VII. 1915 dunkel ultramarin.

Die Öltropfen sind im Winter bei *Cyclops* zahlreich, meistens orange oder farblos, seltener gelb, bei *Diaptomus* weniger zahlreich, grösser, etwas öfter gelb als bei *Cyclops*.

Nahrung.

- Chaetogaster diaphanus*: 1 Ex. am 29. VI. 1915 *Bosmina obtusirostris*.
Chaetogaster langi: 1 Ex. am 28. VI. 1915 *Cathybna luna*.
Nais obtusa: 1. VII. 1915, 5 Ex. in einer grossen *Ophrydium*-Kolonie
 frassen *Diachiza gibba*, Nauplien und Tendipediden-Larven.
Asplanchna priodonta: 5. und 28. 1. 1915 *Filinia terminalis*, *Kerattella stipitata*.
Euchlanis dilatata: 16. VI. 1915 nur Detritus.
Turbellaria sp.: 27. VII. 1915 *Alonopsis elongata*, *Bosmina longirostris*,
Peracantha truncata, *Cyclops*.

Vermehrung.

- Acroperus harpae*: ♂♂ am 23. IX. 1914, 5. X. 1914, 15. XI. 1914;
 Eph.-♀♀ am 29. IX. 1914, 5. X. 1914, 15. XI. 1914; Sub.-Eier noch
 am 15. XI.; Embryonen aus Eph.-Eiern in Entwicklung am 24. IV.
 1915, Ausschlüpfen aus Eph.-Eiern am 12. V. 1915.
Alona quadrangularis: ♂♂ am 29. IX.—5. X. 1914.
Alona rectangularis: ♂♂ am 23. IX.—5. X. 1914, Eph.-♀♀ am 5. X. 1914.
Alonella excisa: Eph.-♀♀ am 5. VII. 1915, 14. IX.—5. X. 1914, ♂♂
 am 14. X. 1914.
Alonella nana: Eph.-♀♀ am 5. X. 1914.
Bosmina coregoni var. *gibbera*: ♂♂ am 15. XI. 1914.
Ceriodaphnia megalops: Eph.-♀♀ am 27. VIII. 1914, 4. IX. 1915, ♂♂
 am 4. IX. 1915.
Ceriodaphnia reticulata: ♂♂ am 30. X. 1915.
Chydorus sphaericus: Eph.-♀♀ und Sub.-Eier am 15. XI. 1914, ♂♂ am
 10. IX. 1915, 15. XI. 1914.
Daphnia cucullata: Eph.-♀♀ am 8. X. 1914.
Daphnia pulex: In einem bei Hochwasser mit dem See in Verbin-
 dung stehenden Tümpel i. J. 1915 am 14. VI. ♂♂ 12.5 %, Eph.-
 ♀♀ 14 %, am 22. VI. ausschliesslich ♂♂, eine Woche später der
 Tümpel ausgetrocknet.
Diaphanosoma plectenbergianum: ♂♂ am 10. IX. 1915.
Ilyocryptus agilis: ♂♂ am 12. VIII. 1914.
Peracantha truncata: Eph.-♀♀ und ♂♂ am 23. IX.—5. X. 1914.

- Polyphemus pediculus*: Eph.-♀♀ am 5. VII. 1915.
Rhynchotalona rostrata: Eph.-♀♀ und ♂♂ am 23. IX.—5. X. 1914.
Scaepholeberis mucronata: Eph.-♀♀ am 4. IX. 1915.
Sida crystallina: ♂♂ am 19. VII. 1913.
Simocephalus vetulus: Eph.-♀♀ am 13. VII. 1915 und besonders am 8. IX. 1915.
Cyclops strenuus s.l.: ♂♂ 20—30. X.—8. XI. 1915, 10. I. 1915.
Eucyclops serrulatus: Eiersäcke den ganzen Sommer, ausserdem am 10. I. 1915, 13. I. 1914, 14—28. II. 1915, 6. IV.—10. V. 1915, ♂♂ am 23. VI. 1914, 15. XI. 1914.
Mesocyclops leuckarti: ♂♂ am 12. VI. 1915, 28. VI. 1913, 10. VIII. 1915.

Sonstige Beobachtungen.

- Proales decipiens*: In einem toten *Acroperus harpae*.
Proales parasita: In *Volvox*-Kolonien.
Acroperus harpae: Steigen sofort nach dem Öffnen von Wuhnen zur Oberfläche und bleiben dort haften. Ebenso einzelne Exemplare von *Alona quadrangularis* und *Leydigia leydigi*.

Tabelle 1.

Phytoplankton. Die Zahlen geben in % an, in wie vielen Proben die betreffende Art gefunden wurde (ein ? bedeutet, dass der Prozentwert nach den Ergebnissen einer späteren Nachuntersuchung geschätzt worden ist)¹.

	Monate	
	XI—IV	V—X
	Anzahl	Proben
	22	54
<i>Anabaena circinalis</i> Rbh.		11
» ? elliptica Lemm.		2
» flos-aquae (Lyng.) Bréb.		18.5
» spiroides Kleb.		29.5

¹ Zur Zeit der Untersuchung waren mir die meisten Phytoplankter noch der Art nach unbekannt. Als ich mich entschloss, die Beobachtungen zu veröffentlichen und darum die Artenlisten eingehend zu revidieren, erwies es sich, dass von den Proben nur 6 vom Winterhalbjahr und 19 vom Sommerhalbjahr noch Flüssigkeit enthielten.

Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs		5.5	
Aphanocapsa elachista West & West.....		9	
Aphanothece sp.		4.5	
Chroococcus limneticus Lemm.		15	
» turgidus (Kg.) Näg.		2	
Coelosphaerium kuetzingianum Näg.....		42.5	
» naegelianum Ung.		42.5	
Gomphosphaeria lacustris Chod.		5.5	
Merismopedia elegans A. Br.	9	29.5	
» glauca (E.) Näg.		5.5	
Microcystis aeruginosa Kg.	}	32	
» flos-aquae (Wittr.) Kirchn.			94.5
» viridis (A. Br.) Lemm.			
Stigonema sp.		2	
Synechococcus sp.		2	
Eudorina elegans E.	4.5	39	
Gonium pectorale O.F.M.		2	
Pandorina morum (O.F.M.) Bory		7.5	
Volvox aureus E.		7.5	
» globator (L.) E.		13	
Gemmellicystis neglecta Teiling	}	39	
Gloeococcus schroeteri Chod.			(7.5?) (31)?
Coelastrum cambricum Arc.	}	16.5	
» microporum Näg.			
Dictyosphaerium pulchellum Wood		2	
Pediastrum aranaeosum Racib.	13.5	40.5	
» boryanum (Turp.) Menegh.	32	79.5	
» » longicorne Reinsch		2	
» duplex Meyer	13.5	76	
» integrum Näg.		3.5	
Scenedesmus denticulatus Lagerh.		2	
» quadricauda Turp.		2	
Spirogyra sp.	18	45	
Arthrodesmus convergens E.		2—5?	
Closterium diana E.	}	5—8?	
» ehrenbergii Menegh.		5—8?	
» gracile Bréb. var. elongatum West & West		13—17?	
» jenneri Ralfs		2—5?	
» kuetzingii Bréb.		33.5	2—5?
» moniliferum (Bory) E.		2—5?	
» ralfsii Bréb. var. hybridum Rbh.		2—5?	
» turgidum E.		5—8?	

	Monate	
	XI—IV	V—X
	Anzahl	Proben
	22	54
<i>Cosmarium bioculatum</i> Bréb.		2—5?
» <i>botrytis</i> Menegh.		5—8?
» <i>contractum</i> Kirchn.		5—8?
» <i>formosulum</i> Hoff.		2—5?
» <i>margaritatum</i> (Lund.) Roy & Bin.		2—5?
» <i>protractum</i> (Näg.) de Bary		2—5?
» ? <i>quadrum</i> Lund.		2—5?
» <i>punctulatum</i> Bréb.		5—8?
» <i>turpinii</i> Bréb.		2—5?
» <i>undulatum</i> Corda		2—5?
<i>Cosmocladium pulchellum</i> Bréb.		2
<i>Desmidium aptogonum</i> Bréb.		2—5?
» <i>swartzii</i> Ag.		2—5?
<i>Euastrum verrucosum</i> E.		8—11?
<i>Hyalotheca dissiliens</i> (S.) Bréb.		2—5?
<i>Micrasterias crux melitensis</i> (E.) Hass.		5—8?
» <i>radiata</i> Hass.		2—5?
» <i>radiosa</i> Ag.		2—5?
<i>Pleurotaenium ehrenbergii</i> (Bréb.) de Bary		2—5?
<i>Sphaerosozma granulatum</i> Roy & Biss.		13—15?
<i>Spondylosium planum</i> (Wolle) West & West		24—28?
<i>Staurastrum anatinum</i> Cooke & Wills		2—5?
» <i>arctiscon</i> (E.) Lund.		8—11?
» <i>erasum</i> Bréb.		2—5?
» <i>hexacerum</i> (E.) Wittz.		2—5?
» <i>lunatum</i> Ralfs		2—5?
» <i>manfeldtii</i> Delp.		2—5?
» <i>punctulatum</i> Bréb.		2—5?
» <i>sebaldi</i> Reinsch		2—5?
<i>Xanthidium antilopaeum</i> (Bréb.) Kg.		2—5?
<i>Euglena tripteris</i> (Duj.) Klebs		2—5?
<i>Phacus pyrum</i> (E.) Duj.		2
<i>Dinobryon bavaricum</i> Imh.		46.5
» <i>cylindricum</i> Imh.		2
» <i>divergens</i> Imh.		65
» <i>sertularia</i> E.		11
» <i>sociale</i> E.		2

Mallomonas caudata Iwanoff		13—15?
» producta Iwanoff		+
» reginae Teiling	} 15	2—5?
» tonsurata Teiling		5—8?
Rhipidodendron huxleyi S. Kent		2
Synura uvella E.	22.5	44.5
Uroglena ?volvox E.		7.5
Amphiprora ornata Bailey		2—5?
Asterionella formosa Hass.	82	100
Attheya zachariasii J. Brun		26
Cyclotella comta (E.) Kg.		2—5?
» kuetzingiana Thwait.		24—28?
» stelligera Cl. & Grun.		8—11?
Diatoma vulgare Bory		5—8?
Fragilaria capucina Desm.	50	87
» crotonensis Kitton		22
» virescens Ralfs		3—5
Melosira ambigua (Grun) O.F.M.		5—8?
» distans (E.) Kg.		21—24?
» » var. lirata (E.) Bethge		2—5?
» islandica O.F.M.	78—82?	93—97?
» italica (E.) Kg.	72—82?	87—91?
» varians Ag.	45—55?	98—100?
Nitzschia acicularis W. Sm. var. closterioides Grun. ...		2—5?
Rhizosolenia eriensis H.L. Sm.		2—5?
» longiseta Zach.		8—11?
Surirella caproni Bréb. }	} 50	} 31
» gracilis Grün. }		
» linearis W. Sm. }		
» robusta E. }		
Synedra acus Kz.		8—11?
» ulna (Nitzsch.) E.	13—18?	35—39?
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kg.	41	87
» var. asterionelloides Grun.		5.5
» flocculosa (Roth.) Kg.	45	89
Botryococcus braunii Kg.		31
Ceratium hirundinella (O.F.M.) Schr.	27.5	89
Peridinium cinctum (O.F.M.) E.	9	33.5
» umbonatum Stein		7.5

Tabelle 2.

Tiere. Mph = Makrophytenzone, Pl = Plankton, sonst wie in Tabelle 1.

	Mph		Pl	
	Monate			
	XI-IV	V-X	XI-IV	V-X
	Anzahl		Proben	
	25	118	22	51
<i>Acanthocystis turfacea</i> Cart.	—	1.5	—	—
» sp.	—	1	2	—
<i>Actinophrys sol.</i> E.	—	1	—	—
<i>Actinosphaerium eichorni</i> E.	—	1	—	—
<i>Amoeba terricola</i> E.	—	1	—	—
<i>Arcella</i> sp.	—	40	4.5	13
<i>Centropyxis aculeata</i> (E.)	—	32	4.5	3.5
<i>Clathrulina elegans</i> Cienk.	—	1	—	—
<i>Diffugia acuminata</i> E.	—	25.5	—	—
» <i>corona</i> Wall.	—	10	18	—
» <i>curvicaulis</i> Pen.	—	1	—	—
» <i>globulosa</i> Duj.	—	45	18	—
» <i>limnetica</i> Lev.	4	3.5	4	76
» <i>pyriformis</i> Perty	—	27.5	13.5	5.5
» <i>urceolata</i> Cart.	—	8.5	—	—
» sp.	—	1	—	2
<i>Heterophrys Fockei</i> Arch.	—	1	—	—
<i>Lecquereusia spiralis</i> (E.)	—	6	—	—
<i>Pelomyxa palustris</i> Greeff.	—	2.5	—	—
<i>Caenomorpha medusula</i> Perty	—	2.5	—	—
<i>Carchesium polypinum</i> L.	—	1.5	—	—
» sp.	—	—	—	5.5
<i>Dileptus anser</i> (O.F.M.)	—	7	—	—
<i>Epistylis plicatilis</i> E.	—	1	—	—
» <i>rotans</i> Sveç.	—	—	—	3.5
» <i>umbellaria</i> L.	—	1	—	—
<i>Lacrymaria olor</i> O.F.M.	—	1	—	—
<i>Loxodes rostrum</i> (O.F.M.)	—	1	—	—
» sp.	—	1	—	—
<i>Nassula elegans</i> E.	—	1	—	—
<i>Paramaecium ?bursaria</i> (E.)	—	—	—	3.5
» <i>caudatum</i> E.	—	3.5	—	—
» sp.	—	2.5	—	—
<i>Prorodon ?discolor</i> (E.)	—	1	—	—
» ?ovum (E.)	—	1	—	—

<i>Onychodromus grandis</i> Stein	—	1	—	—
<i>Ophrydium versatile</i> O.F.M.	—	2.5	—	—
<i>Spirostomum ambiguum</i> E.	—	3.5	—	—
<i>Stentor coeruleus</i> E.	—	4	—	—
» <i>igneus</i> E.	—	8.5	—	—
» <i>niger</i> (O.F.M.)	—	5	—	—
» <i>roeseli</i> E.	—	2.5	—	—
<i>Tintinnidium fluviatile</i> S. Kent	—	—	9	28
<i>Tintinnopsis lacustris</i> (Entz)	—	2.5	45	87
<i>Trachelius ovum</i> E.	—	1	—	2
<i>Vaginicola crystallina</i> E.	—	1	—	—
<i>Vorticella campanula</i> E.	—	6	—	—
» <i>microstoma</i> E.	—	1	—	—
» <i>patellina</i> O.F.M.	—	1	—	—
» <i>similis</i> Stok.	—	1	—	—
» <i>sp.</i>	—	1	—	3.5
<i>Zoothamnium affinis</i> Stein	—	—	—	1
<i>Adineta gracilis</i> Jans.	—	1	—	—
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty	—	1.5	—	2
<i>Asplanchna herricki</i> de Guerne	—	—	13.5	18.5
» <i>priodonta</i> Gosse	—	—	32	37
<i>Asplanchnopus multiceps</i> Schrk.	—	1.5	—	—
<i>Brachionus capsuliflorus</i> Pall.	—	1	—	7.5
» » <i>var. brevispinus</i> (E.)	—	2.5	—	—
» » <i>var. melheni</i> (Barr-Daday)	—	2.5	—	—
» <i>polyacanthus</i> E.	—	1	—	—
» <i>urceus</i> L.	8	—	—	—
» » <i>var. rubens</i> (E.)	—	1	—	—
<i>Callidina elegans</i> E.	—	2.5	—	—
» <i>socialis</i> Kellic.	—	1	—	—
» <i>sp.</i>	—	1.5	—	—
<i>Cephalodella auriculata</i> (O.F.M.)	—	46	—	2
» <i>eva</i> (Gosse)	—	7	—	—
» <i>exigua</i> (Gosse)	—	8.5	—	—
» <i>forficata</i> (E.)	—	5	—	—
» <i>forficula</i> (O.F.M.)	4	17	—	—
» <i>gibba</i> (E.)	—	8.5	—	—
» <i>gracilis</i> (E.)	—	3.5	—	—
» <i>hoodi</i> Gosse	—	7.5	—	—
» <i>megalcephala</i> (Glascott)	—	1.5	—	—
» <i>tenuior</i> Gosse	—	1.5	—	—
<i>Cephalosiphon limnias</i> E.	4	17	—	—

	Mph		Pl	
	Monate			
	XI-IV	V-X	XI-IV	V-X
	Anzahl		Proben	
	25	118	22	51
<i>Collotheca cornuta</i> (Dobie)	—	1	—	—
» <i>libera</i> (Zach.)	—	—	} 3.5	} 4.5
» <i>pelagica</i> (Rouss.)	—	—		
» <i>regalis</i> (Huds.)	—	1		
<i>Colurella adriatica</i> E.	—	3.5	—	—
» <i>bicuspidata</i> (E.)	—	20.5	—	—
» » <i>var. deflexa</i> (E.)	—	2.5	—	—
» <i>colura</i> (E.)	—	2.5	—	—
» <i>obtusa</i> (Gosse)	—	4	—	—
» <i>uncinata</i> (E.)	—	1	—	—
» sp.	—	—	—	2
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schrk)	—	32	—	5.5
» <i>unicornis</i> Rouss.	—	—	41	76
<i>Dicranophorus caudatus</i> E.	—	2.5	—	—
» <i>forcipatus</i> O.F.M.	—	1	—	—
» <i>uncinatus</i> (Milne)	—	1	—	—
<i>Diplois</i> sp.	—	1	—	—
<i>Encentrum felis</i> (O.F.M.)	—	4	—	—
» <i>plicatum</i> (Eyf.)	—	1	—	—
» <i>vernalis</i> (E.)	—	1	—	—
<i>Enteroplea lacustris</i> E.	—	1	—	—
<i>Eosphora ehrenbergi</i> Web.	4	4	—	2
» <i>najas</i> E.	—	1	—	—
<i>Eothinia elongata</i> (E.)	—	1.5	—	—
<i>Epiphanes clavulata</i> (E.)	—	1	—	—
» <i>senta</i> Harring	—	1	—	—
<i>Euchlanis deflexa</i> Gosse	4	20.5	—	2
» <i>dilatata</i> E.	12	54	4.5	22
» » <i>var. macrura</i> (E.)	—	2.5	—	—
» <i>oropha</i> Gosse	—	3.5	—	2
» <i>pyriformis</i> Gosse	—	1	—	—
» <i>triquetra</i> E. (= <i>incisa</i> Carlin?)	—	29.5	—	—
» » <i>var. hyalina</i> Leydig	—	3.5	—	—
<i>Filinia limnetica</i> (Zach.)	—	1	—	—
» <i>longiseta</i> (E.)	—	5.1	—	—
» <i>terminalis</i> (Plate)	4	21.5	37	—
<i>Floscularia janus</i> (Huds.)	—	3.5	—	2
» <i>ringens</i> (L.)	—	2.5	—	—

<i>Gastropus hyptopus</i> (E.)	—	5	—	9
» <i>minor</i> (Rouss.)	—	1.5	4.5	13
» <i>stylifer</i> (Im.)	—	2.5	—	2
» <i>sp.</i>	—	1.5	—	—
<i>Itura aurita</i> (E.)	—	5	—	—
» <i>viridis</i> (Stenroos)	—	1	—	—
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellic.)	—	2.5	72.5	76.5
<i>Keratella cochlearis</i> (Voigt)	—	1.5	—	9
» <i>hiemalis</i> Carlin	—	68	—	—
» <i>quadrata</i> (O.F.M.)	24	—	96.5	14.5
» <i>serrulata</i> (E.)	—	2.5	—	—
» <i>stipitata</i> (Gosse) ¹	—	32	100	90.5
<i>Lacinularia flosculosa</i> (O.F.M.)	—	1	—	—
<i>Lecane flexilis</i> (Gosse)	4	3.5	—	—
» <i>ludwigii</i> (Eckstein)	—	1	—	—
» <i>luna</i> (O.F.M.)	—	40.5	4.5	15
» <i>ungulata</i> (Gosse)	—	7.5	—	—
» <i>sp.</i>	—	1	—	—
<i>Lepadella acuminata</i> (E.)	—	1	—	—
» <i>patella</i> (O.F.M.)	—	13.5	—	—
» <i>oblonga</i> (E.)	—	11	—	—
» <i>triptera</i> E.	—	1.5	—	—
<i>Limnias ceratophylli</i> Schr. var. <i>socialis</i> Leidy	—	1.5	—	—
<i>Lindia truncata</i> (Jenn.)	—	25	—	—
<i>Microcodides chlaena</i> (Gosse)	—	1.5	—	—
<i>Microcodon clavus</i> E.	—	1	—	—
<i>Monommata longiseta</i> O.F.M.	—	8.5	—	—
<i>Monostyla bulla</i> Gosse	—	17	—	—
» <i>cornuta</i> (O.F.M.)	—	5	—	—
» <i>hamata</i> Stok.	—	1.5	—	—
» <i>lunaris</i> E.	—	12	—	2
» <i>stenroosi</i> Meissner	—	1	—	—
<i>Mytilina bicarinata</i> (E.)	—	1	—	—
» <i>brevispina</i> (E.)	—	3.5	—	—
» <i>macracantha</i> (Gosse)	—	11	—	—
» <i>pertyi</i> (Hood).....	—	—	4.5	2
» <i>spinigera</i> (E.)	—	1	—	—
<i>Notholca striata</i> (O.F.M.)	6	1	18	3.5
<i>Notommata aurita</i> (O.F.M.)	—	1.5	—	—
» <i>cerberus</i> (Gosse)	—	1	—	—
» <i>collaris</i> E.	8	1	—	—
» <i>copeus</i> E.	—	2.5	—	—

¹ Im Sinne CARLINS.

	Mph		Pl	
	Monate			
	XI-IV	X-V	XI-IV	X-V
	Anzahl		Proben	
	25	118	22	51
<i>Notommata pachyura</i> (Gosse)	4	3.5	—	—
» <i>saccigera</i> E.	—	—	—	2
» <i>tripus</i> E.	—	1	—	—
<i>Philodina citrina</i> E.	—	7	—	—
» <i>macrostyla</i> E.	—	11	4.5	2
» <i>megalotrocha</i> E.	—	1.5	—	—
» <i>roseola</i> E.	—	2.5	—	—
<i>Platygaster quadricornis</i> (E.)	—	10	—	—
<i>Pleurotrocha petromyzon</i> E.	—	1	—	—
<i>Ploesoma hudsoni</i> Imh.	—	2.5	9	11
» <i>lenticulare</i> Herrick.	—	31.5	—	—
» <i>triacanthum</i> Bergend.	—	7.5	4.5	5.5
» <i>truncatum</i> (Lev.)	—	1	—	—
<i>Polyarthra dolichoptera</i> (Idelson)	—	45.5?	—	—
» <i>maior</i> (Burckh.)	—	—	9—18?	55 59?
» <i>trigla</i> (E.) (s.l.)	24	27	—	—
» <i>vulgaris</i> (Carlin)	—	—	—	98—100?
<i>Polychaetus subquadratus</i> Perty	—	1	—	—
<i>Pompholyx complanata</i> Gosse	—	1.5	—	—
» <i>sulcata</i> Huds.	—	1	18	48
<i>Proales decipiens</i> (E.)	—	1.5	—	—
» <i>parasita</i> (E.)	—	1.5	—	—
» <i>sordida</i> Gosse	—	2.5	—	—
» <i>tigridia</i> Gosse	4	—	—	—
» <i>wernecki</i> E.	—	1	—	—
<i>Proalopsis caudatum</i> (Collins)	—	7.5	—	—
<i>Ptygura pilula</i> (Cubitt)	—	1.5	—	—
<i>Rotaria citrina</i> (E.)	—	12	—	—
» <i>elongata</i> Web.	—	1	—	—
» <i>macroceros</i> (Gosse)	—	1.5	—	—
» <i>macrura</i> (E.)	—	1	—	—
» <i>neptunia</i> (E.)	—	5	—	3.5
» <i>rotatoria</i> (Pall.)	4	10	—	3.5
» <i>tardigrada</i> (E.)	4	6	—	—
» sp.	—	1	—	—
<i>Scaridium longicaudum</i> (O.F.M.)	—	7	—	—
<i>Squatinella lamellaris</i> (O.F.M.)	—	3.5	—	—
» <i>mutica</i> (E.)	—	3.5	—	—

Squartinella tridentata (Fresenius).....	—	1	—	—
Synchaeta longipes Gosse	—	5	—	5.5
» oblonga E.	12	19.5	68	28
» pectinata E.	44	29.5	77	68.5
» stylata Wierz.	—	4	—	2
» tremula (E.)	48	1.5	4.5	2
» sp.	—	12	—	—
Taphrocampa annulosa Gosse	—	3.5	—	—
» selenura Gosse	—	1.5	—	—
» viscosa Lev.	—	3.4	—	—
Testudinella elliptica E.	—	—	—	2
» patina (Hermann)	12	10	—	—
» reflexa (Tern.)	—	1.5	—	—
» truncata (Gosse).....	—	1	—	—
Trichocerca bicristata (Gosse)	—	8.5	—	—
» bidens (Lucks)	—	3.5	—	2
» brachyura (Gosse)	—	1	—	—
» capucina (Wiegrr.-Zach.)	—	8.5	—	26
» cristata Harring	—	18.5	—	2
» cuspidata (Stenroos)	—	2.5	—	—
» cylindrica (Imh.)	—	1	—	—
» elongata (Gosse)	—	4	—	—
» iernis (Gosse)	—	4	—	—
» inermis (Linder)	—	1	—	7.5
» longiseta (Schrk)	—	29.5	—	9
» lophoëssa (Gosse)	—	1.5	—	—
» macera (Gosse)	—	2.5	—	—
» porcellus (Gosse)	12.0	20.5	4.5	18.5
» rattus (O.F.M.)	—	1	—	—
» rosea (Stenroos)	—	1	—	—
» rousseleti (Voigt)	—	1	—	3.5
» scipio (Gosse)	—	2.5	—	—
» sulcata (Jenn.)	—	4	—	3.5
» stylata (Eyf.)	—	8.5	—	18.5
» tenuior (Gosse)	—	1.5	—	2
» tigris (O.F.M.)	—	4	—	—
» uncinata (Voigt)	—	1	—	—
» weberi (Jenn.)	—	1.5	—	—
Trichotria pocillum (O.F.M.)	—	8.5	—	5.5
» tetractis (E.)	—	20.5	—	3.5
Chaetonotus arquatus Voigt	—	1	—	—
» brevispinus	—	2.5	—	—
» chuni Voigt	—	8.5	—	2

	Mph		Pl	
	Monate			
	XI-IV	V-X	XI-IV	V-X
	Anzahl		Proben	
	23	118	22	51
<i>Chaetonotus hystrix</i> Metschn.	—	1	—	—
» <i>larus</i> (O.F.M.)	8	1	—	—
» <i>linguaeformis</i> Voigt	—	1.5	—	—
» <i>longispinosus</i> Stok.	—	1	—	—
» <i>macrochaetus</i> Zel.	—	10	—	—
» <i>maximus</i> E.	—	5	—	—
» <i>schultzei</i> Metschn.	—	1.5	—	—
» <i>serratacaudis</i> Voigt	4	—	—	—
» <i>similis</i> Zel.	—	1	—	—
» <i>succinctus</i> Voigt.....	—	1	—	—
<i>Dasydytes festinans</i> Voigt	—	1	—	—
<i>Lepidoderma ocellatum</i> (Metschn.)	—	1.5	—	—
» <i>rhomboides</i> (Stok.)	—	1.5	—	—
» <i>squamatum</i> (Duj.)	—	1	—	—
<i>Aelosoma hemprichi</i> E.	—	15.5	—	—
» <i>niveum</i> Leydig	4	7.5	—	—
» <i>variegatum</i> Vejd.	—	1	—	—
<i>Chaetogaster crystallinus</i> Vejd.	44	22.5	—	2
» <i>diaphanus</i> Grüth.	4	7.5	—	—
» <i>diastrophus</i> Grüth.	—	7	—	—
» <i>langi</i> Bretscher	16	17	—	—
» <i>limnaei</i> Baer	—	1.5	—	—
<i>Lumbriculus variegatus</i> O.F.M.	—	2.5	—	—
<i>Nais elinguis</i> O.F.M.	—	7.5	—	—
» <i>obtusa</i> Gervais	—	22	—	—
<i>Ophidonais serpentina</i> O.F.M.	—	1	—	—
<i>Paranais naidina</i> Bretscher	—	1	—	—
<i>Pristina longiseta</i> E.	4	7	—	—
<i>Ripistes parasita</i> Schm.	—	3.5	—	—
<i>Stylaria lacustris</i> L.	—	36.5	—	—
<i>Veidovskyella comata</i> Vejd.	—	1.5	—	—
<i>Glossosiphonia complanata</i> L.	—	1.5	—	—
<i>Haemopsis sanguisuga</i> L.	—	1	—	—
<i>Herpobdella atomaria</i> Carena	—	1	—	—
» <i>nigricollis</i> Brandes	—	2.5	—	—
» <i>octoculata</i> L.	—	1.5	—	—
<i>Piscicola geometra</i> L.	4	1	—	—
<i>Protoclepsis tessellata</i> O.F.M.	—	1	—	—

<i>Bdellocephala punctata</i> (Pall.)	—	1	—	—
<i>Dendrocoelum lacteum</i> (O.F.M.)	—	1.5	—	—
<i>Polycelis nigra</i> E.	—	1	—	—
<i>Turbellaria</i>	—	59.5	—	3.5
<i>Gordius aquaticus</i> L.	—	1	—	—
<i>Nematoda</i>	—	49	—	—
<i>Cercaria ephemera</i>	—	1.5	—	—
<i>Distomum</i>	—	1.5	—	—
<i>Cristatella mucedo</i> Cuv.	—	1	—	—
<i>Fredericella sultana</i> (Blbch.)	—	1	—	—
<i>Paludicella ehrenbergii</i> Bened.	—	1	—	—
<i>Plumatella punctata</i> Hanc	8	1.5	—	—
» <i>repens</i> (L.)	—	1	—	—
» (Statoblast)	—	—	—	2
<i>Hydra viridissima</i> Pall.	—	1	—	—
» <i>vulgaris</i> Pall.	—	1	—	—
<i>Euphydatia</i> sp.	—	1	—	—
<i>Spongilla fragilis</i> Leidy	—	1	—	—
» <i>lacustris</i> (L.)	4	1	—	—
<i>Acroperus harpae</i> Baird	92	82	4.5	15
<i>Alona costata</i> Sars	—	13.5	—	2
» <i>guttata</i> Sars	32	33	—	11
» » (tuberculiert)	—	1.5	—	—
» <i>intermedia</i> Sars	8	1.5	—	—
» <i>quadrangularis</i> (O.F.M.)	48	53.5	4.5	9
» <i>rectangula</i> Sars	12	23.5	—	—
» <i>tenuicaudis</i> Sars.....	—	1	—	—
<i>Alonella excisa</i> (Fischer)	12	77	4.5	5.5
» <i>exigua</i> (Lillj.)	—	6	—	—
» <i>nana</i> (Baird.)	80	85.5	41	18.5
<i>Alonopsis elongata</i> Sars	8	24.5	—	5.5
<i>Bosmina coregoni</i> Baird	—	14.5	9	31
» » var. <i>gibbera</i> Schödl.	—	1	32	89
» <i>longirostris</i> (O.F.M.).....	—	42.5	18	29.5
» <i>longirostris</i> s.str.	—	14.5	9	13
» var. <i>brevicornis</i> Hellich	—	7	—	11
» » <i>cornuta</i> Jur.	—	19.5	28	—
» » <i>pellucida</i> Sting.	—	10	—	16.5
» » <i>similis</i> Lillj.	—	19.5	—	5.5
» <i>longispina</i> Leydig	—	13.5	9	56
» <i>obtusirostris</i> Sars	12	35.5	18	42.5
<i>Camptocerus rectirostris</i> (Schödl.)	—	3.5	—	—

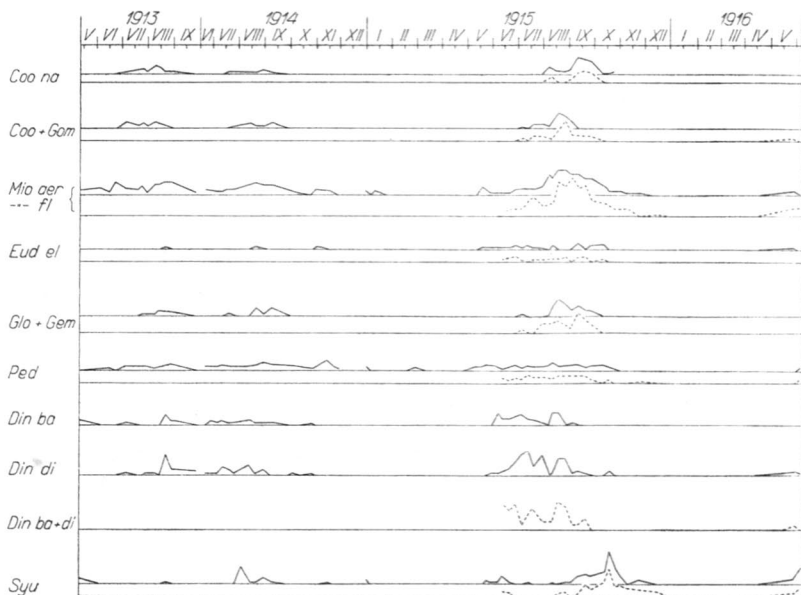
	Mph		Pl	
	Monate			
	XI-IV	V-X	XI-IV	V-X
	Anzahl		Proben	
	25	118	22	51
<i>Ceriodaphnia affinis</i> Lillj.	—	6	—	3.5
» <i>laticaudata</i> O.F.M.	—	4	—	—
» <i>megalops</i> Sars	—	13.5	—	—
» <i>pulchella</i> Sars	—	20.5	—	40.5
» <i>quadrangula</i> (O.F.M.)	—	15.5	—	—
» <i>reticulata</i> (Jur.).....	—	2.5	—	3.5
» <i>rotunda</i> Sars	—	1.5	—	—
<i>Chydorus globosus</i> Baird.	—	3.5	—	—
» <i>latus</i> Sars	28	24.5	4.5	—
» <i>ovalis</i> Kurz	—	1	—	—
» <i>piger</i> Sars	—	1.5	—	—
» <i>sphaericus</i> O.F.M.	88	70	18	87
<i>Daphnia cristata</i> Sars	8	—	41	98
» <i>cucullata</i> Sars	4	1	27.5	96.5
» <i>longispina</i> O.F.M.	—	2.5	—	3.5
» » <i>var. litoralis</i> Sars	—	1	—	—
» » <i>var. rosea</i> Sars	—	1	—	—
» <i>pulex</i> (De Geer)	—	7	—	—
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lévin)	—	18	4.5	77.5
» ?leuchtenbergianum Fischer	—	5	—	29.5
<i>Drepanothrix dentata</i> (Eurén)	8	5	—	—
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F.M.)	28	43	—	—
<i>Grabtoleberis testudinaria</i> (Fischer)	—	15.5	—	—
<i>Holopedium gibberum</i> Zad.	—	—	—	13
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz	—	3.5	—	—
» <i>sordidus</i> (Léven)	24	7.5	—	—
<i>Lathonura rectirostris</i> (O.F.M.)	—	1	—	—
<i>Leptodora kindti</i> (Foche)	—	—	—	76
<i>Leydigia leydigii</i> (Schödler).....	16	5	—	—
<i>Limnospira frontosa</i> Sars	—	—	—	72
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jur.)	8	7.6	—	—
<i>Monospilus dispar</i> Sars.....	4	2.5	—	—
<i>Ophryoxus gracilis</i> Sars	—	33	—	2
<i>Peracantha truncata</i> (O.F.M.)	—	53.5	—	—
<i>Pleuroxus laevis</i> Sars	—	7	—	—
» <i>trigonellus</i> (O.F.M.)	—	22	—	—
» <i>uncinatus</i> Baird.	—	1.5	—	—
<i>Polyphemus pediculus</i> (L.)	—	21	—	—

Rhyncotalona falcata (Sars)	—	5	—	3.5
» rostrata (Koch)	20	35.5	4.5	9
Scapholeberis mucronata (O.F.M.)	—	42.5	—	—
Sida crystallina (O.F.M.)	—	26.5	—	25
Simocephalus exspinosus (Koch)	—	4	—	—
» serrulatus (Koch)	—	4	—	—
» vetulus (O.F.M.)	—	21	—	—
Streblocerus serricaudatus (Fischer)	—	2.5	—	—
Argulus foliaceus L.	—	1.5	—	—
Acanthocyclops bicuspidatus (Claus)	—	1.5	—	—
» bisetosus (Rehb.)	4	—	—	—
» diaphanus Fischer	—	—	4.5	—
» vernalis (Fischer)	—	2.5	—	—
» viridis (Jur.)	12	19.5	13.5	9
Cyclops insignis Claus	68	1	4.5	2
» strenuus Fischer	16	10	32	18.5
Ectocyclops phaleratus (Koch)	—	1	—	2
Eucyclops serrulatus (Fischer)	92	54	9	3.5
Macrocylops albidus (Jur.)	48	27	—	—
» fuscus (Jur.)	—	4	—	—
Mesocyclops dybowski (Laude)	—	4	4.5	87
» leuckarti Claus	—	8.5	4.5	81.5
» oithonoides (Sars)	4	40.5	41	90.5
Microcyclops bicolor (Sars)	8	13.5	—	—
» varicans (Sars)	—	1	—	—
Paracyclops affinis (Sars)	—	1	—	—
» fimbriatus (Fischer)	—	5	—	—
Cyclops juv.	12	67	82	100
Diaptomus gracilis Sars	76	10	95.5	98
Heterocope appendiculata Sars	—	1	—	13
Harpacticida	12	16	4.5	2
Nauplius	16	73.5	54.5	100
Candona rostrata Br.u.N.	—	2.5	—	—
Cyclocypris laevis O.F.M.	—	?	—	—
Dolerocypris fascinata O.F.M.	—	5.9	—	—
Notodromas monacha O.F.M.	—	—	—	—
Ostracoda cetera	2.4	44	—	2
Asellus aquaticus (L.)	56	28	—	—
Acroloxus lacustris (L.)	—	1	—	—
Amphipeplea glutinosa (O.F.M.)	—	1.5	—	—
Bithynia tentaculata (L.)	—	1	—	—
Lymnaea auricularia (L.)	—	5	—	—
» lagotis (Schrk.)	—	1	—	—

	Mph		Pl	
	Monate			
	XI-IV	V-X	XI-IV	V-X
	Anzahl		Proben	
	25	118	22	51
<i>Lymnaea ovata</i> Drep.	—	25	—	—
» <i>palustris</i> (O.F.M.)	—	1.5	—	—
» <i>peregra</i> (O.F.M.)	—	6	—	—
» <i>stagnalis</i> (L.)	—	1	—	—
» <i>truncatula</i> (O.F.M.)	—	3.5	—	—
<i>Physa fontinalis</i> (L.)	—	1.5	—	—
<i>Planorbis contortus</i> (L.)	—	1	—	—
» <i>cristata</i> (L.)	—	4	—	—
» sp.	—	1	—	—
<i>Succinea putris</i> L.	—	1	—	—
<i>Valvata piscinalis</i> (O.F.M.)	—	1	—	—
<i>Glocciden</i>	8	1	4.5	13
<i>Sphaerium corneum</i> (L.)	—	1	—	—
<i>Anopheles</i>	—	2.5	—	—
<i>Ceratopogon</i>	8	7	—	—
<i>Chaoborus</i>	—	1	—	11
<i>Chironomus</i>	48	61	—	13
<i>Coleoptera</i>	—	11	—	—
<i>Collembola</i>	—	7	—	2
<i>Corixa</i>	—	15.5	—	—
<i>Culex</i>	—	7	—	—
<i>Dixa</i>	—	4	—	—
<i>Ephemera</i>	40	27	—	—
<i>Notonecta</i>	7	—	—	—
<i>Odonata</i>	—	7.5	—	—
<i>Plecoptera</i>	—	2.5	—	—
<i>Rhynchota cetera</i>	—	3.5	—	—
<i>Sialis</i>	—	1	—	—
<i>Tipula</i>	—	1	—	—
<i>Trichoptera</i>	12	27	—	—
<i>Acarida</i>	28	39	—	2
<i>Aranae</i>	—	1	—	—
<i>Macrobiotus</i> sp.	36	11	9	—

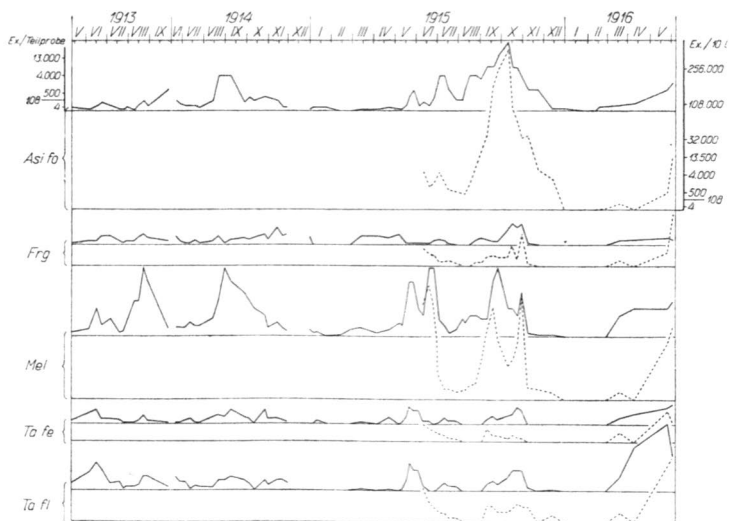
Literatur

- JÄRNEFELT, H. 1915: Zur Kenntnis des Vorkommens und der Biologie der Lyncodaphniden und Chydoriden in einigen Gewässern Nylands. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. 40: 7, 1—26.
- 1921: Untersuchungen über die Fische und ihre Nahrung im Tuusulasee. — Ibid. 52: 1, 1—160.
- 1937: Ein kleiner Beitrag zur Limnologie des Tuusulanjärvi (Tuusulasee). — Ibid. 60, 502—515.
- LEVANDER, K. M., 1900: Zur Kenntniss der Fauna und Flora finnischer Binnenseen. — Ibid. 19: 2, 1—55.
- 1913: Selontekoja retkeilyistä. — Luonnon Ystävä 1913: 5, 193—198.
- 1914: Förteckning öfver Plankton i Tusbyträsk. — Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 40, 49—53.
- LEVANDER, K. M., VUORENTAUS, Y., 1918: Planktonsammansättningen i finska insjöar och floder på grund af håfningar utförda sommaren 1913. — Redogörelse afgifven af arbetsutskottet för undersökning af de finska insjöarnas vatten och plankton. IV. — Fennia 40: 6, 1—95.
- LUTHER, A., 1901: Bidrag till kännedomen om land- och sötvattengastropodernas utbredning i Finland. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. 20: 3, 1—125.

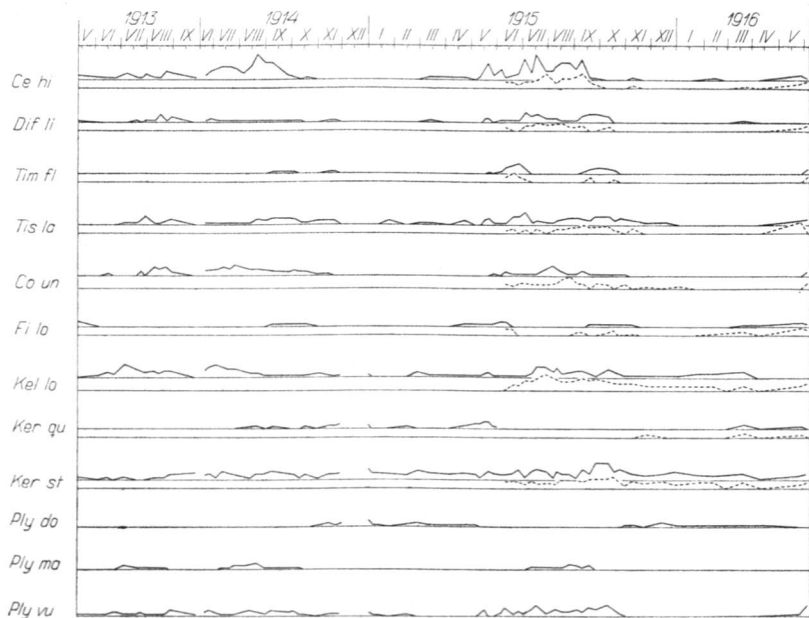


Diagr. 1 a.

Diagram 1 a-e. Das Plankton. Ausgezogene Linie = qualitative Serie, gestrichelte Linie = quantitative Serie. Abkürzungen: Asi fo = *Asterionella formosa*, Bos co = *Bosmina coregoni*, Bos co gi = *B. coregoni gibbera*, Bos log = *B. longispina*, Bos lor = *B. longirostris*, Bos ob = *B. obtusirostris*, Ce hi = *Ceratium hirundinella*, Chy sp = *Chydorus sphaericus*, Co un = *Conochilus unicornis*, Coo = *Coelosphaerium*, Coo na = *C. naegelianum*, Cyo = *Cyclops*, Cyo dy = *C. dybowskii*, Cyo juo = *C. junior*, Cyo le = *C. leuckarti*, Cyo oi = *C. oithonoides*, Da cr = *Daphnia cristata*, Da cu = *D. cucullata*, Dia gr = *Diaptomus gracilis*, Dif li = *Diffugia limnetica*, Din ba = *Dinobryon bavaricum*, Din di = *D. divergens*, Dio br = *Diaphanosoma brachyurum*, Eud el = *Eudorina elegans*, Fi lo = *Filinia longisetata*, Fra = *Fragilaria*, Gem = *Gemmellicystis*, Glo = *Gloeocystis*, Gom = *Gomphosphaeria*, Kel lo = *Kellicottia longispina*, Ker qu = *Keratella quadrata*, Ker st = *K. stipitata*, Leo ki = *Leptodora kindtii*, Mel = *Melosira*, Mio aer = *Microcystis aeruginosa*, Mio fl = *M. flos-aquae*, Npl = *Nauplius*, Ped = *Pediastrum*, Ply = *Polyarthra*, Ply do = *P. dolichoptera*, Ply ma = *P. maior*, Ply vu = *P. vulgaris*, Pom su = *Pompholyx sulcata*, Sych ob = *Synchaeta oblonga*, Sych pe = *S. pectinata*, Sych st = *Synchaeta stylata*, Syn = *Synura*, Ta fe = *Tabellaria fenestrata*, Ta fl = *T. flocculosa*, Tim fl = *Tintinnidium fluviatile*, Tis la = *Tintinnopsis lacustris*, Tri ca = *Trichocerca capucina*. Über das Verhältnis Kurvenhöhe zur Menge des Planktons siehe Diagr. 1 b.



Diagr. 1 b.



Diagr. 1 c.

