

SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

ACTA
ZOOLOGICA FENNICA

56

HELSINGFORSIAE 1949

Akademische Buchhandlung, Helsingfors C, Zentralstr. 2

ACTA ZOOLOGICA FENNICA

1—10 vide Acta Zool. Fenn. 1—50.

11. **Tor G. Karling:** Untersuchungen über Kalyptorhynchia (Turbellaria Rhabdo-coela) aus dem Brackwasser des Finnischen Meerbusens. Mit 75 Abbildungen im Text. Helsingforsiae 1931. S. 1—66.
12. **Rolf Krogerus:** Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Triebsandgebiete an den Küsten Finlands. Mit 39 Figuren, 28 Karten, 31 Tabellen und 12 Diagrammen im Text sowie einer Kartenbeilage. With a Summary in English. Helsingforsiae 1932. S. 1—308.
13. **Curt Segerstråle:** Über die jährlichen Zuwachszonen der Schuppen und Beziehungen zwischen Sommertemperatur und Zuwach bei *Abramis brama* sowie einigen anderen Cypriniden in Süd-Finnland 1911—1930. Mit 12 Tafeln und 1 Karte. Helsingforsiae 1932. S. 1—42.
14. **Pontus Palmgren:** Zur Biologie von *Regulus r. regulus* (L.) und *Parus atricapillus borealis* Selys. Eine vergleichend-ökologische Untersuchung. Mit 18 Tabellen, 5 Diagrammen und 34 Figuren sowie 8 Tafeln. Helsingforsiae 1932. S. 1—113.
15. **Curt Segerstråle:** Über scalimetrische Methoden zur Bestimmung des linearen Wachstums bei Fischen, insbesondere bei *Leuciscus idus* L., *Abramis brama* L. und *Perca fluviatilis* L. Mit 37 Abbildungen, 47 Tabellen und 8 Tafeln. Helsingforsiae 1933. S. 1—168.
16. **Hjalmar Rendahl:** Untersuchungen über die chinesischen Formen der Gattung *Misgurnus*. Helsingforsiae 1934. S. 1—32.
17. **Pontus Palmgren:** Über die Vogelfauna der Binnengewässer Ålands. Mit 1 Tabelle, 3 Karten und 5 Tafeln sowie 7 Karten im Text. Helsingforsiae 1936. S. 1—59.
18. **Alex. Luther:** Studien an rhabdocoelen Turbellarien. III. Die Gattung *Maehrenthalia* v. Graff. Mit 14 Abbildungen im Text. Helsingforsiae 1936. S. 1—24.
19. **Pontus Palmgren:** Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Trichobothrien bei *Tegegnaria derhami* Scop. Helsingforsiae 1936. S. 1—28.
20. **Nils Bruce:** Monographie der europäischen Arten der Gattung *Cryptophagus* Herbst mit besonderer Berücksichtigung der Morphologie des männlichen Kopulationsorgans. Mit 98 Figuren, 17 Tafeln und 8 Karten. Helsingforsiae 1936. S. 1—167.
21. **Sven Nordberg:** Biologisch-ökologische Untersuchungen über die Vogel-nidicolen. Mit 30 Tabellen, 20 Diagrammen und 4 Abbildungen im Text. Helsingforsiae 1936. S. 1—168.
22. **Håkan Lindberg:** Der Parasitismus der auf Chlorion-Arten (Homoptera Cicadina) lebenden Strepsiptere *Elenchinus chlorionae* n. sp. sowie die Einwirkung derselben auf ihren Wirt. Mit 58 Figuren und 7 Tabellen. Helsingforsiae 1939. S. 1—179.
23. **Göran Bergman:** Untersuchungen über die Nistvogelfauna in einem Schärengebiet westlich von Helsingfors. Mit 19 Karten und 5 Diagrammen im Text sowie 13 Lichtbildern. Helsingforsiae 1939. S. 1—134.
24. **Pontus Palmgren:** Ökologische und physiologische Untersuchungen über die Spinne *Dolomedes fimbriatus* (Cl.). Mit 10 Figuren, 14 Tabellen und 16 Diagrammen. Helsingforsiae 1939. S. 1—42.
25. **Pontus Palmgren:** Die Spinnenfauna Finnlands. I. Lycosidae. Mit 127 Figuren, 3 Tabellen und 22 Karten. Helsingforsiae 1939. S. 1—86.

SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

ACTA
ZOOLOGICA FENNICA

56

HELSINGFORSIAE 1949

1956: 1391

ACTA ZOOLOGICA FENNICA 56
EDITIT
SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

DER TRAUERFLIEGENSCHNÄPPER

I. ORTSTREUE UND RASSENBIKDUNG

VON

LARS VON HAARTMAN

MIT 29 TABELLEN, 4 DIAGRAMMEN, 15 KARTEN, 5 FIGUREN UND 5 PHOTOGRAPHIEN
SOWIE 15 ANHANGSTABELLEN

HELSINGFORSIAE 1949

HELSINGFORS 1949
DRUCK VON A.-G. TILGMANN

Pontus Palmgren
gewidmet

Inhalt.

	Seite
<i>Vorwort</i>	7
<i>Kap. I. Methode.</i>	
1. Das Untersuchungsgebiet. Ökologie des Trauerfliegenschnäppers	8
2. Das Leben eines Trauerfliegenschnäppers	12
3. Der Fang. Beobachtungstechnik	16
<i>Kap. II. Die Ortstreue der finnischen Trauerfliegenschnäpper.</i>	
1. Rückkehr ins Untersuchungsgebiet	21
2. Wiederfunde ausserhalb des Untersuchungsgebietes	31
3. Die ortstreuen und nicht-ortstreuen Individuen	33
4. Übt Brutverlust einen Einfluss auf die Rückkehr aus?	40
<i>Kap. III. Die Ortstreue der mitteleuropäischen Trauerfliegenschnäpper.</i>	
1. Vergleich zwischen den nord- und mitteleuropäischen Trauerfliegenschnäppern	42
2. Zur Erklärung der geographischen Unterschiede	45
<i>Kap. IV. Die Ortstreue der Vögel.</i>	
1. Analyse der Beringungsergebnisse	50
2. Ortstreue und Ausbreitung	57
3. Vergleich der Ortstreue bei sechs Kleinvogelarten	60
<i>Kap. V. Die Rassenbildung des Trauerfliegenschnäppers.</i>	
1. Der Trauer- und der Halsbandfliegenschnäpper	67
2. Die Systematik der nord- und mitteleuropäischen Trauerfliegenschnäpper	68
<i>Kap. VI. Rassenbildung und Ortstreue.</i>	
1. Ortstreue und Populationszahl als Voraussetzungen der Rassenbildung	77
2. Vergleich der Rassenbildung bei sechs Kleinvogelarten	81
<i>Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse</i>	83
<i>Schrifttum</i>	87
<i>Anhangstabellen</i>	92
<i>Tafel 1—5.</i>	

Vorwort.

Die vorliegende Arbeit behandelt vor allem die Ortstreue des Trauerfliegenschnäppers unter Berücksichtigung dessen, was über andere Arten bekannt ist. Das ist nicht so viel, trotzdem die Beringung schon auf eine halbhundertjährige Tätigkeit zurückblicken kann, und rund acht Millionen Vögel markiert worden sind (vgl. v. HAARTMAN 1948). Die Beringungsergebnisse sind jedoch lange Zeit nur insofern systematisch ausgewertet worden, als sie Auskunft über die Zugwege der Vögel erbracht haben. Zukünftig werden sicher andere Problemstellungen, wie Ortstreue und Populationsdynamik, weit mehr in den Vordergrund treten, als schon jetzt der Fall ist. Die von BURKITT vor 30 Jahren eingeführte Farbenringmethode wird dabei eine unerlässliche Stütze sein.

Als Isolierungsmechanismus ist die Ortstreue von grosser Bedeutung für die Evolution der Vögel. Es ist daher natürlich dass ich, obwohl kein Systematiker, der Rassenbildung beim Trauerfliegenschnäpper ein Kapitel gewidmet habe. Zum Schluss werde ich dann die beiden Fäden, die Ortstreue und die Rassenbildung, zusammenknüpfen um zu untersuchen, ob schon jetzt zwischen dem Ausmass der Ortstreue und der Rassenbildung eine Relation zu finden ist.

Das Ziel meiner Untersuchung über den Trauerfliegenschnäpper ist eine so vielseitige Darstellung seiner Biologie wie möglich. In späteren Teilen hoffe ich die Probleme, die ich auf S. 20 gestreift habe, behandeln zu können.

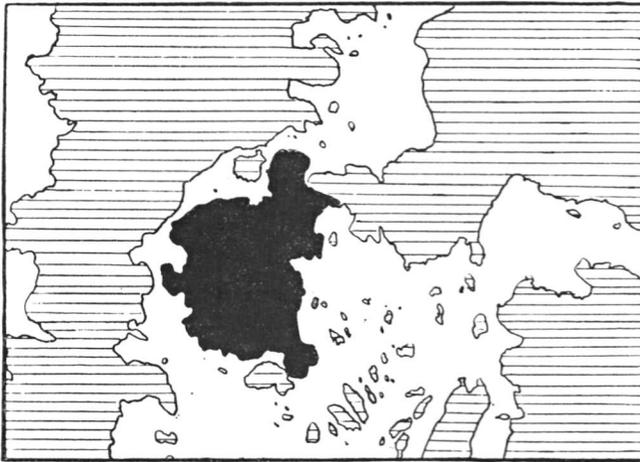
Die Arbeit ist mit Hilfe von Stipendien der Universität zu Helsingfors, des Svenska Kulturfonden und der Finska Vetenskaps societeten durchgeführt worden. I. J. 1948 konnte ich als Staatsstipendiat das Manuskript abschliessen.

Mit grosser Dankbarkeit erwähne ich, dass ich die für meine Arbeit unerlässlichen Farbenringe von der Vogelwarte Helgoland sowie von der U.S. Biological Survey bekommen habe. Für den systematischen Teil der Arbeit waren Studien im Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm, wertvoll.

Kap. I. Methode.

1. Das Untersuchungsgebiet. Ökologie des Trauerfliegenschnäppers.

Lemsjöhölm, wo der wesentlichste Teil meiner Untersuchungen ausgeführt worden ist, liegt in SW-Finnland, 3 schwedische Meilen westlich der Stadt Åbo (Turku), etwa $60\frac{1}{2}^{\circ}$ n. Br. und 22° ö. L. Ich habe versucht jährlich einen so grossen Teil der Trauerfliegenschnäpperpopulation wie möglich zu beringen und die Rückkehr der in früheren Jahren beringten Individuen zu kontrollieren. Wenn ich im Folgenden von Rückkehr zum



Karte 1. Das Untersuchungsgebiet (schwarz) und seine Umgebungen (schraffiert = Land, weiss = Meer). Massstab: 1 cm = 1 km.

Heimatort spreche, bedeutet das, dass ein innerhalb des Gebietes von Lemsjöhölm (vgl. Karte 1) beringter Trauerfliegenschnäpper ein oder mehrere Jahre nach der Beringung innerhalb dieses Gebietes wieder angetroffen worden ist.

Die Grösse des Untersuchungsgebietes beträgt etwa $3,9\text{ km}^2$, davon 3 km^2 Waldareal. Es besteht aus einer Halbinsel, die von Sunden und kleineren Meeresflächen umgeben ist. Die Verbindung mit dem Festlande ist schmal.

Auf keiner Stelle ist der Abstand zur nächsten Insel oder zum Festlande weit, auf der ganzen W-seite überall sogar weniger als ein km. Das Schärengebiet vor Lemsjöhölm, das s.g. Schärenmeer SW-Finnlands, ist das weiteste der Welt und bietet mit seinen zahlreichen grösseren oder kleineren bewaldeten Inseln dem Trauerfliegenschnäpper gute Nistgelegenheiten. Im N

und NE liegt das finnische Festland. Mein Untersuchungsgebiet ist also kein isoliertes Gebiet und *die Vögel haben unbeschränkte Möglichkeiten umzusiedeln*.

Die Naturverhältnisse sind typisch für die inneren Schären Südfinnlands. Nadelwald von mittelguter Bonität bedeckt die grössten Areale; Wälder vom *Cladina*- und *Calluna*-Typ (felsige Kiefernwälder) treten zurück. Nach dem Kriege haben die Behörden eine gewisse jährliche Mindestabholzung bestimmt, und so sind die Wälder (nach den Wintern 1946—1948), wie überall in Südfinnland, stellenweise sehr erheblich abgeholzt worden.

Die Wälder haben besonders an den Ackerrändern einen Einschlag von Laubbäumen. Um das Hauptgebäude herum gibt es einen über hundertjährigen Park englischen Stils, in dem die Nistkästen am dichtesten hängen. Es ist besonders vorteilhaft gewesen, dass ich während meiner Untersuchungen so nahe bei den Vögeln gewohnt habe, dass sich ihr Verhalten sogar von meiner Treppe aus beobachten liess. Nächst diesem Park war ein schöner Birken- und Erlenhain an der Dampferbrücke am Ostufer das Zentrum der Trauerfliegenschnäpperpopulation.

Ökologisch ist der Trauerfliegenschnäpper indessen sehr anspruchslos. Er nistet an fast jedem Waldrand unabhängig vom Waldtyp, wenn man nur einen Nistkasten aufhängt. Auch meine Nistkästen inmitten felsigen Kiefernwaldes (*Calluna*-Typ) und Nadelmischwaldes von *Vaccinium*-Typ sind regelmässig bewohnt gewesen. In reinem Fichtenwald gab es keine Nistkästen, aber in einem Falle sang ein Männchen in einem versumpften Fichtenwald, wo ein hohler Birkenstumpf stehen geblieben war, und in einem anderen Falle nistete die Art zwei Jahre nach einander in einem Nistkasten in dichtem Fichtenwald, der allerdings an felsigen Kiefernwald grenzte. Dichte Wälder, besonders Fichtenwälder, sind aber offenbar als Wohnstätten des Trauerfliegenschnäppers nicht so beliebt. Nach dem Flüggeworden der Jungen spührt man beim Trauerfliegenschnäpper kaum eine Vorliebe für bestimmte Waldtypen, jedoch mit der Ausnahme, dass sehr dichte Wälder vermieden werden. KRÄTZIG fand in seinem Untersuchungsgebiet in Deutschland, dass die bevorzugten Nistkästen des Trauerfliegenschnäppers in lichten Beständen oder an Wegen hingen.

Sehr starkes Auslichten des Waldes führt indessen zum Verschwinden der Art. So stand ein früher immer besetzter Nistkasten nach starker Abholzung im Winter 1947 in den Sommern 1947 und 1948 leer und wurde nur einmal ganz vorübergehend von einem singenden Männchen besucht. Um die Bedeutung dieses Falles zu verstehen muss man sich vergegenwärtigen, dass fast jeder Nistkasten, der in gutem Zustand ist, ein Nest oder zumindest ein singendes Männchen zu beherbergen pflegt.

Derselbe Vogel kann mit fast verblüffender Amplitude *bisweilen in einem, bisweilen in einem anderen Waldtyp nisten* (bzw. ein Revier behaupten).

Tabelle 1. Text S. 41!

Ringnummer	1. Jahr	2. Jahr	3. Jahr	4. Jahr	5. Jahr	6. Jahr
♂ 40511	Park L +	Hain L	Hain L (MT—VT Nm) (CT fK)	Hain L		
♂ 40515	Park L + (MT M)	MT L + (MT Nm)	(MT—VT M—Nm) CT fK	VT Nm +	Park L + (CT fK)	(MT—VT M—Nm) (MT Nm) Park L + (MT—VT Nm +)
♂ 50754	(VT Nm—M) (MT F*+)			Hain L	MT—VT Nm MT K	VT Nm +
♂ 50782	MT F & L +	Hain L	Hain L	(MT Nm*+) OMT F	MT L + MT Nm	
♂ 54399	MT & VT Nm (Hain L)	OMT Nm + (Hain L)	MT—VT Nm	(MT—VT Nm)		
♂ 55877	(Hain L)	MT Nm*+	(VT Nm) (VT Nm) (VT Nm +) (VT Nm +) MT Nm + (Hain F & L)	MT F + Hain L		
♀ 40555	Hain L +	Park L +	MT—VT Nm +	MT—VT Nm +		
♀ 54458	MT Nm*+	MT F & L +	MT Nm*+	MT Nm		
♂ 51078	geboren: MT Nm +	(Hain L +) Hain	VT Nm	(VT Nm)		

Die Tabelle 1 stellt die Biotopen sämtlicher Vögel dar, die vier oder mehr Jahre im Untersuchungsgebiet festgestellt worden sind. Die Waldtypen sind die bekannten von CAJANDER, die Bezeichnungen folgen soweit möglich der Arbeit von PALMGREN (1930).

Wenn ich alle Vögel berücksichtigen würde, die überhaupt zurückgekehrt sind, würde das Verzeichnis sehr umfangreich werden. Die Beispiele in Tab. 1 zeigen indessen, dass es kaum irgend welche bedeutungsvollen individuellen Unterschiede bei der Biotopwahl gibt. Es scheint freilich in einigen Fällen, als wäre die Wahl des Nistterrains nicht ganz zufällig. Ein solcher Fall ist das zuerst genannte Männchen Nr 40511. Die Konstanz ist aber oft nur eine Folge der Rückkehr des Vogels zum vorjährigen Nistplatz, wie eben bei diesem Männchen, das drei Jahre nacheinander in demselben Nistkasten in einem hainartigen Laubwald nistete. Man bemerke, dass der Vogel einmal ein Revier in felsigem Kiefernwald behauptet hat.

Auch KRÄTZIG fand beim Trauerfliegenschnäpper häufige Übersiedlungen von einem Waldtyp zu einem anderen.

Nach PALMGREN (1930) hat der Trauerfliegenschnäpper seine Dominanzmaxima in Hainen, felsigem Kiefernwald und Fichtenbrüchen. Er findet keine Korrespondenz zwischen den beiden erstgenannten Biotopen und dem letztgenannten und spricht zögernd die Hypothese aus, dass diese beiden Biotoptypen in irgendeiner Hinsicht dem ursprünglichen Milieu entsprechen, in dem die Art entstanden ist und das also ihre Reaktionsnorm geprägt hat. Als zweites Alternativ nennt PALMGREN das Vorkommen zweier »psychologischer Rassen».

Obwohl der prozentuelle Anteil an dem Gesamtvogelbestand, die s.g. Dominanz des Trauerfliegenschnäppers in Fichtenbrüchen besonders hoch ist, zeigt nach PALMGREN die absolute Dichte der Art hier keinen entsprechenden Gipfel. Man muss also eher fragen, warum die anderen Vögel in Fichtenbrüchen selten sind, als warum der Trauerfliegenschnäpper zahlreich ist.

Tabelle 1. Biotopwechsel einiger Trauerfliegenschnäpper. Sind mehrere Reviere für ein Jahr angegeben, so stehen die früheren oben, die späteren unten. () bedeutet, dass der Vogel nicht im Revier genistet hat.

Waldtypen:	Baumarten:
Park	L = Laubwald
Hain	M = Mischwald
OMT = <i>Oxalis-Myrtillus</i> -Typ	F = Fichtenwald
MT = <i>Myrtillus</i> -Typ	Nm = Nadelmischwald
VT = <i>Vaccinium</i> -Typ	K = Kiefernwald
CT = <i>Calluna</i> -Typ	fK = felsiger Kiefernwald
	* = Bestand von Laubbäumen in der Nähe des Nestes
	+ = an Ackerrändern u.s.w.
	F & K u.s.w. = Fichtenwald und Kiefernwald nebeneinander.

Ich glaube kaum, dass man dem Trauerfliegenschnäpper ein auf besondere Waldtypen ansprechendes angeborenes auslösendes Schema zuschreiben kann. Dann wären die Umsiedlungen von einem Waldtyp zu einem anderen nicht so häufig. Vielleicht wirkt jedoch ein gewisser Grad von »Offenheit« des Waldes auslösend auf den Ansiedlungstrieb des neuangekommenen Männchens.

Wer die erbitterten Streite der Männchen um den Besitz der Nistkästen gesehen hat, zweifelt kaum daran, dass der Zugang an Nisthöhlen den ökologischen Minimifaktor darstellt. Mit dem Aufhängen neuer Nistkästen ist die Trauerfliegenschnäpperpopulation während der acht Jahre meiner Beobachtungen viermal gewachsen. Als Konkurrenten um die Nistkästen traten nur Kohlmeise, Rotschwanz und zufälligerweise Haubenmeise und Blau-meise auf. Eine nennenswertere Bedeutung haben sie indessen nicht; der Trauerfliegenschnäpper besetzt jährlich 80—100 % aller Nistkästen, die überhaupt bewohnt werden.

Die Trauerfliegenschnäpper nisten im Untersuchungsgebiet glücklicherweise selten in natürlichen Höhlen. Diese befinden sich oft so hoch, dass sie unerreichbar sind, und haben so kleine Öffnungen, dass man gewöhnlich nicht die Hand hineinstecken kann. Wenn ich bemerkt habe, dass ein Trauerfliegenschnäpper bereit war, in einer natürlichen Höhle zu nisten, habe ich gewöhnlich einen Nistkasten in der Nähe aufgehängt. So ist es mir oft gelungen, die Vögel zum Übersiedeln zu veranlassen. Ein grosser Teil meiner Nistkästen wurde aus diesem Grunde aufgehängt.

Es scheint so, als ob die Trauerfliegenschnäpper im allgemeinen meine Nistkästen den natürlichen Höhlen vorzögen, obwohl sie sehr einfach, fast provisorisch gebaut sind. Der Durchmesser ihrer Eingangsöffnung beträgt vier cm. Im Gegensatz zu den Höhlen, die z.B. vom Kleinen Buntspecht oder der Nordischen Sumpfmeise ausgehöhlt worden sind, und die auch eine kleine Eingangsöffnung haben, bieten aber die Nistkästen sehr viel Raum dar. Das Nest des Trauerfliegenschnäppers in einer alten Meisenhöhle besteht nur aus wenigen Halmen, während in den Nistkästen der überflüssige Raum mit Mengen von Nestmaterial ausgefüllt wird.

Nun dauert die Nestbauphase, d.h. die Zeit vom Beginn des Bauens bis zum Legen des ersten Eies, fast immer längere Zeit als zum Vollenden des Nestes notwendig wäre. Besonders dann, wenn das Weibchen in engen Nisthöhlen baut, wird die Periode lang, während der das Weibchen noch physiologisch zum Nestbau disponiert ist ohne bauen zu können. Unter diesen Umständen siedelt das Weibchen gerne in eine zweite Nisthöhle über.

2. Das Leben eines Trauerfliegenschnäppers.

Um die folgende Darstellung verstehen zu können, müssen die Hauptzüge des Verhaltens des Trauerfliegenschnäppers dem Leser bekannt sein.

Ausser seinem eigentlichen Nistrevier kann das Männchen andere Reviere behaupten (vgl. CREUTZ, v. HAARTMAN 1944, 1945 a, 1948). Diese Tatsache steht im Gegensatz zu der bei den allermeisten Ornithologen gewurzelten Auffassung, dass ein Männchen, das Tag für Tag innerhalb desselben kleinen abgegrenzten Gebietes singt, immer derselbe Vogel ist.

Die Beobachtungen RUITERS über mutmassliche Polygamie beim Rot-schwanz deuten womöglich darauf hin, dass diese Art etwa in derselben Weise wie der Trauerfliegenschnäpper polyterritoriell ist.

Es ist leicht zu sehen, zu welchem Chaos meine Untersuchung geführt hätte, falls ich postuliert hätte, dass dasselbe Trauerfliegenschnäppermännchen immer auf derselben Stelle verweilt. Die Annahme mag in Bezug auf die meisten Kleinvögel zutreffen, aber ich halte es für wichtig sie immer in casu zu prüfen, und zwar durch Markierung der Männchen.

Es sei z. B. dass man die Variation der Gesangsfrequenz eines Männchens zu verschiedenen Zeiten vergleichen will. Wenn der Vogel nicht individuell erkennbar ist — und wie oft ist das der Fall, falls man ihn nicht markiert hat — läuft man Gefahr während einiger Tage den Gesang des Männchens A, während der darauffolgenden den des Männchens B u. s. w. zu studieren.

Sofort nach der Ankunft fängt das Männchen an frenetisch nach Nesthöhlen zu suchen. Wo es keine gibt lässt sich auch kein Trauerfliegenschnäpper nieder. Sobald das Männchen eine passende Höhle entdeckt und besucht hat, fängt es an zu singen und artangehörige Männchen aus der Nähe zu verjagen. Bisweilen entfliehen diese nicht, und es kommt zu erbitterten Kämpfen, die Stunden oder gar Tage dauern, um erst dann zu enden, wenn einer der Beteiligten entwichen ist.

Die Kämpfe spielen sich hauptsächlich in der Nähe der Nistkästen ab und nicht an den Grenzen der »Reviere«, die also von Rechtswegen kaum den Namen verdienen. Es kommt sogar vor, dass ausserhalb der »Reviere«, z. B. an Ackerfeldern gekämpft wird (v. HAARTMAN, 1947 b).

Die ersten Männchen kommen in warmen Frühjahren Ende April an, aber in der Regel Anfang Mai, die Weibchen etwas später. Noch bis Ende des Monats kommen neue Trauerfliegenschnäpper an, und während dieser Zeit ist die Konkurrenz um die Niststätten sehr ernst. Fängt man ein Männchen im Mai um es zu beringen, kommt es vor, dass ein neues Männchen sich inzwischen in dem Revier niederlässt. Wenn der beringte Vogel ungepaart und hier keine lange Zeit wohnhaft gewesen ist, muss er oft dem Neuangekommenen weichen, wenn er bei der Freilassung die Federn in Unordnung hat und nicht in bester Kampf Stimmung ist.

Wahrscheinlich infolge der Beringung lösten (um nur ein Beispiel zu nennen) während der Zeit 12.—15. V. 1943 nicht weniger als 5 Männchen einander in einem Revier in einem hainartigen Eichenwald ab. Ich pflegte damals die Männchen nach Hause zu führen, um

sie dort in Ruhe beringen und untersuchen zu können. Danach liess ich sie los. In diesem Falle war der Weg zurück besonders weit. Am 13. V. habe ich z.B. über das Männchen 50765 notiert, dass es das Revier des Männchens 50764 zwischen 14 und 15 Uhr besetzt hatte, während dieses beringt wurde. Dieses scheint seine Position ohne Streit aufgegeben zu haben.

Weit gewöhnlicher als diese von der Beringung veranlassten Übersiedlungen ist, dass ein Männchen ohne sichtbare Ursache nach kürzerer oder längerer Zeit ein schon gewähltes Revier verlässt. In einigen Fällen wird es durch ein anderes verjagt. Ein Revier, das vor dem Nistrevier behauptet wird, nenne ich ein *Vorrevier*.

Einige Männchen erhalten keine Gattin und können dann die ganze Nistsaison in demselben Revier verbleiben, aber gewöhnlicher ist, dass ungepaarte Männchen nach einiger Zeit in ein neues übersiedeln.

Ein ungepaartes Männchen, in dessen Revier ein Weibchen hineinkommt, reagiert (v. HAARTMAN, 1947) so, dass es zum Nesteingang fliegt und hineinhüpft. Dabei lässt es einen besonderen Gesang, die »gepresste Strophe« hören. Das Männchen »zeigt« der potentiellen Gattin das Nest in derselben Weise wie einige andere Höhlenbrüter (Haussperling, DAANJE, Staar, SCHÜZ, 1943) oder Arten, bei denen das Männchen baut (Zaunkönig, KLUIJVER und Mitarbeiter). Eine analoge Demonstrationsbewegung kommt auch beim Stichling *Gasterosteus aculeatus* vor (TER PELKWIJK & TINBERGEN). Das Männchen kehrt sich dabei auf die Seite und steckt seinen Kopf in die Eingangsöffnung des von ihm gebauten Nestes hinein.

Bei dem Graufliegenschmäpper, *Muscicapa striata*, der an waagerechten Stammteilen, Ästen u.s.w. nistet und also auch Mangel an Nistplätzen leidet, kommt eine Zeremonie vor, die offenbar dieselbe Demonstrationsaufgabe hat. Das Männchen fliegt dabei ganz wie der Trauerfliegenschmäpper wenn das Weibchen sich nähert an allerlei Stellen heran, die als Unterlage des zukünftigen Nestes dienen können. Hier führt es gewisse stereotype Bewegungen aus: horizontal ausgestreckt, mit rhythmisch sich auf und nieder bewegendem Schwanz bewegt es den Kopf mit gesträuchten Scheitelfedern nach vorn und hinten, als ob es etwas mit dem Schnabel verschiebe.

Je mehr der Nestbau vorschreitet, umso mehr nimmt die Frequenz dieser Demonstration ab. Die Gesangsfrequenz nimmt schon bei der Ankunft des Weibchens ab. Nur das Weibchen baut.

Das Band zwischen den Gatten kann die ganze Saison bestehen bleiben, das Männchen kann die Gattin vor und während des Brütens füttern, aber öfter verlässt es ein paar Tage vor dem Beginn des Eierlegens oder etwas später das alte Revier und zieht in ein neues hinein, wo es wieder eifrig singt und Nesthöhlen inspiziert. Ich nenne ein Revier, das nach dem Anfang des Nistens der Gattin gegründet wird, ein *Nebenrevier*.

Das Übersiedeln ins Nebenrevier geschieht oft so spät im Sommer, dass

alle günstigeren Reviere schon besetzt sind. Das Männchen kann sich dann mit einer Höhle begnügen, die kaum als Nisthöhle geeignet ist. Nach dem Eierlegen des Weibchens kann das Männchen in Ausnahmefällen für kürzere Dauer sogar in einem Gelände singen, in dem es keine Höhlen gibt. Bisweilen habe ich Männchen beobachtet, die in so diffusen und unbegrenzten Nebenrevieren gesungen haben, dass man kaum von Revieren sprechen kann: der Vogel ist vielmehr singend durch das Gelände gestreift.

Anfang Juni, wenn die meisten Männchen ihre Nebenreviere behaupten, ist der Zugang an ungepaarten Weibchen sehr gering. Indessen gibt es lange Zeit spätangekommene Weibchen und Weibchen, die ihr Gelege verloren haben, wobei sie ausnahmslos den alten Nistplatz, fast immer auch den alten Gatten, zu verlassen scheinen. Unter diesen Weibchen können die in Nebenrevieren hausenden Männchen eine neue Gattin bekommen und also polygam werden (v. HAARTMAN, 1945a). Die Polygamie beim Trauerfliegenschnäpper ist eine *Successivpolygamie*: das Männchen beschäftigt sich zuerst mit seiner ersten Gattin, siedelt dann um, bekommt eine neue Gattin um sie beim Beginn des Eierlegens wieder zu verlassen. In der Regel kehrt das Männchen endlich zur ersten Gattin zurück, um die erste Brut zu füttern und zu führen. Nur selten beschäftigt es sich mit der zweiten Brut.

Erst im Jahre 1947 habe ich einen Fall gesehen, wo ein Männchen zwei Weibchen zu gleicher Zeit hatte. Diese *Simultanpolygamie* erinnert an die accessorische Polygamie bei vielen Kleinvögeln, aber auch in diesem Falle behauptete das Männchen zwei ziemlich gut abgegrenzte Reviere. Es war sonderbar zu sehen, wie das Männchen im Gelände zwischen seinen Nistkästen streifte, von den beiden bettelnden Gattinnen gefolgt.

Der Polyterritorialismus ist biologisch sehr interessant, erschwert jedoch ganz erheblich das Studium über den Trauerfliegenschnäpper. Man ist nie der Identität der Männchen sicher, man muss immer erneut ihre Ringkombinationen ablesen, wenigstens bis die Verhältnisse am Ende der Brut- und Anfang der Nestjungzeit einigermaßen stabil geworden sind. Die Zeit, die ich täglich zur Feldarbeit gebraucht habe, sinkt dann auch gewöhnlich von 10—13 Stunden im Mai und Anfang Juni, bis auf 7—10 Stunden später im Sommer. — Die monoterritorialen Arten, wie die Singammer, dürften viel bequemer zu untersuchen sein.

Eine für die Interpretation der Beobachtungen ernste Folge des Polyterritorialismus muss noch besprochen werden. Die Territorien eines Männchens während eines Sommers können von einander sehr weit, in Extremfällen sogar ein paar km, entfernt liegen. Es ist sehr gut möglich, dass ein Vogel, der innerhalb meines Untersuchungsgebietes nistet, ein zweites Revier ausserhalb desselben hat. Dieses zweite Revier wird dann nur ausnahmsweise entdeckt.

Weit schlimmer ist es aber, wenn ein Männchen ausserhalb des Untersuchungsgebietes nistet und ein Vor- oder Nebenrevier innerhalb desselben hat. Wie weiss ich dann, ob ich

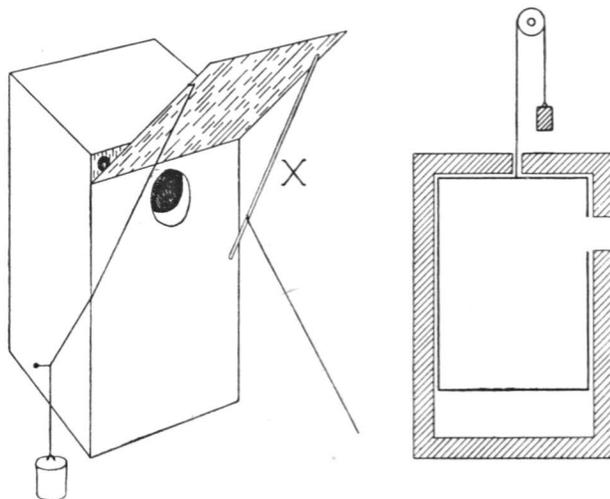
mit einem gepaarten oder ungepaarten Männchen zu tun habe? Wie weiss ich, ob ein Männchen, das in den ersten Junitagen im Untersuchungsgebiet auftaucht, neuangekommen ist oder soeben seine eierlegende Gattin ausserhalb des Gebietes verlassen hat? Nur unsichere Vermutungen können hier ausgesprochen werden. Es dürfte sogar unmöglich sein, *alle* Männchen zu entdecken, die sich nur für kürzere Zeit im Gebiet niederlassen. Die Bedeutung dieser Fehlerquellen wird noch mehrmals zu erörtern sein.

Die Jungbruten mit ihren Eltern verlassen öfters schon einige Stunden nach dem Flüggewerden die Reviere und führen danach ein mehr oder weniger nomadisierendes Leben, oft in Gesellschaft von Meisen (v. HAARTMAN, 1946a). Schon Ende Juli sind die meisten Trauerfliegenschnäpper im Untersuchungsgebiet unberingte, von aussen her gekommene Individuen. Sie verhalten sich zu dieser Jahreszeit wenig auffällig. In ein paar Fällen habe ich an beringten Individuen feststellen können, dass ein Vogel nach der Nistzeit mehr oder weniger sesshaft sein kann. Das letzte Datum an dem ich einen Trauerfliegenschnäpper gesehen habe, ist der 14. IX. 1947.

3. Der Fang. Beobachtungstechnik.

Aus der Naturgeschichte des Trauerfliegenschnäppers geht hervor, wie wichtig es ist, dass wenigstens die Männchen so früh wie möglich beringt werden, weil sie wenig stationär sind.

Zu Anfang bediente ich mich nur der in Fig. 1 abgebildeten Falle. Bei einem Ruck an der Schnur wird der Pflock in dem Augenblick weggezogen, in dem der Vogel ins Nest hineinschlüpft. Der Deckel fällt dann hinab und schliesst den Eingang. Später im Sommer sind die Vögel oft beim Appli-



Figur 1. Links nicht-automatische, rechts automatische Falle. Näheres im Text.

zieren des Fanggerätes zuerst scheu, aber sie gewöhnen sich bald. Eine Falle von diesem Prinzip wurde auch von TRETTAU und MERKEL verwendet.

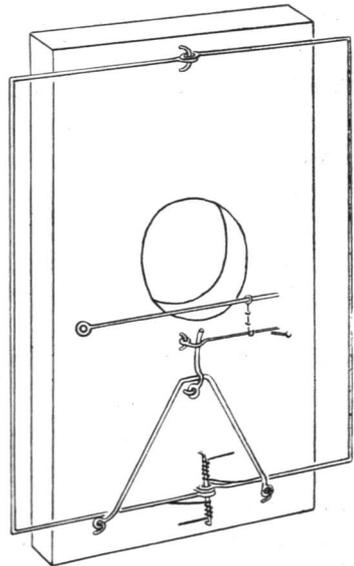
Schon i. J. 1942 ging ich aber teilweise zu automatischen Fallen über. Das Verwenden dieser Fallen gründet sich auf das Verhalten des Männchens sofort nach der Ankunft und noch während des beginnenden Nestbaus alle Höhlen im Nistrevier zu inspizieren. Wenn man zu dieser Zeit *einen neuen Nistkasten im Revier aufhängt, dauert es gewöhnlich nicht lange bevor der Vogel im Nestloch sitzt*. Dieses Verhalten wiederholt sich in jedem neuen Revier, das von einem Männchen behauptet wird.

Meine ersten automatischen Fallen (Fig. 1) erinnerten an eine Starenfalle von VILKS. Das Prinzip ist hier, dass der Vogel in den Nistkasten hineinhüpft, wobei er den doppelten Boden niederdrückt. Dieser Boden wieder zieht eine Scheibe vor den Eingang des Nistkastens. Die Falle hat jedoch den erheblichen Nachteil, dass Männchen, die nur im Nesteingang sitzen ohne hinein zu hüpfen, entkommen.

I. J. 1942 konstruierte Ingenieur P. GROTFELT auf meinen Antrag die in Fig. 2 abgebildete Falle. Sie wird vor der Öffnung eines Nistkastens aufgehängt. Am Eingang befindet sich ein Hebel. Setzt sich der Vogel, so wird dieser heruntergedrückt und gibt eine Anzahl Riegel frei, die das Zusammenklappen der zwei »Schlagkescher« hindern. Durch den Druck einer Spiralfeder geschieht das Zusammenklappen blitzschnell.

In ein paar Fällen — einige Promille aller Fänge — sind beim Gebrauch dieser Falle Unfälle eingetroffen. Dabei war entweder das Wetter sehr feucht, so dass der Mechanismus zu träge fungierte, oder der Vogel hat mit der Spitze des Flügels den auslösenden Hebel berührt, anstatt sich darauf zu setzen. Das Risiko kann wahrscheinlich ganz beseitigt werden, wenn man die zusammenschlagenden Kescher grösser macht als bei meinen Fallen.

FISCHER beschreibt eine Falle, dessen wichtigster Teil aus einem Stahldrahtkäfig besteht, der mittels einer Schnur über den Eingang des Nistkastens gezogen wird. In dieser Weise kann man freilich auch diejenigen Vögel fangen, die nur im Nesteingang sitzen, aber die Vorteile des automatischen Fanges hat man nicht. Ich habe selbst eine



Figur 2. Automatische Falle. Der Stoff, der zwischen den beiden Eisendrahtrahmen und dem Rande des Klotzes ausgespannt ist, ist im Bilde weggelassen. Näheres im Text.

derartige Konstruktion verwendet, aber meine Trauerfliegenschnäpper waren zu schnell, und entschlüpfen immer.

Ohne die automatische Falle hätte ich unmöglich meine Studien über den Trauerfliegenschnäpper in gewünschtem Masstab durchführen können. Bei biologischen Studien mit Zubihilfenahme der Beringungsmethode hat man oft riesige Mengen von Fanggeräten gebraucht. So verwendete Mrs ERICKSON nicht weniger als 110 bei ihrer Untersuchung über *Chamaea fasciata*. In Finnland herrschte aber während des Krieges Mangel an allem Material. Darum sind meine Nistkästen fast provisorisch gebaut und die sechs automatischen Fallen, die ich während der acht Untersuchungsjahre gebraucht habe, sind hauptsächlich aus dem Skelett eines kassierten Regenschirmes und einem zerlumpten Insektenkescher konstruiert.

Ich bereue eigentlich nur, dass ich nicht öfter die Weibchen beim Nestbau gefangen habe, sondern im allgemeinen bis zur Brütezeit wartete, während welcher sie wenigstens dann und wann so fest auf den Eiern drücken, dass man sie ohne Falle fangen kann. Die früher beringten Weibchen haben aber wichtige Beobachtungen über Umsiedlung und Verhalten nach Eierplünderungen ermöglicht.

Die Zahl der unberingten nistenden Vögel beträgt nur einen Bruchteil der Zahl der beringten. Dagegen habe ich nicht alle Männchen fangen können, die nur für kürzere Zeit ein Revier im Gebiet behauptet haben.

Versuche die Trauerfliegenschnäpper mit den von NORDBERG an einigen Seevögeln verwendeten Farben, Methylblau, Eosin, Kongorot u.a. zu markieren, sind gescheitert. Die Farbe ist nach einigen Tagen fast unsichtbar geworden. Effektiver war eine rote »Universal extra Stempelfarbe« für Leder und Glas. Auch Pikrinsäure hat sich bewährt.

Markierung mit verschiedenfarbigen Federn (vgl. HEYDWEILLER, BAUMGARTNER), die an die Rückenseite des Vogels geklebt werden, ist sehr effektiv, obwohl nicht lange haltbar.

Alle alten Vögel wurden mit einem Aluminiumring und gefärbten Ringen markiert. Meine ersten Farbringe (1941—1942) bestanden aus bemaltem Aluminium. Sie hatten zwei ernstliche Nachteile. Erstens blätterte die Farbe leicht ab. Zweitens führte Beringung mit zwei Aluminiumringen übereinander zu einer Katastrophe: das Aluminium verhielt sich als wäre es wachsw weich, und so wurden die Ringe allmählich bei der Friktion gegeneinander abgeplattet und an der Kontaktfläche entstand eine Kante, die sich in das Bein des Vogels hineinschnitt. Wenigstens ein Vogel wurde in dieser Weise beschädigt. Ich war deshalb im Jahre nach der Beringung gezwungen, alle mit zwei Ringen übereinander beringten Vögel einzufangen, um den einen Ring zu entfernen. HORNBERGER warnt gegen Doppelberingung von Störchen, ich wusste es aber damals nicht, und übrigens ist ja der

Grösserunterschied zwischen einem Storch- und einem Kleinvogelring sehr beträchtlich.

In den Sommern 1943 und 1944 habe ich deutsche, in den Sommern 1946—1948 amerikanische Zelluloidringe gebraucht. Im Sommer 1945 verwendete ich eigene, etwas primitivere Farbringe aus Zelluloid, die leider bisweilen abfielen. Das taten die amerikanischen und deutschen nicht. Ich habe sie bei der Beringung mit einem Tröpfchen azetonhaltigen Leimes geschlossen. MICHENER empfiehlt konsequentes Verwenden von zwei Ringen auf jedem Fuss, damit man sofort bemerkt, ob ein Ring abgefallen ist. Das ist wohl unnötig, wenn man so verfährt wie ich.

Mehr als zwei Ringe haben auf dem Tarsus des Trauerfliegenschnäppers nicht Platz. Halbe Ringe sind schwer zu sehen. Das Verwenden von bisweilen einem, bisweilen zwei oder drei Farbringen macht die Zahl der Ringkombinationen grösser, die in der Natur leicht zu beobachten sind. Beim Trauerfliegenschnäpper ist es leider ungemein schwer die Ringe zu sehen. Die Vögel sitzen nur beim Alarm oder wenn sie sich soeben gesetzt haben auf geraden Beinen. Ein singendes Männchen sitzt oft hoch auf einem so dicken Ast, dass er die Beine verbirgt, und sehr oft verschwinden diese unter den dichten Federn der Brust. Das Spriessen der Blätter nach Mitte Mai erschwert die Beobachtungen.

Schwarze und weisse Ringe haben sich schlecht bewährt. Weiss, weil die Farbe an schmutziges Aluminium erinnert. Die grüne Farbe eines deutschen Ringes, der auf einem noch lebenden Vogel sitzt, ist ganz ausgebleichen. Grün, wie auch Gelb und vor allem Rot sind sehr leicht, Blau ein wenig schlechter erkennbar. Der Aluminiumring fällt einem oft zuerst in die Augen.

MANGELS empfiehlt folgende Methode alle möglichen Ringkombinationen auszunutzen. Man setzt z.B. Gelb = 1, Rot = 2, Grün = 3 u.s.w. Danach kombiniert man, wenn man z.B. drei Farbringe verwenden will: 111, 112, 113 . . . 443, 444 und hat dann ein vollständiges Verzeichnis aller Möglichkeiten. Beim Trauerfliegenschnäpper, der für Beobachtung der Ringe ungünstig ist, sind aber die meisten Kombinationen zu undeutlich. Man sollte z.B. nie einen Vogel mit einem Aluminiumring auf dem einen, einem weissen auf dem anderen Fuss und einen zweiten Vogel desselben Geschlechtes in entgegengesetzter Weise beringen.

Mit Ausnahme des Sommers 1943 habe ich gewöhnlich die Vögel am Nistplatz beringt oder sie jedenfalls zum Nistplatz zurück geführt. Die Beringung kann bequem durchgeführt werden, indem man mit dem Vogel innerhalb eines Netzkäfigs arbeitet. Wenn der Vogel einem aus den Händen gleitet, kann er nicht fliehen.

Die Jungen wurden nur mit Aluminiumringen beringt, und zwar jedes zweite Jahr (1941, 1943 . . .) auf dem linken, jedes zweite Jahr (1942, 1944 . . .) auf dem rechten Fuss. In Finnland sind seit dem Sommer 1939 keine anderen

Trauerfliegenschnäpper als die meinen beringt worden, so dass beringte Individuen, auch wenn der Ring nicht abgelesen wurde, getrost als aus Lemsjöholm stammend betrachtet werden konnten.

Während meiner Untersuchungen habe ich mich für kürzere Zeit oder fortlaufend mehreren Spezialstudien gewidmet. Ich nenne folgende:

Inventierung der Instinkthandlungen.

Studium einiger angeborener auslösender Schemata mittels Attrappen.

Studium des Tagesrhythmus, besonders des Gesanges.

Registrierung der Nestbesuche mit dem Terragraphen.

Beobachtung des Verhaltens innerhalb des Nestes unter Zuhilfenahme eines Beobachtungshäuschens, das nahe an dem Nistkasten aufgestellt wird und von wo man mit einem einfachen Periskop Einsicht in den Nistkasten hat.

Studium der »Reviere«.

Photographieren des Trauerfliegenschnäppers in verschiedenen Situationen.

Nahrungsanalyse, die nach folgendem Prinzip durchgeführt wurde: die fütternden Eltern wurden in einem leeren Nistkasten gefangen, der an den Platz des richtigen Kastens gehängt wurde. Die Menge der mitgenommenen Nahrung erlaubt eine Berechnung des täglichen Nahrungsverbrauches der Jungen.

Orientierung der Eltern zum Nest in einem Nistkasten mit mehreren Öffnungen, von denen nur eine den Zutritt zum Nest ermöglicht (vgl. v. HAARTMAN, 1944 und 1947a).

Die tägliche Rutinarbeit, die die meiste Zeit erforderte, war die regelmässige Untersuchung der Nistkästen. Am liebsten besuchte ich einen jeden mindestens einmal pro Tag. Ein Blick auf Karte 4 zeigt, dass ich hierbei einen recht erheblichen Weg zurücklegen musste.

Während dieser Wanderungen führe ich eine Tabelle mit, in der sich für jeden Nistkasten eine waagerechte und für jeden Tag eine senkrechte Spalte findet. Damit die Tabellen nicht zu gross werden, umfassen sie jedesmal nur fünf Tage. Fügt man alle diese Tabellen an einander, erhält man eine mehrere Meter lange Tabelle, aus der für jeden Nistkasten für jeden Tag abgelesen werden kann, welche Vögel anwesend gewesen sind und was im übrigen vor sich gegangen ist.

Es wäre natürlich erwünscht, statt der verschiedenen Nistkästen die verschiedenen Individuen in die waagerechten Spalten einzutragen. Wie früher hervorgehoben, lösen jedoch an jedem Nistkasten in der Regel im Verlauf der Fortpflanzungssaison mehrere Männchen einander ab, und es ist nicht immer möglich sofort zu bemerken, wann das eine das andere ersetzt.

Meine Primärtabellen machen eine ganz unhandliche Menge Papier aus. Ich habe darum ein Kartensystem zusammengestellt, in dem jeder Vogel seine Karte hat, mit kurzen Notizen über Ankunft, Lage der Reviere, Balz, Paarung, Eierlegen, Eierzahl, Brüten, Nestjungenzeit, Zahl der ausgeschlüpften und flüggen Jungen u.a. wichtigeren Daten. Die Primärtabellen enthalten ausserdem die Tageszeit jedes Besuches, Notizen über alle Ringablesungen, alle Beobachtungen über das gegenseitige Verhalten der Geschlechter, das Verhalten gegenüber anderen Arten u.s.w.

Verhaltensbeschreibungen sowie Beschreibungen besonderer Experimente sind in speziellen Notizbüchern eingeführt. In diesen werden auch die Ringnummer und -kombinationen aller Vögel verzeichnet.

Obwohl mein Interesse für den Trauerfliegenschnäpper alten Datums ist, fängt die Untersuchung doch eigentlich mit dem Jahre 1941 an, da ich die ersten Beringungen mit farbigen Ringen ausführte. Seitdem habe ich mit Ausnahme des Sommers 1942 jährlich fast während der ganzen Fortpflanzungssaison der Art auf Lemsjöholm verweilt. Im Sommer 1942 hatte ich nur eine Woche für Beobachtungen. Mein Freund, Ingenieur P a u l G r o t e n f e l t setzte aber die Untersuchungen bis Ende Juli da die letzten Jungen das Nest verliessen, fort. Selbst konnte ich in diesem Sommer etwa 50 Stunden Feldarbeit in Brunnsparken in Helsingfors ausführen.

Die Zahl der Arbeitsstunden im Felde geht aus Tabelle 2 hervor.

Tabelle 2. Zeit der Feldarbeit über den Trauerfliegenschnäpper.

1941	200 Stunden	Von der Ankunft der Vögel bis zum 19. VI., vom 24. VI. bis zum Ende des Sommers.
1942	200 »	(27. V.—4. VI.) Vgl. den Text.
1943	545 »	27. IV. (und früher)—30. IV., 5. V.—10. VII.
1944	500 »	15. V. — Ende des Sommers.
1945	490 »	11. V.—5. VII. und später.
1946	560 »	7. V.—11. V., 14. V.—6. VII.
1947	530 »	9. V.—12. V., 14. V.—8. VII.
1948	500 »	30. IV.—1. V., 9. V.—21. V., 25. V.—1. VI., 5. VI.—13. VII.
<hr/> Σ etwa 3500 Stunden		

Die Arbeitszeiten später im Juli und August sind nicht erwähnt, da die letzten Jungen dann in den meisten Fällen schon ausgeflogen sind. — Die Zahl der Arbeitsstunden in den Jahren 1942, 1944 und 1948 sind berechnet.

Mindestens von der Ankunft der Vögel bis zum Anfang des Brütens habe ich alle meine Kräfte mobilisiert um die Untersuchung durchführen zu können. Um die Naturgeschichte einer Art klarzulegen sind meiner Meinung nach vor allem drei Dinge nötig: Feldstecher, Farbringe und Fleiss.

Kap. II. Die Ortstreue der finnischen Trauerfliegenschnäpper.

1. Rückkehr ins Untersuchungsgebiet.

Die Wiederfunde der beringten Vögel sind in den Anhangstabellen dargestellt. In den Jahren 1941—1948 habe ich im Untersuchungsgebiet insgesamt 207 alte Männchen, 197 alte Weibchen und 930 Nestjunge beringt.

Bei der Beurteilung der Ortstreue sind natürlich die Beringungen des letztverflossenen Sommers (1948) wertlos, da die Rückkehr oder Nicht-rückkehr der Vögel erst im nächsten Jahre (1949) zu kontrollieren ist. Von

den in den Sommern 1941—1947 beringten Vögeln sind folgende in späteren Jahren zurückgekehrt, einige mehrfach, andere nur in einer Nistsaison:

189	beringte alte Männchen:	70	=	37,1 ± 3,5 %	kehrten zurück
177	» » Weibchen:	19	=	10,7 ± 1,9 %	» »
851	» Junge:	9	=	1,1 ± 0,4 %	» »

Die Differenz zwischen den Männchen und den Weibchen sowie zwischen den Alten und den Jungen ist augenfällig. Die Anhangstabellen zeigen, dass diese Differenz jedes Jahr bestanden hat. Das Rückkehrprozent der alten Männchen hat zwischen 29,2 % (Jahresklasse 1945) und 55,5 (Jahresklasse 1941) gewechselt. Das beste Rückkehrprozent der Weibchen war 16,9 % (Jahresklassen 1946 und 1947), während von den wenigen im ersten Sommer beringten Weibchen kein einziges zurückgekehrt ist. Das beste Ergebnis bei den Jungen war 2,5 % (Jahresklasse 1945) während mehrere Jahresklassen gar keine Rückkehrer gaben.

Die weitaus grösste Zahl der alten Trauerfliegenschnäppermännchen, die den Winter überleben, kehrt offenbar zum Untersuchungsgebiet zurück. Diese Behauptung gründet sich auf fünf Tatsachen: 1) Das Rückkehrprozent der alten Männchen ist hoch. 2) Ich habe trotz aller Mühe nur selten zur Nistzeit buntberingte Männchen ausserhalb des Untersuchungsgebietes gefunden, und zwar nur in dessen unmittelbarer Nähe. 3) Es kommt nur relativ selten vor, dass ein Männchen, das in einem Jahr verschwunden ist, später im Gebiet auftaucht. 4) Die Federtracht derjenigen Männchen, die zum ersten Mal im Gebiet festgestellt werden, zeigt, dass sie öfter einjährig als alt sind. Umgekehrt gelangt man zu der Schlussfolgerung, dass Auswanderung aus dem Gebiet öfter bei den jungen als bei den alten Männchen vorkommt. 5) Die Abstände zwischen den Nistplätzen eines Männchens in verschiedenen Jahren betragen im Mittel kaum 400 m. Nur in extremen Fällen übersteigen sie einen km.

Die Momente 2), 4) und 5) werden später erörtert. Zu Moment 1) und 3) möchte ich folgende Bemerkungen machen.

Das Rückkehrprozent der alten Männchen stimmt vorzüglich mit dem Rückkehrprozent anderer alt beringter insektenfressender Kleinvögel überein, das z.B. beim Rotkehlchenmännchen 36,4 % (LACK), beim Rotschwanz 37,9 % (RUITER) und beim amerikanischen Zaunkönig (*Troglodytes aedon*) 34,5 % (KENDEIGH & BALDWIN) beträgt. Dagegen kehren von den alten Singammern in guten Jahren sogar über 50 % zurück (NICE).

Wie wichtig auch diese Übereinstimmung erscheinen mag, so beweist sie doch die Regelmässigkeit der Ortstreue der alten Trauerfliegenschnäppermännchen nicht mit völliger Sicherheit. Denn auch bei den genannten, zum

Vergleich herangezogenen Arten ist es ja ein Problem, inwiefern alle alten Männchen oder nur ein Teil von ihnen ortstreu sind.

Beweiskräftiger ist ein Vergleich des Rückkehrprozentes mit einer Statistik der Sterblichkeit in verschiedenem Alter. Eine solche Statistik liegt aus Deutschland vor (DROST & SCHILLING). Nach ihr *erreichen nur 36,7 % der Vögel des zweiten Lebensjahres das dritte, was mit den 37,1 % Rückkehr meiner alten Männchen sehr schön übereinstimmt.*

Es kam nur siebenmal vor, dass ein Männchen in einem Jahr anwesend, im folgenden abwesend und später wieder anwesend war. Dagegen wurde unter den wenigstens drei Jahre alten Männchen 52 Mal festgestellt, dass ein Vogel zwei Jahre nacheinander anwesend war. Die zweijährigen Individuen können in diesem Zusammenhange nicht berücksichtigt werden, weil bei ihnen keine Möglichkeit besteht Anwesenheit — Abwesenheit — Rückkehr festzustellen.

Die Geschichte derjenigen Männchen, die in einigen Jahren im Gebiet anwesend, in anderen abwesend gewesen sind, dürfte einiges von Interesse bieten.

♂ 50754 wurde i. J. 1943 nur während der Zeit 5.—12. V. beobachtet. Vielleicht nistete es schon in diesem Jahre ausserhalb des Gebietes. In den Jahren 1944 und 1945 war es abwesend, nistete aber in den Sommern 1946—1948 im Gebiet.

♂ 50763 wurde im Frühling 1943 auf einer Landzunge Lemsjöholms singend beobachtet. Ich stellte sogar ein Weibchen im Revier fest, obwohl der Nestbau noch nicht begonnen hatte. Das Männchen verschwand jedoch plötzlich und wurde sofort von einem zweiten als Besitzer des Revieres abgelöst. Zufälligerweise entdeckte ich es nun auf einem Inselchen ausserhalb des Revieres, etwa 2,9 km von dem früheren Platz. Wahrscheinlich nistete es später dort. Dieser Vogel hat niemals auf Lemsjöholm genistet, sang jedoch am 10. V. 1946 zufällig in einem Walde etwa mitten im Gebiet und wurde in einer Falle gefangen.

♂ 50776 nistete im Sommer 1943 nahe am Ostufer Lemsjöholms. Das Nest wurde zerstört, und die Vögel verschwanden. Im Sommer 1946 fand ich es nistend auf dem Inselchen nahe am Ostufer, wo gewöhnlich ein Nistkasten hängt (vgl. Karte 4). Der Abstand zum früheren Nistplatz beträgt nur etwa $\frac{1}{3}$ km. Im folgenden Sommer war der Vogel abermals verschwunden, im letzten Sommer (1948) nistete er wieder auf Lemsjöholm, und zwar unweit des Westufers, 1,6 km vom Nistplatz des Sommers 1946 entfernt.

(♂ 55818 war im Sommer 1945 ungepaart, nistete im folgenden Sommer 0,8 km vom vorjährigen Revier entfernt und war im Sommer 1947 verschwunden. Im Sommer 1948 sang es zufällig am 15. V. im Gebiet. Leider konnte ich die Ringkombination nicht ganz eindeutig ablesen. Später war es verschwunden.)

♂ 55841 sang zufällig am 27. V. 1945 im Gebiet, verschwand aber dann, war im Sommer 1946 abwesend aber nistete im Sommer 1947 polygam $\frac{2}{3}$ km von dem ersten Beobachtungsort.

♂ 55907 hatte im Sommer 1946 zwei Vorreviere, erhielt aber in der elften Stunde der Nistsaison ein Weibchen und nistete erfolgreich. Im Sommer 1947 war es verschwunden, nistete aber im Sommer 1948 0,9 km vom ersten Nistplatz entfernt, besuchte sogar einmal einen nur 200 m von demselben entfernten Nistkasten.

Folgende zwei Männchen wurden im Jahre nach der Beringung ausserhalb des Untersuchungsgebietes angetroffen:

♂ 53389. Wurde am 15. und 16. V. 1947 im Gebiet beobachtet, verschwand aber danach. Im Sommer 1948 wurde der Vogel etwa 1 km ausserhalb der Grenze des Gebietes festgestellt (das Nisten wurde nicht untersucht).

♂ 53392 wurde 11.—15. V. 1947 im Gebiet beobachtet, verschwand danach. Im Sommer 1948 kaum 1 km ausserhalb des Gebietes festgestellt (Nisten nicht untersucht).

Nicht-Rückkehr ins Gebiet kann nach diesen Beispielen daher kommen, dass ein Männchen schon im ersten Sommer das Gebiet verlässt, um eventuell ausserhalb desselben zu nisten (schönstes Beispiel: ♂ 50763). In anderen Fällen scheint es sich um Individuen zu handeln, die verhältnismässig weite Strecken umsiedeln (♂ 50776), oder die nahe an den Grenzen des Gebietes nisten (♂ 50776 im Sommer 1943). Es wäre also nicht richtig, immer einen Vogel als weniger ortstreu zu interpretieren, wenn er nicht zum Untersuchungsgebiet zurückgekehrt ist.

Man muss sich vergegenwärtigen, dass Ortstreu ein sehr relativer Begriff ist. Ein Vogel, der zum vorjährigen Nistkasten zurückkehrt, ist ja absolut ortstreu, aber das ist sogar bei den alten Trauerfliegenschnäppermännchen nicht die Regel. Die Männchen behaupten in einer Nistsaison oft mehrere Reviere, so dass einige von ihnen zu einem Platz zurückkehren, wo sie früher gewesen sind, obwohl sie dort nicht genistet haben. Auch diese Vögel sind gewissermassen absolut ortstreu.

Tabelle 3. Jährliche Abstände von Nistplatz zu Nistplatz in km bei einigen altberingten Trauerfliegenschnäppermännchen.

	Umsiedlung vom ersten bis zweiten Jahr	vom zwei- ten bis dritten	vom dritten bis vierten	vom vierten bis fünften	vom fünften bis sechsten
♂ 40511	0,5	0	0		
♂ 40515	0,4	0,8	0,3	0,5	1,2
♂ 50754				0,3	0,2
♂ 50768	0,3	0,3			
♂ 50774	0,1	0,7			
♂ 50782	0,2	0,3	0,2	0,2	
♂ 50786	0	0,1			
♂ 54399	1,0	1,0			
♂ 55877		0,4	0,4		
♂ 55881	0	0,1			
♂ 55890	0,8	1,1			
♂ 55909	0,1	0,2			

Wenn man die jährlichen Umsiedlungen der Männchen berücksichtigt (Tab. 3) findet man, dass einige wie ♂ 40511 besonders zäh an dem vorjähri-

gen Nistplatz festgehalten haben, während andere wie ♂ 40515 weiter auswandern. Zum Teil hängen die Umsiedlungsdistanzen allerdings sicher von der Dichte der Nistkästen in demjenigen Teil des Untersuchungsgebietes ab, in dem der vorjährige Nistplatz des Vogels gelegen ist.

Die Anhangskarten (5—15) stellen die Nistplätze sowie alle Neben- und Vorreviere einiger Männchen als Beispiele dar.

Je weiter die einzelnen Reviere der Vögel in ein und demselben Sommer von einander entfernt liegen, umso weitläufiger scheinen die Vögel umzusiedeln. Der Korrelationskoeffizient nach BRAVAIS ist gleich $0,32 \pm 0,15$; das Primärmaterial kann nicht vorgelegt werden.

Das Rückkehrprozent der alten Weibchen ist wie wir sahen 10,7 %, d.h. *fast nur ein Viertel desjenigen der Männchen*. Wenn ich hier von Rückkehrprozenten spreche, gehe ich von der Zahl der beringten Individuen aus. Einige addieren dazu noch die Wiederfunde. Die amerikanischen Autoren sprechen oft von individuellen und totalen Rückkehrprozenten. Wenn n beringte Vögel im Jahre nach der Beringung n_1 Wiederfunde ergeben, diese n_1 Individuen wieder im zweiten Jahre n_2 , und diese n_2 Individuen im dritten n_3 Wiederfunde u.s.w., ist das individuelle Rückkehrprozent gleich $100 \cdot \frac{n_1}{n}$, das

totale $100 \cdot \frac{n_1 + n_2 + n_3 + \dots + n_x}{n + n_1 + n_2 + n_3 + \dots + n_{x-1}}$. Ganz Kopflos ist die Berech-

nung des, wie ich es nennen möchte, übertriebenen totalen Rückkehrprozent es $100 \cdot \frac{n_1 + n_2 + n_3 + \dots + n_x}{n}$. Auch das totale Rückkehrprozent

ist nicht immer verwendbar, da man nicht a priori erwarten darf, dass das Wiederfundprozent der jüngeren Vögel mit dem der älteren übereinstimmt.

Man muss die Möglichkeiten berücksichtigen, 1) dass die Sterblichkeit der Vögel mit zunehmendem Alter entweder vermindert oder vergrößert wird, 2) dass die Gebundenheit der Vögel an den Heimatort immer stärker wird je älter sie werden, 3) dass die Population bei der Beringung aus einem mixtum compositum von ortstreuen und nicht-ortstreuen Individuen besteht, wobei das Rückkehrprozent im Jahre nach der Beringung mehr oder weniger niedrig ist. Diejenigen Vögel, die dann zurückkehren, sind aber *ihrer Konstitution nach ortstreu, und werden in den folgenden Jahren ein hohes Rückkehrprozent liefern*.

Die letztgenannte Möglichkeit trifft offensichtlich bei den alten Trauerfliegenschnäpperweibchen zu (Vgl. Tab. 4).

Bei den alten Männchen steigt das Rückkehrprozent mit zunehmendem Alter allmählich. Bei den alten Weibchen wieder gibt es einen auffälligen, *schroffen Anstieg des Rückkehrprozent es bei denjenigen Vögeln, die schon*

Tabelle 4. Rückkehrprozente der Trauerfliegenschnäpper verschiedenen Alters auf Lemsjöholm. Alter der Vögel bei der Beringung = x Jahre.

N.B. Da von den im Jahre nach der Beringung festgestellten 70 Männchen 11 aus dem letzten Sommer (1948) stammen, beträgt die Zahl der x + 1 Jahr alten Vögel, die Wiederfunde haben liefern können, nicht 70 sondern 59. — Der Einfachheit halber wurden alle Vögel, die ein oder mehrere Jahre aus dem Gebiet verschwunden, später aber anwesend waren, als die ganze Zeit anwesend berechnet.

Beringte alte Männchen	189
Rückkehr nach 1 Jahr	70 = 37,1 %
von diesen	59 weiter untersucht
Rückkehr nach 2 Jahren	26 = 44,7 %
von diesen	21 weiter untersucht
Rückkehr nach 3 Jahren	10 = 47,6 %
von diesen	8 weiter untersucht
Rückkehr nach 4 Jahren	4 = 50 %
von diesen	4 weiter untersucht
Rückkehr nach 5 Jahren	3 = 75 %
von diesen	1 weiter untersucht
Rückkehr nach 6 Jahren	0
Beringte alte Weibchen	177
Rückkehr nach 1 Jahr	19 = 10,7 %
von diesen	13 weiter untersucht
Rückkehr nach 2 Jahren	7 = 53,8 %
von diesen	5 weiter untersucht
Rückkehr nach 3 Jahren	3 = 60 %
von diesen	2 weiter untersucht
Rückkehr nach 4 Jahren	0 = (0 %)
Beringte Junge	851
Rückkehr nach 1 Jahr	9 = 1,1 %
von diesen	9 weiter untersucht
Rückkehr nach 2 Jahren	4 = 44,4 %
von diesen	3 weiter untersucht
Rückkehr nach 3 Jahren	1 = 33,3 %
nicht weiter untersucht	

einmal zum Gebiet zurückgekehrt sind. Das Rückkehrprozent dieser Weibchen stimmt ziemlich genau mit dem Rückkehrprozent der alten Männchen überein.

Zur Erklärung dieser Tatsache ist die Annahme, dass die Ortstreue mit den Jahren immer stärker würde, nicht befriedigend. Auch bei den alten Männchen, bei denen doch der Anstieg des Rückkehrprozentes allmählich ist, scheint es möglich, dass nicht zunehmende Ortstreue sondern abnehmende Sterblichkeit der wichtigste Grund des Anstieges wäre.

Die Abstände zwischen den Nistplätzen eines und des darauffolgenden

Jahres werden weder bei den alt-beringten Weibchen noch bei den Männchen mit zunehmendem Alter kleiner (Tab. 5).

Tabelle 5. Mittlere jährliche Umsiedlungsdistanz alt-beringter Trauerfliegenschnäpper. Die Zahl der Fälle innerhalb der Klammern.

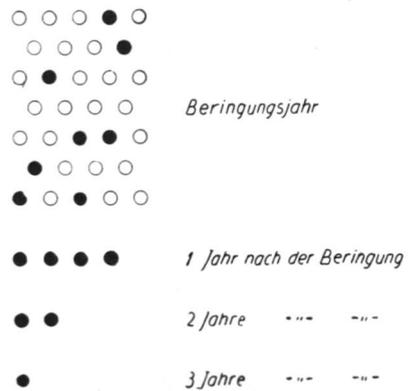
	Vom ersten bis zweiten Jahr	Vom zweiten bis dritten Jahr	Später
Männchen	0,38 km (39)	0,38 km (15)	0,35 km (11)
Weibchen	0,6 km (17)	0,7 km (5)	0,3 km (3)

Es sei noch die Möglichkeit berücksichtigt, dass die Weibchen erst von ihrem zweiten Lebensjahr an ortstreu würden. In dieser Weise interpretiert mrs THOMAS ihre Beringungsergebnisse bei den Männchen von *Icterus spurius*.

Wenn Männchen und Weibchen des Trauerfliegenschnäppers ungefähr gleich gut den Winter überleben, so besteht die Population jeden Sommer aus etwa 60 % Einjährigen und 40 % Alten. Beringt man aufs Geratewohl 100 Weibchen, müssen also etwa 40 von ihnen wenigstens zwei Jahre alt sein. Wenn nun diese gleich ortstreu wären wie die Männchen, so müssten 40—50 % von ihnen zurückkehren, d.h. 16—20 Individuen. Nun kehren aber nur 10,7 % der beringten Weibchen zurück, also 10—11 Individuen auf 100. Damit scheint die a priori wenig ansprechende Annahme des Ortstreuwerdens im zweiten Lebensjahr in Bezug auf unsere Art widerlegt.

Es bleibt also nur die Erklärung übrig, dass es unter der grossen Menge der alt-beringten weiblichen Trauerfliegenschnäpper viele nicht-ortstreu und wenige ortstreu gibt, die Jahr für Jahr im Untersuchungsgebiet nisten ¹. (Vgl. Fig. 3.) Betrachtet man die Geschichte der einzelnen Weibchen (vgl Tab. 6) wird dies noch evidenter.

Figur 3. Schema zur Erklärung der Wiederfundprocente der Trauerfliegenschnäpperweibchen. ● = ortstreu, ○ = »nomadisierende« Weibchen. Im Beringungsjahr besteht die Population aus beiden Typen. Von den ortstremen kehren im folgenden Jahre sämtliche Überlebenden, von den nomadisierenden keine zurück. Daher ist das Wiederfundprocent im Jahre nach der Beringung niedrig. Diejenigen Weibchen, die schon ein- oder mehrmals zurückgekehrt sind, sind ortstreu. Daher kehren von ihnen sämtliche Überlebenden zurück, und das Wiederfundprocent ist hoch.



¹ Nachdem das Manuskript schon vollendet war, hat ENEMAR versucht die Ortstreu bzw. Nicht-ortstreu der Trauerfliegenschnäpperweibchen in einer sehr eigenartigen Weise zu erklären. Es ist nicht möglich seine verwickelte Hypothese hier wiederzugeben; sie dürfte nicht richtig sein (v. HAARTMAN, 1949). — Die Beringungsergebnisse ENEMARS, die aus Närke in Schweden stammen, stimmen schön mit meinen eigenen überein.

Tabelle 6. Rückkehr der 1941—1946 alt-beringten Weibchen. + = im Gebiet festgestellt, — = nicht festgestellt.

Ringnr.	Beringungs- jahr	Jahre nach der Beringung					
		1	2	3	4	5	6
♀ 40555	1942	+	+	+	—	—	—
♀ 50797	1943	+	+	—	—	—	
♀ 54391	1944	+	—	—	—		
♀ 54401	1944	+	+	—	—		
♀ 54458	1944	+	+	+	—		
♀ 55826	1945	+	—	—			
♀ 55844	1945	—	+	+			
♀ 55876	1945	+	—	—			
♀ 55914	1946	+	—				
♀ 55922	1946	+	—				
♀ 55937	1946	+	—				
♀ 55941	1946	+	+				
♀ 55942	1946	—	+				
128 andere Weibchen 1941—1946		—					

Das Ausbleiben in einem Jahr und die Rückkehr in einem späteren scheint bei den ortstreuen weiblichen Trauerfliegenschnäppern ebenso selten zu sein wie bei den männlichen. Nur zwei Fälle dieser Art sind festgestellt worden.

Es scheint bei den Vögeln fast die Regel zu sein, dass das Rückkehrprozent bei den Weibchen ein wenig niedriger liegt als bei den Männchen. Auch die jährlichen Umsiedlungsdistanzen scheinen bei den Weibchen in der Regel etwas grösser zu sein. Nur bei dem amerikanischen Waldsänger *Protonotaria citrea* scheint aber die Diskrepanz in der Ortstreue der Geschlechter dasselbe Mass zu erreichen wie bei den nordeuropäischen Trauerfliegenschnäppern (Tab. 7).

Tabelle 7. Rückkehr von *Protonotaria citrea* nach WALKINSHAW.

Michigan	9 alt-beringte	♂♂: 6 = 66,7 ± 15,7 %	kehrten zurück
	31	♀♀: 7 = 22,6 ± 7,5 %	» »
Tennessee	7	♂♂: 3 = 42,9 ± 18,7 %	» »
	23	♀♀: 2 = 8,7 ± 5,9 %	» »

Das niedrige Rückkehrprozent der Weibchen dieser Art ist ganz wie beim Trauerfliegenschnäpper darauf zurückzuführen dass *die meisten Weibchen nicht-ortstreu sind, während einige Jahr für Jahr zurückkehren.* WALKINSHAW erörtert selbst fast garnicht seine Beringungsergebnisse und hebt den Unterschied zwischen den Männchen und Weibchen nicht hervor. Seine Ziffern sprechen jedoch eine deutliche Sprache:

Beringte <i>Protonotaria</i> -weibchen	31
Rückkehr nach 1 Jahr.....	7 ¹ = 22,6 %
von diesen 5 weiter untersucht	
Rückkehr nach 2 Jahren.....	3 = 60 %
von diesen 1 weiter untersucht	
Rückkehr nach 3 Jahren.....	1 = (100 %)

Man vergleiche diese Aufstellung mit Tabelle 4, in der die Rückkehr der weiblichen Trauerfliegenschnäpper nach 1, 2 u.s.w. Jahren dargestellt worden ist. Die Übereinstimmung ist evident.

Das niedrige Rückkehrprozent der jungen Trauerfliegenschnäpper kann natürlich nur zu einem geringen Teil einer hohen Sterblichkeit zugeschrieben werden. Offenbar *wandern die meisten Jungen aus dem Gebiet aus*. Die »Motivation« der Ortstreue dürfte bei ihnen schon deshalb schwächer als bei den Alten sein, weil die flüggen Bruten fast sofort den Geburtsplatz und oft bald das ganze Untersuchungsgebiet verlassen.

Diejenigen Jungvögel, die zum Geburtsort zurückgekehrt sind, bleiben in der Regel ortstreu. Dies ist aus dem hohen Rückkehrprozent der zweijährigen Vögel (Tab. 4) sowie aus der Geschichte der einzelnen Individuen (vgl. die Anhangstabellen) ersichtlich.

Die Trauerfliegenschnäpper meines Untersuchungsgebietes verhalten sich also gegenüber dem Heimatort verschieden, und zwar lassen sich folgende Kategorien aufstellen:

Männchen.

- 1) Wenige, die Jahr für Jahr zum Geburtsort zurückkehren.
- 2) Viele, die den Geburtsort verlassen, Jahr für Jahr jedoch zu dem in der ersten Nistsaison gewählten Aufenthaltsort zurückkehren.

Weibchen.

- 1) Wenige, die Jahr für Jahr zum Geburtsort zurückkehren.
- 2) Etwas zahlreichere, die den Geburtsort verlassen, Jahr für Jahr jedoch zu dem in der ersten Nistsaison gewählten Ort zurückkehren.
- 3) Zahlreiche, die den Geburtsort verlassen, und sich danach das eine Jahr an einem, das andere an einem anderen Ort aufhalten (»nomadisierende« Weibchen).

Von diesen Typen wird im Folgenden noch mehrfach gesprochen.

Wie man sieht, entsprechen die Weibchen und Männchen der Typen 1) und 2) einander. Die Weibchen des Typus 3) finden dagegen bei den Männchen wahrscheinlich nichts Entsprechendes.

¹ Ein Weibchen, das im Jahre nach der Beringung verschwunden war, in den zwei darauffolgenden Jahren jedoch im Gebiet angetroffen wurde, wird der Einfachheit halber als die ganze Zeit anwesend bezeichnet.

Es lässt sich vorläufig nicht feststellen, ob die Weibchen des Typus 1) und 2) sich voneinander unterscheiden. Nehmen wir an, dass alle konstitutionell ortstreuen Weibchen sich in der Umgebung des Geburtsortes verteilen. Dann würden einige zufällig näher, andere weiter davon entfernt nisten. Die Ersteren würden im Untersuchungsgebiet angetroffen und als dem Typus 1) zugehörig interpretiert. Die Letzteren würden auswandern oder umgekehrt: wenn sie ausserhalb des Untersuchungsgebietes nisteten, wanderten sie vielleicht dorthin ein. Sie würden nun ihr Leben lang hier ortstreu nisten. Da sie aber nicht hier geboren sind, würden sie zum Typus 2) gerechnet.

Das gesagte gilt mutatis mutandis auch für die Männchen vom Typus 1) und 2).

Im obigen Schema wird nur ganz allgemein von »wenigen« oder »vielen« Individuen der einzelnen Typen gesprochen. Eine genauere Berechnung ist jedoch möglich.

Es ist dafür notwendig das Prozent der bis zum nächsten Jahr überlebenden alten und jungen Vögel zu kennen. Aus der Statistik von DROST & SCHILLING erhält man ohne weiteres diese Werte (vgl. v. HAARTMAN, 1948 b). Oder aber kann man annehmen, dass fast alle alten Männchen, die den Winter überleben, ortstreu sind. Dann ist die Überlebensrate etwa 40 % (S. 22). Nun ist die mittlere jährliche Jungenproduktion eines Paares in einem Sommer bekannt. Wenn die Population sich in ungefährem Gleichgewicht befindet, muss jeder tote Altvogel von einem überlebenden Jungvogel ersetzt werden.

Die genaueren Einzelheiten der Berechnung gehören zu der Populationsdynamik (vgl. auch v. HAARTMAN, 1948 b). Die Ergebnisse beider Methoden erwiesen sich aber als so übereinstimmend, dass ich mit ziemlicher Sicherheit behaupten kann, das Prozent überlebender Altvögel betrage ungefähr 40 %, das der Jungvögel nur ungefähr 23 %. Der Einfachheit halber nehmen wir an, dass von den berिंगten Nestjungen die Hälfte männlich, die Hälfte weiblich gewesen ist. Dann erhalten wir folgende Übersicht (Tabelle 8).

Tabelle 8. Überlebensrate und Ortstreue beim Trauerfliegenschnäpper.

Zahl der berिंगten Vögel	Ortstreue	Den Winter überlebend	Prozent der Ortstreuen von den Überlebenden
425 junge ♂♂	7 = 1,6 %	23 %	7 %
425 junge ♀♀	2 = 0,5 %	23 %	2 %
189 alte ♂♂	70 = 37,1 %	40 %	fast 100 %
177 alte ♀♀	19 = 10,7 %	40 %	27 %

Aus der letzten Spalte lässt sich die relative Häufigkeit der verschiedenen Individuentypen berechnen:

Dem Geburtsplatz treue Männchen (Typus 1) = 7 %.

Dem ersten Nistplatz treue Männchen (Typus 2) = 93 %.

Dem Geburtsplatz treue Weibchen (Typus 1) = 2 %.

Der Anteil der beiden anderen Weibchentypen ist etwas schwieriger zu berechnen. Wir müssen folgendermassen kalkulieren:

Tabelle 9. Totales Rückkehrprozent der weiblichen Trauerfliegenschnäpper.

Jahr	Zahl der früher beringten und neu-beringten alten Weibchen	Wiederfunde
1941	10	
1942	12	0
1943	26	1
1944	28	2
1945	43	5
1946	35	5
1947	43	7
1948		9
	197	29 = 14,7 %

Von allen alten Weibchen (sowohl den früher beringten wie den neuberigten) kehren also nur rund 15 % zurück, obwohl etwa 40 % den Winter überleben. Der Rest, 25 %, muss aus nomadisierenden Weibchen (Typus 3) bestehen.

Da sich nun die Weibchen des Typus 2) und 3) wie 15 : 25 verhalten, und sie zusammen 100—2 % (die Zahl der Weibchen des Typus 1) = 98 % ausmachen, ist ihr Anteil an der Gesamtzahl der Weibchen leicht zu berechnen:

Dem ersten Nistplatz treue Weibchen (Typus 2) = 37 %.

Nomadisierende Weibchen (Typus 3) = 61 %.

Über 60 % aller Weibchen waren also nomadisierend. In einem anderen Gebiet im Norden, Kumla in Närke (Schweden), war die Hälfte oder rund die Hälfte aller Weibchen nomadisierend (Primärmaterial ENEMAR, 1948, Kalküle v. HAARTMAN, 1949).

2. Wiederfunde ausserhalb des Untersuchungsgebietes.

Nur eine Rückmeldung zur Brutzeit eines von mir beringten Trauerfliegenschnäppers ist eingegangen:

Geschlecht nicht mitgeteilt. I. J. 1943 jung beringt, am 20. V. 1945 11 km vom Beringungsort entfernt in einem Kuhstall tot gefunden. (Der Vogel war vermutlich ein Männchen, das beim Suchen nach Nisthöhlen in den Stall eingeflogen ist.)

Zusatz zur Korrektur: Geschlecht unbekannt, Ringnr. 53565, als Nestjunges im Sommer 1948 beringt, in Pihlava, En ä j ä r v i (unweit der Stadt Björneborg) am 6. VI. 1949 wiedergefunden. Umsiedlungsdistanz = 120 km!

I. J. 1947 fing ich an, systematisch nach beringten Trauerfliegenschnäppern ausserhalb meines Untersuchungsgebietes zu suchen. Ich setzte im folgenden Sommer damit fort. Auf Exkursionen, hauptsächlich Mitte und Ende Mai, habe ich versucht so viele Individuen wie möglich zu sehen um festzustellen, ob sie beringt waren. Leider war es nicht immer möglich, die beringten Vögel zu fangen, aber da seit dem Jahre 1939 in unserem Lande ausser meinen keine Beringungen vorgenommen worden sind, konnte ich sicher sein, dass die beringten Trauerfliegenschnäpper aus Lemsjöholm stammten. Die Arbeit war sehr mühsam, weshalb die Ergebnisse fragmentarisch blieben (Tab. 10).

Tabelle 10. Beobachtete Trauerfliegenschnäpper ausserhalb meines Untersuchungsgebietes. Stern (*) bedeutet, dass der Vogel im Untersuchungsjahr im Gebiet beringt worden war, die übrigen Vögel waren in früheren Jahren beringt. — Die Abstände werden vom Zentrum Lemsjöholms (dem Hauptgebäude) gerechnet.

Abstand in km	Männchen			Weibchen		
	Unberingt	Jung beringt	Alt beringt	Unberingt	Jung beringt	Alt beringt
Im Untersuchungsgebiet (0—1,5)	74	5	38	81	—	14
1,5—2,0	6	1	1 + 1*			
2,0—2,5	4	—	1*			
2,5—3,0	10	2	1	3	2	—
3,0—4,0	11	—	—	1	—	—
4,0—5,0	18	1	—	5	—	—
5,0—7,5	4	—	—			
7,5—10,0	9	—	—	1	—	—
10,0—15,0	21	—	—	5	—	—
25,0—30,0	25	—	—	2	—	—

Um einen Vergleich mit den ausserhalb des Untersuchungsgebietes wiedergefundenen Vögeln zu ermöglichen, habe ich auch die Population innerhalb desselben in die Tabelle mitaufgenommen. Nun ist zu bemerken, dass die Gruppe der unberingten Vögel im Untersuchungsgebiet etwas zu gross ist im Vergleich zu derjenigen der Unberingten ausserhalb desselben.

Die Unberingten, im Untersuchungsgebiet festgestellten Trauerfliegenschnäpper sind zum grössten Teil Vögel, die bei der Ankunft unberingt sind, später aber beringt werden. Ausserdem gibt es Individuen, die aus irgendeinem Grunde unberingt bleiben, vor allem Vögel, deren Bruten zerstört worden sind oder die vorzeitig ihre Nester verlassen haben, d.h. vielleicht früh gestorben sind. Endlich gibt es Vögel, vor allem Männchen, die ganz zufällig im Untersuchungsgebiet auftreten, um wieder zu verschwinden, ehe es gelingt sie zu fangen. Wenn man an einem bestimmten Tage im Untersuchungsgebiet das Verhältnis Beringter zu Unberingten notieren würde, so wären nur wenige der letzten Kategorie anwesend und der Anteil der Unberingten also etwas kleiner als in Tab. 10.

Tabelle 10 zeigt, dass alt beringte Männchen nur in kleiner Zahl ausserhalb des Untersuchungsgebietes, und zwar nur in der Nähe seiner Grenzen, angetroffen worden sind. Ein Männchen hatte sein Nebenrevier ausserhalb des Gebietes, ein zweites war früh im Mai im Gebiet beringt worden, wanderte aber im selben Jahr eine kurze Strecke über die Grenze hinaus.

Auch die Jungen verteilen sich keineswegs regellos über ein Areal von 30 km Radius. Es ist denkbar, dass die besonders wenig ortstreu veranlagten Jungen weit auswandern, aber sie kommen dann so vereinzelt unter der

grossen Menge der unberingten vor, dass sie wie eine Nadel in einer Heu-
dieme verschwinden.

Von den alt beringten Weibchen ist kein einziges ausserhalb des Unter-
suchungsgebietes festgestellt worden. Die Zahl der untersuchten Weibchen
ist aber viel zu klein.

Zur Zugzeit sind nur drei Vögel zurückgemeldet worden, die sämtlich
als Altvögel beringt worden waren.

3. Die ortstreuen und nicht-ortstreuen Individuen.

Es kommt bei den Vögeln nicht selten vor, dass man bei Individuen
desselben Geschlechtes »Phasen« unterscheiden kann, die sich im Hinblick auf
irgendeine Eigenschaft unterscheiden. Besonders trifft dieses für die morpho-
logischen Eigenschaften zu, die ja leichter zu beobachten sind. Die bräun-
liche und gräuliche Farbvarietät des Waldkauzes und die hellere und
dunklere der Schmarotzerraubmöwe (SOUTHERN) sind bekannte Beispiele
solcher Arten.

Unter den physiologischen Eigenschaften, die »zweiphasisch« sind, kön-
nen besonders das Ziehen oder Nicht-Ziehen (»individual migration«) erwähnt
werden. Mrs NICE hat gezeigt, dass die meisten Singammern in Ohio ent-
weder Zug- oder Standvögel sind. Sie legt einige Stammbäume vor, die zur
Erläuterung der Erblichkeit oder Nicht-Erblichkeit des Verhaltens beitragen
könnten, betrachtet aber selbst die Frage als »futile« mit der Motivierung,
dass es Übergänge zwischen den Züglern und Nicht-Züglern gäbe. Wie Mrs
NICE selbst hervorhebt, sind aber diese Übergänge selten. Die Frage nach
der Erblichkeit kann also kaum so leicht abgetan werden. Ungewiss ist
jedoch, ob sie jetzt beantwortet werden kann.

Die Systematiker machen es sich bequemer, denn sie nehmen ja im allge-
meinen stillschweigend an, dass morphologische Unterschiede genotypisch
bedingt sind.

Wie wir gesehen haben, verhalten sich die Trauerfliegenschnäpperindi-
viduen verschieden in Bezug auf die Ortstreue. Dies gilt vor allem für die
Weibchen, von denen einige ihr Leben lang innerhalb eines kleinen Gebietes
nisten, andere ständig nomadisieren. Man kann diese Erscheinung wie alle
biologischen Gegebenheiten (vgl. z.B. HUXLEY) aus drei verschiedenen
Aspekten betrachten. Man kann erstens nach der physiologischen Ursache,
zweitens nach der Erblichkeit und drittens, falls Erblichkeit vorliegt, nach
der Stammesgeschichte fragen.

Wenden wir uns zuerst der Ursache des Fehlens oder Vorhandenseins
der Ortstreue zu. Es scheinen zwei Alternative in Frage zu kommen:

- 1) Alle Individuen, auch die nicht-ortstreuen, versuchen nach dem

Heimatort zurückzukehren, aber es gibt einen Fortpflanzungsüberschuss, der bewirkt, dass nur die konkurrenzkräftigsten einen Platz in der Sonne bekommen können.

2) Die nicht-ortstreuen Individuen versuchen zufolge fehlender Motivation nicht den Heimatort zu erreichen, oder aber sind sie auf Grund schwachen Orientierungsvermögens hierzu unfähig.

Die überlegene Konkurrenzkraft könnte entweder darin bestehen, dass die Vögel beim Kampfe um die Nisthöhlen *stärker oder beharrlicher seien* oder aber *früher ankämen*, so dass sie frei unter den Nistmöglichkeiten wählen könnten.

Bei den alten Männchen sind Kämpfe um die Nisthöhlen sehr gewöhnlich. Es gelingt offenbar in gewissen Fällen dem vorjährigen Besitzer eines Revieres ein schon angesiedeltes neues Männchen zu vertreiben.

Bei den Weibchen sind Kämpfe dagegen eine Ausnahmerecheinung. Erst im letzten Sommer sah ich ein Triangelverhältnis; zwei Weibchen hatten sich einem Männchen angeschlossen. Das Erstangekommene war im vorhergehenden Sommer in demselben Nistkasten beringt worden. Es attackierte unaufhörlich das zweite Weibchen, einen Neukömmeling. Nach ein paar Tagen war dieses verjagt. Das Männchen hatte sich die ganze Zeit gleichgültig verhalten. Was ich im übrigen an Kampf zwischen Weibchen gesehen habe ist nur ganz zufälliger Art und verdient kaum erwähnt zu werden. Die Weibchen imponieren weit seltener als die Männchen, noch weniger kämpfen sie mit den Schnäbeln. Ernste Ansiedlungsversuche der Weibchen kommen also in der Regel nicht an Nistkästen vor, an denen die Männchen schon gepaart sind.

Die Ortstreue der alten amerikanischen Zaunkönige (*Troglodytes aedon*) wird vielleicht dadurch begünstigt, dass sie in der Regel früher ankommen als die Jungen (KENDEIGH). Auch bei der Singammer kehren nach Mrs NICE die Alten in der Regel früher zurück als die Jungen. Indessen scheint die Bedeutung dieses Umstandes gering zu sein, denn sowohl die Jungen als die Alten hatten in demselben Untersuchungsjahr ihr höchstes Rückkehrprozent. Die spätangekommenen alten Männchen sind aber fähig die jungen aus ihren vorjährigen Revieren zu verjagen, was sicher die Möglichkeit der Letztgenannten beschränkt, genau dort zu nisten, wo sie geboren sind.

BANZHAF glaubt an der Greifswalder Oie festgestellt zu haben, dass die alten Trauerfliegenschnäppermännchen im Frühling im Mittel früher durchziehen als die einjährigen. Sein Material ist jedoch zu klein.

Es wäre wichtig festzustellen, ob die ortstreuen Weibchen (Typus 1 und 2) früher ankommen als die nicht-ortstreuen (Typus 3). Die genaue Ankunft ist bei den Weibchen leider weit schwieriger festzustellen als bei den Männchen. Die Beobachtungen sind ausserdem lückenhaft, da ich bisweilen im

Mai für kürzere Zeit verweist war oder erst nach der Ankunft der ersten Trauerfliegenschnäpper im Gebiet eintraf (vgl. S. 21). Für einige Jahre, z. B. für 1946, sind jedoch die Notizen ziemlich vollständig. Eine besonders frühe Ankunft der in früheren Jahren beringten Weibchen (Typus 2) konnte indessen kaum festgestellt werden.

Berücksichtigt man alle Ankunftsdaten während der Jahre 1943—1948 (die wenigen unberingt gebliebenen Weibchen lasse ich ausser Acht; in den Jahren 1941 und 1942 kehrten keine alten Weibchen zurück) erhält man folgende Übersicht.

Ankunft	Neue Weibchen (bei der Ankunft unberingt)	Ortstreue Weibchen (bei der Ankunft beringt)
Bis einschliesslich 17. V.	76	16
Am 18. V. oder später	67	11

Von den 11 spät angekommenen ortstreuen Weibchen war 1 ein vorjähriger Jungvogel. Die Zahl der Fälle, in denen die Ankunft nicht ermittelt werden konnte, ist 36. Trotz der grossen Zahl dieser Fälle und der Möglichkeit, dass ich in anderen Fällen Irrtümer begangen habe, deutet die Tabelle doch ausgesprochen darauf hin, dass die ortstreuen Weibchen im allgemeinen nicht früher als die anderen ankommen.

Hingegen scheinen tatsächlich diejenigen Weibchen ungewöhnlich früh zu sein, die zum vorjährigen Nistkasten zurückgekehrt sind.

♀ 40555 kam i. J. 1945 am 14. V. an. Nur 4 Weibchen waren früher angekommen, 2 kamen an demselben Tag und 31 später.

♀ 55937 kam i. J. 1947 früher als 15. V. an. Das genaue Datum ist unbekannt. Etwa 13 andere Weibchen kamen gleich früh, 26 dagegen nach dem genannten Datum an.

♀ 53348 und ♀ 53340 waren i. J. 1948 schon am 9. bzw. 10. V. angekommen. Nur ein (oder höchstens ganz wenige) Weibchen war an diesem Datum schon da.

Dagegen kam ♀ 53344 in demselben Jahre nicht so früh an, nämlich erst am 16. V. Etwa 19 Weibchen wurden später, 1 an demselben Tage und 7 früher notiert.

Im Gegensatz zu der Ankunftszeit lässt sich der Beginn des Eierlegens fast immer genau bestimmen. Da ein früher angekommenes Weibchen im Mittel seine Eier früher legt als ein später angekommenes, geben die Eierlegezeiten indirekt Auskunft über frühe oder späte Ankunft. Diagr. 1 stellt die Eierlegezeiten der ortstreuen (= früher beringten) und der sonstigen Weibchen dar. Das Material bezieht sich auf die beringten Vögel in den Jahren 1943—1948. Die Zahl der ungewissen Fälle beträgt nur 14. Einige wenige Daten sind mit einem Fehler von etwa ± 1 Tag behaftet. Die wenigen unberingt gebliebenen Weibchen sind nicht einberechnet.

Das Diagramm zeigt dass die ortstreuen Weibchen nicht besonders früh sind.

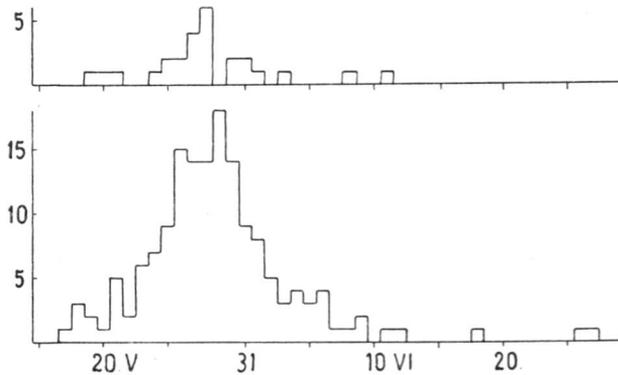


Diagramm 1. Oben: Eierlegezeit sicher ortstreuer Trauerfliegenschnäpperweibchen auf Lemsjöholm (Ortstreue durch Beringung festgestellt). Unten: Eierlegezeit der übrigen Weibchen, die grösstenteils nicht-ortstreu sind. Abszisse: Datum. Ordinate: Zahl der Gelege.

Machen die nicht-ortstreuen Individuen überhaupt am alten Brutplatz oder in dessen Nähe einen Ansiedlungsversuch? Oder siedeln sie sich direkt ausserhalb meines Beobachtungsgebietes an?

Wenn vergebliche Ansiedlungsversuche der Weibchen vorkämen, so müsste man sie dann und wann zu sehen bekommen, denn sie gehen garnicht so heimlich vor. Das Weibchen durchstreift dabei, wie ich mehrmals gesehen habe, das Gelände und gelangt zu einem Männchen, das einen Nistkasten besitzt. Dieses signalisiert dabei sein Besitztum indem es, wie früher beschrieben, in den Nistkasten hineinschlüpft. Das Weibchen setzt sich in die Öffnung oder flattert vor dem Nistkasten herum. Es ist aber nicht gesagt, dass der erste Ansiedlungsversuch zur Paarbildung führt, sondern oft verlässt das Weibchen wieder das Revier und setzt das Umherstreifen fort. Findet sich dann in der Nähe ein zweites Männchen mit eigenem Nistkasten, wiederholt sich das Verhalten.

Im allgemeinen sind die Weibchen erst nach Beginn des Bauens beringt worden. Daher konnte nur an ein paar beringten Individuen gezeigt werden, dass der endgültige Nistplatz nicht sofort gewählt wurde. Das Weibchen 55894 wurde am 16. V. 1946 beringt, als es nur einige Grashalme ins Nest gebracht hatte. Später am Tage stellte ich fest, dass es das Nest verlassen hatte (womöglich infolge der Beringung), und sich in einer Entfernung von etwa 300 m aufhielt, zusammen mit einem Männchen und einem Weibchen, zwischen denen offenbar schon ein festes Band bestand. Schwache Zeichen der Aggressivität beider Gatten gegenüber dem überzähligen Weibchen wurden beobachtet, jedoch ohne dass dieses vertrieben worden wäre. Am 18. V. fand ich es indessen etwa 600 m von diesem

Platz entfernt. Es hatte nun definitiv die Ehe geschlossen. (Vgl. auch den Fall ♀ 40518, S. 41, Kap. II: 4.)

Ich habe ausnahmsweise vergebliche Ansiedlungsversuche von in früheren Jahren beringten Weibchen gesehen.

♀ 54391 nistete i. J. 1944 mit Erfolg innerhalb des Untersuchungsgebietes. Am 13. V. 1945 wurde es zusammen mit einem Männchen an einer hohlen Birke gesehen. Schon am folgenden Tage war es aber verschwunden. Am 13. VII. sah ich indessen ein Weibchen mit gut flüggen Jungen, dessen Ringkombination ziemlich sicher dem Weibchen 54391 gehörte. Der Vogel muss in geringer Entfernung ausserhalb des Gebietes genistet haben und zufällig mit den Jungen ins Gebiet zurückgekehrt sein.

♀ ?? kam am 20. V. 1946 an und trug Farbringe, die ich nicht sicher ablesen konnte. Es baute am 20. und 21. V. in dem Nistkasten eines Männchens, verschwand aber dann plötzlich.

Bei jungen Männchen sind erfolglose Ansiedlungsversuche weit gewöhnlicher. Vier nur mit Aluminiumring beringte Männchen (die meisten offenbar vorjährige Junge) wurden gesehen ohne dass ich sie fangen konnte, um den Ring abzulesen. Zwei andere vorjährige Männchen, Nr 51080 und 51130 hielten sich Ende Mai nur 7 bzw. 9 Tage im Untersuchungsgebiet auf. Es kommt bei den Männchen im ersten Lebensjahr sehr oft vor, dass sie nicht im Gebiet nisten, obwohl sie sich hier kürzere oder längere Zeit aufhalten. Man beachte in den Anhangstabellen wie oft für die alt beringten Männchen im Beringungsjahr (in dem sie zum grossen Teil einjährig sind) das Zeichen 0 vorkommt, das bedeutet, dass der Vogel nicht genistet hat. Es kommt also sicher bei einjährigen Männchen etwas öfter vor, als bei den Alten dass das schon gewählte Gebiet aufgegeben wird. Zu der Schlussfolgerung, dass sämtliche männliche Nestjunge, die den Winter überleben, im folgenden Frühling einen Ansiedlungsversuch am Geburtsort machten, berechtigen aber meine Beobachtungen gar nicht, ebensowenig wie in Bezug auf die alten Weibchen.

Tabelle II. Zahl der Nistkästen und Rückkehrprozent der Trauerfliegenschnäpperweibchen und -jungen im Untersuchungsgebiet.

Jahr	Zahl der Nistkästen	Zahl der im Laufe des Jahres beringten		Wiederfunde der im vorhergehenden Jahre beringten		Rückkehrprozent der im vorhergehenden Jahre beringten	
		♀♀	Jungen	♀♀	Jungen	♀♀	Jungen
1941	10	10	24				
1942	12	12	49	0	0	0	0
1943	29	25	99	1	1	8,3 %	2,0 %
1944	39	26	106	1	0	4,0 %	0
1945	48	38	197	3	1+1*	11,5 %	0,9 %
1946	52	30	172	2+1*	5	7,9 %	2,5 %
1947	60	36	204	4+1*	1	13,3 %	0,6 %
1948	50			6	0	16,7 %	0

Falls alle nicht-ortstreuen, d.h. fast zwei Drittel der früher beringten Weibchen vergeblich versuchten sich im Gebiet niederzulassen, müsste die Zahl der Zurückkehrenden beim Schaffen neuer Nistmöglichkeiten beständig steigen. Tab. 11 gibt über die Zahl der Nistkästen und über das Rückkehrprozent der im vorhergehenden Jahre beringten Weibchen und Jungen Auskunft. Die mit * bezeichneten Individuen waren im Jahre nach der Beringung abwesend, kehrten aber später zurück.

Das Rückkehrprozent ist tatsächlich während der Untersuchungszeit gestiegen. Indessen sind die Werte wegen Begrenzung des Materials nicht signifikant. Ein gewisser Anstieg scheint plausibel, aber die Tabelle gibt kaum zu der Annahme Anlass, dass man durch Aufhängen einer noch so grossen Menge von Nistkästen die Zahl der zurückkehrenden Weibchen oder gar Jungen auf das gleiche Niveau wie das der Männchen erhöhen könnte.

Es scheint am einfachsten anzunehmen, dass das Rückkehrprozent der alten Weibchen darum so niedrig ist, weil die Mehrzahl von ihnen überhaupt *im Gebiet keinen Ansiedlungsversuch macht, sondern die ganze Zeit ausserhalb desselben bleibt*. Dasselbe mag für die vorjährigen Jungen gelten.

Es dürfte schwer zu entscheiden sein, ob die nicht ortstreuen alten Weibchen und Jungen nicht zurückfinden können oder ob sie gar nicht versuchen zurückzukehren. Wir wissen, dass die Stärke der Motivation beim Heimfinden sehr viel bedeutet. So kehrten von weiblichen Staren, die vor dem Beginn des Eierlegens verfrachtet wurden, nur 8 %, von weiblichen Staren mit Eiern oder Jungen dagegen 35 % zurück (RÜPPELL). Weibchen von *Troglodytes aedon*, die vor dem Beginn des Eierlegens einige km verfrachtet wurden, kehrten nur ausnahmsweise zurück (KENDEIGH). Man könnte vielleicht annehmen, dass die ortstreuen Trauerfliegenschnäpper stärker nach dem vorjährigen Brutort streben als die anderen.

Untersuchungen von meiner Schülerin MAXI DAHM haben gezeigt, dass das Zurückfinden bei ganz kurzen Verfrachtungen den Trauerfliegenschnäppern erhebliche Schwierigkeiten bereitet. Rückkehr aus dem Überwinterungsgebiet wäre bei so schwachen Leistungen überhaupt nicht möglich. Man kann vielleicht vermuten, dass die »Fernorientierung« zum Heimatort im weiteren Sinne leichter vor sich geht als die »Feinorientierung« zum genauen Heimatort. Wenn die Ortstreue, d.h. die innere Motivation der Rückkehr zum vorjährigen Nistplatz, nicht stark genug ist, so gelangen die Weibchen vielleicht nur zur Heimat im weiteren Sinne, während die letzte, vielleicht schwierigste Leistung, die »Feinorientierung« ausbleibt.

Wenn die Fernorientierung durch andere Sinnesmodalitäten als die Feinorientierung erfolgt, wie etwa Empfindlichkeit für Erdmagnetismus und CORIOLIS-Kraft, ist es verständlich, dass die erstere schneller erfolgt. Versuche bei einem Zugvogel (*Alauda arvensis*, v. HAARTMAN 1946) und bei weissen Mäusen (noch nicht veröffentlicht) einen magnetischen Sinn nachzuweisen, blieben jedoch erfolglos.

Die Erbllichkeit der Ortstreue dürfte kaum sicher nachzuweisen sein. Erstens manifestiert sich der Unterschied zwischen den ortstreuen und nomadischen Weibchen nicht bei den Männchen, deren Genotyp also immer unbekannt bleibt. Zweitens sterben über die Hälfte der Weibchen im ersten Winter nach der Beringung ehe es möglich ist zu entscheiden, ob sie ortstreu oder nomadisch sind. Wenn alle Weibchen, die nur einen Sommer im Gebiet festgestellt worden sind, dem Typus 3) zugerechnet werden, so ist dies also eine bewusste Vereinfachung.

Ich habe geprüft, ob die Jungen der ortstreuen Weibchen ortstreuer sind als die Jungen der nomadisierenden Weibchen. Nur neun beringte Junge sind als ausgewachsene Vögel im Untersuchungsgebiet gefangen worden. Von diesen stammen drei von Weibchen des Typus 3) (nomadisierende oder vorzeitig gestorbene) und sechs von Weibchen des Typus 2) (ortstreu). Die Zahl der beringten flüggen Jungen, die von Weibchen des Typus 3) stammen beträgt 632, die der von ortstreueren Weibchen (Typus 2) stammenden wiederum 196. Das Rückkehrprozent der Jungen der ortstreueren Weibchen beträgt also $3,1 \pm 1,2$ %, dasjenige der Jungen der nomadisierenden + vorzeitig gestorbenen Weibchen nur $0,5 \pm 0,3$ %.

Es sei das Gedankenexperiment gemacht, alle drei ortstreuen Jungen der Weibchen des Typus 3) stammten von ortstreu veranlagten Weibchen, die aber vorzeitig, d.h. schon im zweiten Winter gestorben wären. Sämtliche Mütter ortstreuer Junger wären also ortstreu (Typus 2) und der Erbgang der Ortstreue wahrscheinlich recessiv.

Vergegenwärtigen wir uns das Verhalten der Weibchen des Typus 2. Diese kehren ihr Leben lang zu demselben Brutplatz zurück, während die Weibchen des Typus 3 nie zwei Jahre nacheinander an demselben Platz nisten. Es ist klar, dass die ortstreuen Vögel eine besondere Konstitution haben müssen, die sie von den nicht-ortstreuen unterscheidet. Ich habe schon oben geprüft, ob diese Konstitution in stärkerer Konkurrenzkraft oder stärkerer Motivation zur Rückkehr bestünde. Dem sei, wie ihm wolle, es scheint auf jeden Fall recht unglaublich, dass die Konstitution *nur durch die Umwelteinflüsse* bedingt wäre.

Man wäre vielleicht geneigt gegen die Erbllichkeit einzuwenden, dass die Männchen keinen entsprechenden Unterschied zeigen. Das ist indessen wenig überraschend. Man kennt ja zahllose Genen mit s.g. geschlechtsbegrenztem Erbgang. Von dieser Art sind z.B. diejenigen Genen, die die Unterschiede in der Prachttracht der männlichen Trauerfliegenschnäpper hervorrufen (vgl. Kap. V:2), während die Weibchen gleich (oder fast gleich) aussehen.

4. Übt Brutverlust einen Einfluss auf die Rückkehr aus?

Es wäre denkbar, dass Vögel, die ihre Brut verloren haben oder ungepaart geblieben sind, nicht in demselben Masse zurückkehren, wie die erfolgreich nistenden. Tabelle 12 stellt mein Material zur Klarlegung dieser Frage dar.

Tabelle 12. Rückkehrprozente der Männchen bei Nestverlust u.s.w.

	Zahl der Fälle	Rückkehr
Erfolgreiches Nisten	164	61+1* = 37,8 %
Nestverlust	27	12+1* = 48,1 %
Ehe unvollendet	6	1 = 16,7 %
Ungepaart (längere Zeit anwesend)	24	9 = 37,5 %
Nur Vorrevier	31	7+2* = 29,0 %
Nur Nebenrevier	21	10+1* = 52,4 %

Die mit * bezeichneten Fälle beziehen sich auf Individuen, die im Jahre nach dem erfolgreichen Nisten, dem Nestverlust u.s.w. abwesend waren, später aber zurückgekehrt sind. Sie werden bei der Prozentberechnung als Rückkehrer betrachtet. — Die Ziffern beziehen sich auf Fälle, nicht auf Individuen. Wurde ein Vogel 3 Jahre im Gebiet angetroffen, so tritt er also als drei Fälle in der Tabelle auf.

Die Männchen, die ihre Brut verloren haben, kehren im folgenden Jahre in ganz normaler Anzahl zurück. Das war eigentlich zu erwarten, denn ein Männchen dessen Brut geplündert wird, bleibt gewöhnlich im Revier, bekommt sogar bisweilen ein neues Weibchen und kann so flügge Junge aufziehen.

Auch ungepaarte Männchen bleiben der Heimat treu. Ein bemerkenswerter Fall war das Männchen 53031, das i. J. 1946 als Nestling beringt wurde. Im Sommer 1947 hielt es sich singend an einem sehr auffälligen Nistkasten auf, der keinem Weibchen zusagte. Im folgenden Sommer kehrte es zu demselben Nistkasten zurück, der während des Winters gar nicht anziehender geworden war. Auch jetzt blieb es ungepaart.

Bemerkenswert ist, dass diejenigen Männchen, die im Gebiet nur Nebenreviere behauptet haben, so zahlreich zurückgekehrt sind. Nun ist aber meine Interpretation dieser Fälle nicht ganz sicher. Als Besitzer von Nebenrevieren habe ich solche Männchen bezeichnet, die erst im Juni im Gebiet erschienen sind (zu einer Zeit da die meisten nistenden Männchen ihre Nebenreviere aufsuchen) um wieder mehr oder weniger schnell aus dem Gebiet zu verschwinden. Ich habe angenommen, dass diese Individuen ausserhalb meines Gebietes nisten. Vielleicht gilt dies aber nur einem kleinen Teil von ihnen, während die meisten nur ungewöhnlich spät angekommen sind.

Diejenigen Männchen, deren Weibchen wieder schnell verschwunden sind ohne Eier zu legen, und diejenigen, die nur früh im Mai nach der An-

kunft beobachtet worden sind (Besitzer von Vorrevieren) zeigen ein relativ niedriges Rückkehrprozent. Das kommt wahrscheinlich daher, dass ein Teil von ihnen sich schon in demselben Sommer ausserhalb des Untersuchungsgebietes niederlässt, wie ja tatsächlich einige direkte Beobachtungen zeigen (S. 32).

Über die Rückkehr der Weibchen bei Nestverlust habe ich folgende Statistik. Diejenigen Weibchen, die schon ein- oder mehrmals zum Gebiet zurückgekehrt sind, sind in der Zusammenstellung nicht berücksichtigt.

	Zahl der Fälle	Rückkehr
Erfolgreiches Nisten	148	17+2* = 12,8 %
Brutverlust, die Eier verlassen, nur faule Eier, Weibchen, die nur zufällig ins Gebiet gekommen sind	35	0

Weibchen die nachweislich gestorben waren wurden im Material nicht berücksichtigt. Die mit * bezeichneten Weibchen waren im Jahre nach der Beringung verschwunden, kehrten aber später zum Gebiet zurück.

Dieser Statistik nach kehren *die Weibchen, die Unfällen ausgesetzt waren, seltener zurück als die anderen*. Im Gegensatz zum Männchen verlässt ein Weibchen, das seine Brut verloren hat, immer das Revier. Die Brut kann anderswo im Gebiet erneuert werden. Vermutlich kommt es aber auch vor, dass ein Weibchen sich nach Nestverlust ausserhalb des Gebietes niederlässt.

♀ 40518 baute im Jahre 1941 in einem Nistkasten, verliess aber den Gatten und das Nest auf einem ziemlich frühen Stadium (man könnte also den Fall als »vergeblichen Ansiedlungsversuch« klassifizieren) und liess sich 300 m davon nieder.

♀ 50777 baute i. J. 1943 ein vollständiges Nest, verliess es jedoch wieder (vielleicht wurden die Gatten von dem Platz verdrängt) und nistete nur etwa 100 m davon entfernt.

♀ 50781 hatte die Eier schon gelegt als die Brut geplündert wurde. Umlegen erfolgte 300 m weit von dem ersten Nest.

♀ 53347. Baute i. J. 1948 in einem Nistkasten und legte dort das erste Ei. Aus irgend einem Grunde wurde nun das Nest übergeben. Am 5. VI. sah ich das Weibchen wieder mit Nestbau beschäftigt, in einer Erle nur etwa 50 m vom vorhergehenden Nest. Später brütete es dort. Das Männchen konnte nicht beringt werden, war aber durch seine extrem graue Farbe leicht erkenntlich. Dies ist der einzige Fall, in dem sich die Gatten nach Nestverlust nicht geschieden haben.

Unter den älteren Weibchen (die wenigstens zweimal zum Gebiet zurückgekehrt sind) wurde Rückkehr nach Brutverlust einmal festgestellt. Der Vogel, Weibchen 40555 i. J. 1943 hatte aber bei dem Unfall schon grosse Junge.

Kap. III. Die Ortstreue der mitteleuropäischen Trauerfliegenschnäpper.

1. Vergleich zwischen den nord- und mitteleuropäischen Trauerfliegenschnäppern.

Als ich mit meiner Untersuchung begann, war der Trauerfliegenschnäpper schon, ohne dass ich es wusste, in Deutschland Gegenstand lebhafter Studien. Zwei von diesen Studien galten der Ortstreue (CREUTZ sowie TRETtau & MERKEL). Sie bieten meiner Untersuchung ein sehr wertvolles Vergleichsmaterial.

Nachdem das Manuskript schon längst abgeschlossen war, erschien ein Aufsatz von ENEMAR über die Ortstreue vor allem der Trauerfliegenschnäpperweibchen in Kumla in Närke, Schweden. Die Daten ENEMARS stimmen mit den Daten aus Lemsjöholm vorzüglich überein und bestätigen somit den unten besprochenen Unterschied der nordeuropäischen Trauerfliegenschnäpper gegenüber den mitteleuropäischen.

Es wäre sehr wünschenswert, einige Vogelarten allseitig und in verschiedenen Teilen ihres Ausbreitungsgebietes zu studieren. Fast alle Zweige der Zoologie haben ja ihre Spezialobjekte: die Erblchkeitslehre *Drosophila*, die Entwicklungsmechanik *Triton*, die Lernpsychologie die weisse Ratte u.s.w. Einige Höhlenbrüter wie der Star, die Kohlmeise und der Trauerfliegenschnäpper, in Amerika vielleicht *Sialia sialis*, scheinen als Objekte der Ornithologie besonders gut geeignet zu sein.

Die Ortstreue der deutschen Trauerfliegenschnäpper wird in Tab. 13 dargestellt und mit derselben der südwestfinnischen verglichen.

TRETtau und MERKEL geben in ihrer Arbeit keine Wiederfundprocente an. Sie erwähnen nur, dass von sämtlichen beringten Jungen und Alten 39 Männchen und 70 Weibchen wiedergefangen wurden. Aus ihren Tabellen 5 und 6 geht hervor, dass 29 Männchen und 45 Weibchen als Junge, 10 Männchen und 25 Weibchen als Alte beringt waren. An einer anderen Stelle (S. 83 oben) sagen die Verfasser jedoch, dass sie 71 mal im Gebiet erbrütete Jungvögel später als Brutvögel festgestellt haben. Habe ich die Verfasser nicht richtig verstanden, oder haben sie hier einen kleinen Rechenfehler ($29 + 45 = 74$, nicht 71) begangen?

Die Ortstreue der Männchen konnte in Pillnitz nicht untersucht werden. Von den als Nestjunge beringten Trauerfliegenschnäppern wurden also nur Weibchen wiedergefangen, was bei der Beurteilung des Rückkehrprocentes unbedingt berücksichtigt werden muss. Es sei zum Vergleich daran erinnert, dass ich auf Lemsjöholm 851 Trauerfliegenschnäpperjunge beringt habe, von denen nur zwei Weibchen zurückkehrten (vgl. S. 30).

Die Grösse des jährlich durchforschten Gebietes übt natürlich einen bedeutenden Einfluss auf das Rückkehrprocent aus. Das Untersuchungsgebiet Pillnitz umfasst nur 5 ha, Lemsjöholm etwa 4 km² und Kumla etwa

Tabelle 13. Rückkehr der mittel- und nordeuropäischen Trauerfliegenschnäpper.

Lemsjöholm, SW Finnland				
189	beringte alte	Männchen	70 = 37,1 ± 3,5 %	kehrten zurück
177	»	Weibchen	19 = 10,7 ± 1,9 %	»
851	»	Junge	9 = 1,1 ± 0,4 %	»
Kumla, Närke, Schweden (ENEMAR)				
154	beringte alte	Weibchen	21 = 13,6 ± 2,8 %	kehrten zurück
310	beringte	Junge	1 = 0,3 ± 0,3 %	» ¹
Gimmel, Schlesien (TRETtau & MERKEL)				
51	beringte alte	Männchen	10 = 19,6 ± 5,6 %	kehrten zurück
115	»	Weibchen	25 = 21,7 ± 3,8 %	»
1277	beringte	Junge	74 = 5,8 ± 0,7 %	»
Pillnitz, Sachsen (CREUTZ)				
59	beringte alte	Weibchen	14 = 23,7 ± 5,5 %	kehrten zurück
554	»	Junge	5 = 0,9 ± 0,4 %	kehrten zurück ²
Werden, Holland (E. D. Maaldrink)				
20	beringte alte	Weibchen	7 = 35,0 ± 10,7 %	kehrten zurück
500	»	Junge	13 = 2,6 ± 0,7 %	» ³

In der Zahl der beringten Vögel sind natürlich nicht die während des letzten Untersuchungsjahres beringten Individuen einberechnet worden.

gleich viel. Es ist unter diesen Umständen klar, dass die Ortstreue der Jungvögel von Pillnitz weit höher bewertet werden muss als die derjenigen von Lemsjöholm und Kumla, trotzdem die Wiederfundprozente in der Statistik dieselben sind.

Das Untersuchungsgebiet Gimmel umfasst 2,15 km², erlaubt also einen weit besseren Vergleich mit meinem Untersuchungsgebiet. Indessen haben TRETtau und MERKEL keine automatischen Fallen verwendet und also nur solche Männchen fangen können, die Junge gefüttert haben, dagegen nicht ungepaarte Männchen und Männchen, die ihre Brut frühzeitig verloren haben. Die Ortstreue der finnischen und deutschen Trauerfliegenschnäpfermännchen dürfte also vermutlich etwa gleich gross sein, trotz des scheinbaren Unterschiedes in Tab. 13.

Seltsam erscheint jedoch der *Unterschied zwischen den mitteleuropäischen und finnischen Weibchen*. In meinem Untersuchungsgebiet kehrte nur ein Bruchteil der überlebenden zurück, in Deutschland wiederum gleich viele Weibchen wie Männchen.

¹ Keine Weibchen kehrten zurück. Rückkehr der Männchen ungenügend untersucht.

² Sämtliche waren Weibchen. Die Männchen nicht untersucht.

³ Fast nur die Weibchen untersucht.

Betrachten wir endlich die Rückkehrprocente der *Jungvögel* finden wir denselben Unterschied. Die deutschen Jungvögel sind auffallend ortstreu. Von den in Gimmel beringten 1277 Nestjungen nisteten 43 Weibchen später im Gebiet (TRETtau & MERKEL, S. 83). Nimmt man an, dass die Hälfte der beringten Jungen weiblichen Geschlechtes waren, so ist das Rückkehrprocent der weiblichen Jungvögel 6,7 % gegenüber 0,2 % in meinem um das Doppelte grösseren Untersuchungsgebiet. Auch für die männlichen Jungvögel ist das Rückkehrprocent in Gimmel weit grösser als in meinem Gebiet.

Die Ortstreue der deutschen Trauerfliegenschnäpper wird von KRÄTZIG bestätigt. Leider teilt er nicht die Zahl seiner Beringungen mit; die Ergebnisse fasst er folgendermassen zusammen (S. 47—48):

»Wie schon — — — behandelt, zeigte diese Art im Laufe der Jahre eine langsame aber stetige Zunahme der Brutpaare, so dass man unwillkürlich auf den Gedanken stösst, hierin eine Folge der Vogelschutzmassnahmen zu sehen. Hingegen nämlich die Besiedlung vorwiegend von einem Zustrom aus anderen Gebieten ab, so wären die niedrigen Zahlen der ersten Jahre unverstänlich, da ja zu dieser Zeit ebenso wie später eine grosse Zahl unbewohnter Kästen der Besiedlung offen standen. Freilich wird ein gewisser Zuzug aus der Umgebung stattfinden — — —. Dass aber einem solchen Faktor ein massgeblicher Einfluss auf den Siedlungsgang zuzumessen wäre, scheint uns schon durch die Stetigkeit der Bestandsvermehrung widerlegt zu werden. Unsere Ansicht erhält durch eine Reihe von Wiederfunden beringter Vögel, die einen schönen Beweis für die Ortstreue des Trauerfliegenschnäppers liefern, eine starke Stütze».

Die Besiedlung meines Untersuchungsgebietes geschah sofort nach dem Aufhängen der Nistkästen durch Individuen, die *von aussen her zuzogen*.

Die Unterschiede zwischen den nord- und mitteleuropäischen Trauerfliegenschnäppern treten deutlicher hervor, wenn wir zu meinem Schema der verschiedenen Individuentypen (Kap. II : 1) zurückkehren. Wir können uns dann folgendes Bild der Frequenz dieser Typen machen:

Männchen.

Typus 1) Männchen, die Jahr für Jahr zum Geburtsort zurückkehren. Zahlreicher in Deutschland als in SW-Finnland.

Typus 2) Männchen, die den Geburtsort verlassen, Jahr für Jahr jedoch zu dem in der ersten Nistsaison gewählten Aufenthaltsort zurückkehren. Alle deutschen und finnischen Männchen mit Ausnahme derjenigen des vorhergehenden Typus.

Weibchen.

1) Weibchen, die Jahr für Jahr zum Geburtsort zurückkehren. In Deutschland mehrfach zahlreicher als in Finnland.

2) Weibchen, die den Geburtsort verlassen, Jahr für Jahr jedoch zu dem in der ersten Nistsaison gewählten Ort zurückkehren. In Finnland

wenige, in Deutschland vermutlich die meisten oder alle Weibchen, die nicht zu dem vorhergehenden Typus gehören.

3) Weibchen, die den Geburtsort verlassen, und sich danach das eine Jahr an einem, das andere an einem anderen Ort aufhalten. In Finnland die Mehrheit der Weibchen. Ungewiss ob überhaupt in Deutschland vorkommend.

Wie wir sehen, unterscheiden sich nicht alle südwestfinnischen und deutschen Trauerfliegenschnäpper voneinander aber *das Prozent der ortstreuen Vögel ist in Deutschland entschieden grösser.*

Es wäre wichtig mehr Material aus verschiedenen Gebieten zu bekommen, um sicher entscheiden zu können, ob die zwischen meinen südwestfinnischen und den deutschen Trauerfliegenschnäppern festgestellten Unterschiede für Nord- und Mitteleuropa verallgemeinert werden können. Glücklicherweise scheinen Beringungen der Art an verschiedenen Orten im Gange zu sein.

Herr Bürgermeister E. D. MAALDRINK, Wierden Holland, hat mir brieflich über seine seit dem Jahre 1941 betriebenen, durch den Krieg aber zufällig unterbrochenen Trauerfliegenschnäpperberingungen einige Angaben mitgeteilt. Diesen zufolge scheint auch in Holland das Rückkehrprozent der Jungen und der alten Weibchen höher zu sein als in Finnland. Etwa 500 in den Jahren 1941—1943 beringte Junge gaben etwa 13, d.h. über 2,5 % Wiederfunde in der Heimat. Nur zwei waren Männchen; diese konnten nur ausnahmsweise gefangen werden. Jedes Jahr wurden beringte Vögel gesehen, die nicht gefangen werden konnten.

Von 20 i. J. 1947 in Wierden beringten alten Weibchen kehrten sieben, d.h. 35 % im Sommer 1948 zurück. Dieses Rückkehrprozent stimmt mit demjenigen der männlichen Trauerfliegenschnäpper in Finnland überein, wogegen von den finnischen Weibchen nur etwa 10 % zurückkehren.

2. Zur Erklärung der geographischen Unterschiede.

Die erste Frage, die wir uns stellen müssen ist die, ob man den Unterschieden zwischen meinen Fliegenschnäppern und den mitteleuropäischen eine tiefere Bedeutung zuschreiben, oder sie lediglich als eine Folge der zubotestehenden Nistmöglichkeiten interpretieren soll. Man könnte behaupten: je mehr Nistmöglichkeiten, umso grösser die Ortstreue. Nun war die Zahl der Nistkästen wenigstens im Untersuchungsgebiet Gimmel etwa sechsmal höher als auf Lemsjöholm. Die jährliche Populationsziffer in jenem Gebiete war jedoch nur unbedeutend höher als in diesem.

Die Zahl der jährlich von aussen her in das Gebiet Gimmel zugewanderten Individuen beträgt nur etwa ein Drittel der im Gebiet nistenden ausgerei-

teten Jungvögel samt der in früheren Jahren alt beringten Männchen und Weibchen. KRÄTZIGS Feststellung, dass sein Untersuchungsgebiet *nicht durch Zuzug von aussen her*, sondern hauptsächlich von im Gebiet ausgebrüteten Jungen besiedelt wurde, ist schon früher erwähnt worden (vgl. S. 44).

Im Untersuchungsgebiet Lemsjöholm wird jährlich über die Hälfte der Männchen und die grosse Mehrheit der Weibchen durch *Einwanderung aus anderen Gebieten rekrutiert*. Auch die absolute Zahl der jährlich auf Lemsjöholm nistenden von anderswoher gekommenen Weibchen ist grösser als in Gimmel.

Die kleinere Zahl der Nistkästen im Gebiet Lemsjöholm kann selbstverständlich nicht Schuld daran sein, dass so viele neue Trauerfliegenschnäpper jährlich von aussen her ins Gebiet hereinkommen. Entweder wandern diese Vögel darum ins Gebiet ein, weil sie nicht ortstreu sind und also ihre Geburtsorte verlassen, oder sie sind ortstreu, werden aber durch eine starke Überbevölkerung aus ihren Geburtsorten verdrängt.

Im letzteren Falle, gleiche Ortstreue wie in Mitteleuropa aber Überbevölkerung, würden sich die alten Weibchen und vorjährigen Jungen in Finnland an ihren alten Nistplätzen bzw. Geburtsorten anzusiedeln versuchen, obwohl es ihnen nicht gelänge. Diese Möglichkeit wurde schon früher (Kap. II : 2) erörtert und weniger glaubhaft befunden. Damit sei nicht geleugnet, dass es tatsächlich in Finnland einen gewissen Bevölkerungsüberschuss geben kann, und dass einige ortstreu veranlagte Individuen in ihrer alten Heimat vergeblich zu siedeln versuchen.

Der wichtigste Grund für die schwache Ortstreue meiner Trauerfliegenschnäpper dürfte eher irgendwie in der nördlichen Lage des Gebietes zu suchen sein.

Es wäre für die richtige Interpretation unseres Problems äusserst wichtig zu wissen, wie sich die nördlichen Populationen anderer Arten verhalten. Leider liegen meines Wissens nur bei *Sialia sialis* und in beschränktem Masse auch bei *Sturnus vulgaris* Beringungsergebnisse vor, die einen Vergleich in diesem Sinne erlaubten (Tab. 17 und 18).

Die Tabellen 17 und 18 zeigen ein höheres Rückkehrprozent in den südlicheren Gebieten. Die Zahl der beringten Individuen von *Sialia sialis* ist aber zu klein um beweisend zu sein, und es wäre also noch mehr Material von Nöten. Auch weiss ich nicht, inwieweit die Untersuchungstechnik das Rückkehrprozent beeinflusst hat. Vermutlich hat sie wenigstens auf die Ergebnisse bei dem Star eingewirkt; die Untersuchungsmethode KLUIJVERS erlaubte sicher ein vollständigeres Wiederfinden aller Ringvögel als die von VILKS & V. TRANSEHE.

Die nördlicheren Populationen der ziehenden Arten haben ja einen weiteren Weg von den Winterquartieren bis zu ihrer Heimat zurückzulegen. Die Auffassung, dass das Heimfinden bei grösseren Distanzen grössere Schwierigkeiten bereite, wird allerdings durch Verfrachtungversuche widerlegt (Zusammenfassung von v. HAARTMAN 1946).

Dagegen scheint es möglich, dass »Abbreviation« des Zuges bei den nördlicheren Vögeln öfter vorkäme¹.

Zur alleinigen Erklärung des Unterschiedes zwischen den mitteleuropäischen und finnischen Trauerfliegenschnäppern reicht auch diese Möglichkeit meines Erachtens nicht aus. Wenn mehr als die Hälfte der alten Weibchen und mehr als neun zehntel der erstjährigen Vögel auf dem Rückwege zu ihrer früheren Heimat blieben, wer würde diese dann im Norden ersetzen, damit die Population nicht ausstirbt, sondern Jahr für Jahr fast die gleiche Stärke behält?

Weit wahrscheinlicher ist, dass auch die nördlichen Vögel nach ihrer Heimat im weiteren Sinne zurückkehren, das *genaue* Aufsuchen des vorjährigen Brutplatzes bzw. Geburtsortes jedoch ausbleibt.

Ich habe in Kap. II gezeigt, dass es unter den Weibchen Individuen von mehr oder weniger ortstreuer Konstitution gibt. Die ortstreuen Weibchen suchen jedes Jahr den Geburtsort (Typus 1) oder jedenfalls den ersten Nistplatz (Typus 2) auf, die nicht-ortstreuen nomadisieren, bleiben nie zwei Jahre nacheinander auf demselben Nistplatz (Typus 3). Da diese Unterschiede kaum durch irgendwelche Umweltfaktoren hervorgerufen werden, bleibt uns nur die Möglichkeit übrig, dass sie erblich bedingt wären.

Der Unterschied zwischen den deutschen und finnischen Trauerfliegenschnäppern lässt sich ohne Schwierigkeit erklären, wenn man annimmt, dass *der prozentuelle Anteil der ortstreu veranlagten Individuen in Mitteleuropa grösser ist als in Finnland*. Ein Teil der deutschen und finnischen Trauerfliegenschnäpper unterscheidet sich morphologisch voneinander; es dürfte prinzipiell gar nicht unwahrscheinlicher sein, dass sie sich auch physiologisch unterscheiden².

¹ Als ich im Frühjahr 1948 in Amsterdam und Lund über das Thema dieser Arbeit sprach, habe ich diese Möglichkeit mit den Herren Doktoren A. Verwey und G. Rudebeck besprochen.

² Der Redakteur dieser Arbeit, Prof. Dr. PONTUS PALMGREN, macht mich darauf aufmerksam, dass die mitteleuropäische Kulturlandschaft weit »übersichtlicher« ist als die nordeuropäische Waldlandschaft. In ausgedehnten Gebieten Mitteleuropas liegen die Waldungen wie Insel in der umgebenden Kultursteppe, was vielleicht den Vögeln das Wiederfinden der Heimatwaldung erleichtert. In ausgedehnten Gebieten Nordeuropas wieder dominieren die Wälder; die Orientierung ist hier wenigstens für den Menschen — und warum auch nicht für die Vögel — erschwert.

In Bezug eben auf mein Untersuchungsgebiet im Vergleich mit Mitteleuropa gilt das Gesagte allerdings nicht, oder aber nur in beschränktem Massstabe. Die Felder sind freilich auch hier, im Süden Finnlands, wenig ausgedehnt, aber die Wasserflächen des Meeres dürften in einer Schärenlandschaft die Orientierung in derselben Weise erleichtern, wie es die Felder in einer Kulturlandschaft tun. KRÄTZIG (S. 48) veröffentlicht eine topographische Karte seines Untersuchungsgebietes, die sehr an meine Karte 1 (S. 8) erinnert, wenn man in KRÄTZIGS Karte die Relation bewaldeter zu unbewaldeten Arealen

Nun stellt sich die Frage ein: welche Evolutionsfaktoren können die Entwicklung einer weniger ortstreuen Form im Norden bedingt haben? Darüber kann natürlich nur eine Vermutung ausgesprochen werden.

Erinnern wir uns an die quartärgeologische Geschichte Europas. Als das Landeis vor etwa 23,000 Jahren (G. & J. STEINBACHER) sein Maximum erreichte, war ganz Nordeuropa bis nach Norddeutschland und Südengland hin mit Eis bedeckt. Das Gebiet zwischen dem Eisrand und den Alpen muss nach FIRBAS ganz waldlos gewesen sein. Südlich des Kahlgebietes gab es subarktische Birken- und Kiefernwälder. Südlich davon dominierte noch die Kiefer, aber die Pollenanalyse deutet auf das Vorkommen anspruchsvoller Baumarten in kleinerer Zahl hin. Erst diese Gebiete können vermutlich den Ahnen der rezenten Trauerfliegenschnäpper Lebensmöglichkeiten geboten haben. Das Nistgebiet von *Muscicapa hypoleuca* und der ihm sehr nahestehenden Rasse *semitorquata* von *Muscicapa albicollis* erstreckt sich noch in unseren Tagen südlich der Nordgrenze dieser Waldzone.

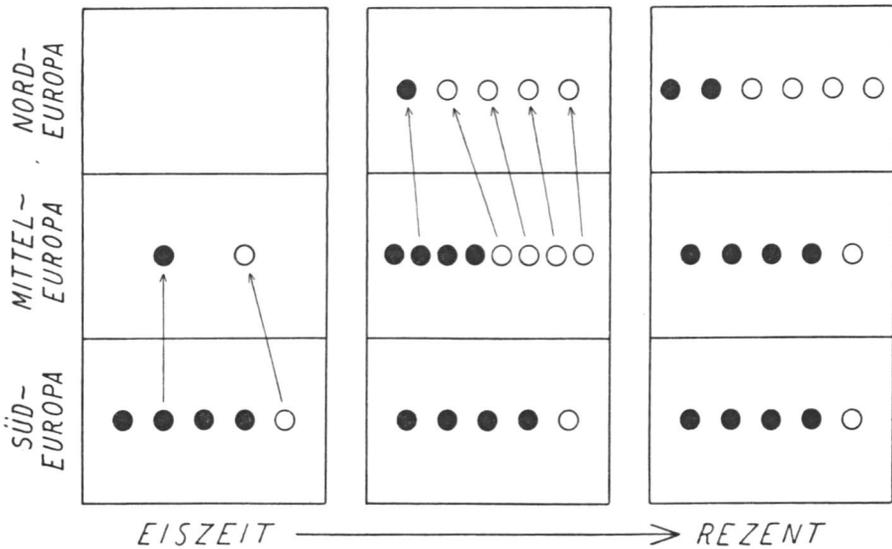
Der Einwanderungsweg des Trauerfliegenschnäppers nach Nordeuropa ist bedeutend länger gewesen als nach Mitteleuropa. Von der Balkanhalbinsel beträgt der Abstand nach Schlesien und Sachsen (wo die Ortstreue der deutschen Trauerfliegenschnäpper untersucht worden ist) etwa 1,250, nach Südwestfinnland 2,000 km, von der Iberischen Halbinsel 1,750 bzw. 2,500 km. (Die Einwanderung vom Südwesten her ist aus Gründen, die in Kap. V : 1 erwähnt werden, wahrscheinlicher.)

Nach FIRBAS wurde das waldlose Gebiet erst von subarktischen Wäldern bewachsen, die in Mitteleuropa um etwa 7,000 Jahre vor Kristi Geburt dem Hasel und der Eiche Platz machten. In Nordeuropa ist die Sukzession natürlich verspätet. Die Kiefer dominiert während der Ancycluszeit bis etwa 5000 Jahre v. Kr. Nun nehmen Birke und Erle mit Einschlag edler Laubbäume Überhand (SAURAMO).

Wir wissen allerdings nicht, ob die Trauerfliegenschnäpper sofort die neuen Gebiete besiedelt haben, nachdem sie ihnen zusagende Wälder fanden. Wenn dieses auch nicht der Fall wäre, so hat die Besiedlung der südlicheren Gegenden wahrscheinlich doch früher stattgefunden. Es sind freilich Fälle bekannt, da die Ausbreitung von Vogelarten über

in meiner die Relation des Landes zum Meere berücksichtigt. (Man beachte dabei noch, dass die Felder in meiner Karte 1 nicht eingetragen sind.)

Ich benutze hier die Gelegenheit ausdrücklich hervorzuheben, dass man beim Vergleich der Ortstreue der Vögel zweier Gebiete immer mit gewissen unbekanntem Faktoren operieren muss, und zwar um so mehr, je weniger die Gebiete einander ähneln und je weiter von einander sie liegen. Die in dieser Arbeit vorgelegten Gedanken über die Unterschiede zwischen den nord- und mitteleuropäischen Trauerfliegenschnäppern sind also selbstverständlich mit Unsicherheitsmomenten behaftet. Das Gesagte dürfte überhaupt für biogeographische Probleme charakteristisch sein.



Figur 4. Schema zur hypothetischen Erklärung der Entstehung einer weniger ortstreuen Vogelpopulation in Nordeuropa. ● = ortstreue, ○ = nicht-ortstreue Individuen. Als sich die Art nach dem Eismaximum ausbreitete, hatten die nicht-ortstreuen Individuen die grösste Möglichkeit die neuen Areale zu besiedeln. Je länger ein Gebiet besiedelt gewesen ist (Mitteleuropa in der Figur rechts!), umso mehr nehmen die ortstreuen Individuen wieder die Überhand.

grosse Gebiete mit explosionsartiger Schnelligkeit vorsichgegangen ist (vgl. z. B. KALELA 1946), aber bei den Kleinvögeln scheint eine relativ langsame, successive Expansion weit gewöhnlicher zu sein (MAYR).

Wir wissen nun aus den Beringungsergebnissen welche Individuen beim Trauerfliegenschnäpper bei der Eroberung neuer Areale an der Spitze gegangen sind. Es sind wahrscheinlich die nicht-ortstreuen vorjährigen Jungen und die nomadisierenden Weibchen. Je weiter man vom Ausbreitungszentrum der Art gelangt, umso grösser mag das Prozent der typisch nicht-ortstreuen Individuen unter den Neuansiedlern sein. Dazu kommt noch, dass die Orts-treue in einer älteren Population vielleicht wieder Überhand nimmt. Dies erfordert womöglich eine Zeit, die den nördlichen Trauerfliegenschnäppern nicht zur Verfügung gestanden hat. Ich habe diesen hypothetischen Prozess in Fig. 4 anschaulich dargestellt.

Es sei hier der Einwand kurz besprochen, die Einwanderung des Trauerfliegenschnäppers sei einfach die Folge einer Überbevölkerung des bisherigen Verbreitungsgebietes und habe nichts mit Ortstreue oder Nicht-ortstreue zu tun.

Hierauf muss jedoch erwidert werden dass es eine Tatsache ist, dass einige Individuen ortstreuer sind als andere. Falls ein Gebiet überbevölkert wird, werden diese Individuen besonders zäh (und wahrscheinlich meistens erfolgreich) daran festhalten. Die weniger ortstreuen werden zum Auswandern gezwungen.

Es scheint also durchaus logisch anzunehmen, dass das Besiedeln eines neuen Gebietes (wenigstens beim Trauerfliegenschnäpper) einen Selektionsfaktor darstellt, der in Randgebieten weniger ortstreu Populationen entstehen lässt. Sicher lässt sich indessen die Annahme nicht beweisen ehe wir eine ganze Reihe neuer Tatsachen kennen.

Kap. IV. Die Ortstreu der Vögel.

1. Analyse der Beringungsergebnisse.

Über die Ortstreu der Vögel hat die Beringungsmethode ein Riesensmaterial zusammengebracht, das allerdings nur zum kleinsten Teil ausgewertet worden ist. Eine Zusammenfassung der einschlägigen Literatur wird von FARNER (1945) gegeben.

Die Relation zwischen Geburtsplatz und Nistplatz bei einer Art kann graphisch in Form einer Zielscheibe dargestellt werden, auf der die Mitte den Geburtsort repräsentiert, und in die die Wiederfunde in richtiger Entfernung und Richtung eingetragen werden. An Hand dieser Methode hat FARNER bei Drosseln (*Turdus m. migratorius*) und HORNBERGER bei Störchen die Nistplätze im Verhältnis zum Geburtsort dargestellt. Die »Zielscheibe«, in die die Wiederfunde eingezeichnet sind, zeigen eine bedeutende Streuung, aber die meisten Wiederfunde haben doch die »Zehn« getroffen, ein kleines Gebiet von 25 miles bzw. km Durchmesser. Je grösser die Entfernung vom Geburtsort ist, umso spärlicher werden die Wiederfunde. In einer Entfernung von mehr als 200 miles bzw. 500 km vom Geburtsort nisten nur sehr wenige Individuen.

Der Trauerfliegenschnäpper ist in Finnland zu so geringer Anzahl beringt worden, dass nur ganz wenige Wiederfunde erhalten worden sind. Dagegen liegen für die deutschen Trauerfliegenschnäpper nach DROST & SCHILLING (S. 76) 206 Wiederfunde jung beringter Individuen ein bis sechs Jahre nach der Beringung vor (vgl. Tab. 14). Von diesen Wiederfunden stammen nur 10 aus 10—25 km Entfernung und 3 aus mehr als 25 km Entfernung. Im Vergleich zu *Turdus migratorius* (Tab. 15) ist dies eine sehr starke Ortstreu. Auch *Erithacus rubecula* (Tab. 16) scheint weit ortstreu als diese Art zu sein.

Nun ist es fraglich, wie zuverlässig der Vergleich ist. Es ist nicht ohne Weiteres gesagt, dass die Streuung der Wiederfunde wirklich die Streuung der Ringvögel widerspiegelt. Die Wahrscheinlichkeit dass ein Ringvogel wiedergefunden wird ist ja am Beringungsort am grössten, da sich hier eventuell ein Beringer mit dem Wiederfang der Vögel beschäftigt. Um diese Fehlerquelle zu beseitigen unterscheidet FARNER in seiner Arbeit über *Turdus migratorius* zwischen Wiederfängen und übrigen Rückmeldungen (hauptsächlich tot gefundene Vögel). Diese zeigen tatsächlich eine grössere Streuung als jene. Wie das deutsche Trauerfliegenschnäppermaterial zusammengesetzt ist, weiss ich nicht. Da aber die Wiederfänge sicher zum grössten Teil unter den von DROST & SCHILLING besonders erwähnten sicher Brütenden enthalten sind, bezieht sich der Rest, die nicht sicher Brütenden, ver-

mutlich vor allem auf tot gefundene Individuen. Da die Kategorie der nicht sicher Brütenden auch solche Individuen umfassen kann, die sich noch auf dem Zuge befinden, dürfte sie am ehesten die Streuung zu gross als zu klein darstellen. Der Unterschied gegenüber *Turdus migratorius* scheint sich also zu bewähren.

Mrs WERTH fand, dass *Turdus merula* in England deutlich ortstreuer ist als *Turdus ericetorum*. Leider enthält ihre Arbeit keine Angaben darüber, wie weit von ihren Geburtsorten entfernt diese Drosselarten in maximalen Fällen nisten können.

Table 14. Entfernung deutscher wiedergefundener Trauerfliegenschläpper vom Beringungsort. Nach DROST & SCHILLING.

Entfernung vom Geburts- bzw. Brutplatz in km	Wiederfunde jung beringter Vögel		Wiederfunde alt beringter Vögel	
	Sichere Brutnachweise	Unsicher ob brütend	Sichere Brutnachweise	Unsicher ob brütend
	< 1	63	62	64
1—10	20	48	10	13
10—25	4	6	—	—
25—40	1	2	1	1

Table 15. Entfernung nistender *Turdus migratorius* (422 Fälle) vom Geburtsort (nach FARNER, Tab. 3, korrigiertes Prozent).

An der Beringungsstation	74 %	50—100 miles	2,4 %
< 25 miles	17,6 %	100—200 »	2,4 %
25—50 »	3,1 %	200—425 »	0,5 %

Table 16. Entfernung tot gefundener englischer Rotkehlchen vom Geburtsort (LACK 1948).

Entfernung	Zahl der Vögel	Entfernung	Zahl der Vögel
Wo beringt	40	5 miles	2
< 1 mile	10	6 »	2
1 »	8	8 »	2
1 1/2 »	4	11 »	1
2 »	6	17 »	2
2 1/2 »	3	22 »	1
3 »	6	32 »	1
4 »	2	Im Auslande (ziehende)	4

Schwierigkeiten bei der statistischen Auswertung der Wiederfunde, die auf allerlei Unsicherheitsmomente zurückzuführen sind, liegen bei Studien über die jährliche Rückkehr in ein begrenztes Gebiet bei Verwendung von farbigen Ringen nicht vor. Nun wissen wir jedoch nicht, wie weit die Vögel aus dem Gebiet auswandern. Darum ist es wünschenswert beide Methoden, die Analyse der gewöhnlichen Beringungen und die Dauerbeobachtungen in begrenzten Gebieten zu kombinieren, wie es LACK bei dem Rotkehlchen getan hat.

Tabelle 17. Rückkehrprocente europäischer Vogelarten.

Art	Ort	Autor	Altvögel			Junge		
			Beringte	Wieder- gefundene	Rückkehr- prozent	Beringte	Wieder- gefundene	Rückkehr- prozent
<i>Sturnus vulgaris</i>	Lettland	VILKS & v. TRANSEHE	1,164	271	23,8± 1,2	1,832	55	3,0± 0,4
» »	Wageningen, Holland	KLUIJVER, 1935	250	124	49,6± 3,2	980	81	8,3± 1,0
<i>Fringilla coelebs</i>	Esbo, Finnland	BERGMAN, 1939	14	8	57,1± 13,2	18	1	5,6± 5,4
<i>Muscicapa hypoleuca</i>	Lemsjöhalm, Finnland	Eigene Unters.	♂♂ 189	70	37,1± 3,5	851	9	1,1± 0,4
» »	Gimmel, Schlesien	TRETTAU & MERKEL	♀♀ 177	19	10,7± 1,9			
» »	Pillnitz, Sachsen	CREUTZ	166	35	21,1± 3,2	1,277	74	5,8± 0,7
<i>Sylvia nisoria</i>	Ostpreussen	POISINGS, 1942	59	14	23,7± 5,5	554	♀♀ 5	♀♀ 0,9± 0,4
<i>Phoenicurus phoenicu- rus</i>	Wageningen, Holland	RUITER	28	5	17,9± 7,2	60	4	6,7± 3,2
<i>Erithacus rubecula</i>	Dartington, England	LACK, 1947	383	145	37,9± 2,5	1,091	65	6,0± 0,7
<i>Iynx torquilla</i>	Budapest, Ungarn	SZÖCS	40	12	30,0± 7,2	121	13	10,7± 2,8
<i>Charadrius hiaticula</i>	Ostpreussen	LAVEN	18	≥ 4	22,2± 9,8	98	0	0
<i>Arenaria interpres</i>	Esbo-Kyrklätt, Finn- land	BERGMAN, 1946	45	17	37,8± 7,2	68	6	8,8± 3,4
			12	11	91,7± 7,9	64	1	1,6± 1,6

Tabelle 18. Rückkehrprocente nordamerikanischer Vogelarten.

Art	Ort	Autor	Altvögel			Junge		
			Beringte	Wieder- gefundene	Rückkehr- prozent	Beringte	Wieder- gefundene	Rückkehr- prozent
Melospiza melodia	Columbus, Ohio	NICE, 1937	336	119	35,4 ± 2,6	317	40	12,6 ± 1,9
Icterus spurius	Arkansas	THOMAS, 1946	53	13	24,5 ± 5,9	127	8	6,2 ± 2,2
Protonotaria citrea	Michigan	WALKINSHAW	♂♂ 9	6	66,7 ± 15,7	49	1	2,0 ± 2,0
»	»	»	♀♀ 31	7	22,6 ± 7,5			
»	Tennessee	»	♂♂ 7	3	42,9 ± 18,7	60	1	1,7 ± 1,7
»	»	»	♀♀ 23	2	8,7 ± 5,9			
Seiurus atricapillus	S. Michigan	HANN, 1937, 1940, 1948	38	21	55,3 ± 8,1	68	1	1,5 ± 1,5
Iridoprocne bicolor	Connecticut	KUERZI, 1941 ¹			27	108	11	10,4 ± 2,9
»	Princeton, Mass.	CHAPMAN, 1939	135	62	45,9 ± 4,3	605	28	4,6 ± 0,9
»	Cape Cod »	LOW, 1934	176	68	38,6 ± 3,6	605	69	11,4 ± 1,3
Baeolophus inornatus	Stanford, California	PRICE, 1936	64	29	45,8 ± 6,2	145	2	1,4 ± 1,0
Penthestes atricapillus	New York	ODUM, 1942	18	10	56 ± 11,7	31	0	0
Troglodytes aedon	Cleveland, Ohio	KENDEIGH & BALD- WIN ¹	1,831	631	34,5 ± 1,1	7,375	152	2,1 ± 0,2
Sialia sialis	Chesley, Ontario	KRUG, 1941	57	4	7,0 ± 3,4	233	1	0,4 ± 0,4
»	Princeton, Mass.	CHAPMAN, 1942	30	8	26,7 ± 8,1	127	0	0
»	Cape Cod »	LOW, 1934	41	14	34,1 ± 7,4	142	4	2,8 ± 1,4
»	Nashville, Tennessee	LASKEY, 1939, 1940 ²	18	9	50 ± 11,8	521	♀♀ 15	♀♀ 2,9 ± 0,7
»	Little Rock, Arkansas	THOMAS, 1946 a	39	14	35,9 ± 7,7	137	4	2,9 ± 1,4
Charadrius melodus	Long Island, N.Y.	WILCOX	11	6	55 ± 15	22	1	4,8 ± 4,6

¹ Zitiert nach NICE

² Zitiert nach CHAPMAN

Die Tabellen 17 und 18 fassen sämtliche mir zugängliche Untersuchungen über die Rückkehr beringter Vögel in ein begrenztes Untersuchungsgebiet zusammen. Nicht alle Arten sind mit Farbringen beringt worden. Eingetragen sind nur Arten, bei denen die Rückkehr sowohl bei alt- wie jung-beringten Vögeln kontrolliert worden ist.

Wer die Rückkehrprozente mit den Originalen vergleichen will, muss folgendes beachten. Wenn eine Untersuchung n Jahre betrieben worden ist mit $n_1, n_2, n_3 \dots n_{n-1}$ und n_n Beringungen pro Jahr, so bezieht sich das Rückkehrprozent auf die Summe $n_1 + n_2 + n_3 + \dots + n_{n-1}$, da die Vögel des letzten Untersuchungsjahres in Bezug auf die Ortstreue nicht untersucht worden sind.

Ich habe danach gestrebt, die »individuellen« und nicht »totalen« Rückkehrprozente (vgl. S. 25) mitzuteilen. Indessen herrscht in diesem Punkt in der Literatur keine Einheitlichkeit. So bezieht sich bei RUTER das Rückkehrprozent für den Rotschwanz auch auf diejenigen Individuen, die schon ein- oder mehrmals zurückgekehrt sind. Die von ihm mitgeteilten Zahlen erlauben auch keine Umrechnung nach meinen Prinzipien. Der Unterschied mag allerdings in diesem Falle geringfügig sein.

Es ist klar, dass alle die in Tab. 17 und 18 angeführten Rückkehrprozente nicht ohne weiteres miteinander vergleichbar sind. Sie hängen vielmehr von verschiedenen Faktoren ab, die von Untersuchung zu Untersuchung wechseln, nämlich:

1) Von der Grösse des Untersuchungsgebietes. Je grösser das Gebiet, umso grösser die Wahrscheinlichkeit, dass der Vogel zurückkehrt. Da allzu grosse Areale nicht gründlich genug durchforscht werden können, gibt es indessen ein gewisses Höchstareal der zu studierenden Gebiete.

2) Von der Effektivität der Untersuchung. Wenn sämtliche Individuen innerhalb des Untersuchungsgebietes jährlich kontrolliert werden, muss das Rückkehrprozent höher sein, als wenn ein Teil unberücksichtigt bleibt.

3) Von der Zahl der beringten Individuen. Dieser Faktor kann durch Variationsanalyse geprüft werden. Die Zahl der beringten Individuen ist bei mehreren Arten so klein gewesen, dass die Rückkehrprozente mit grossen mittleren Fehlern behaftet sind und also keine tiefer zielenden Schlüsse erlauben.

4) Von der Verwendung farbiger Ringe. Diese erleichtern sicher in vielen Fällen die Identifikation sämtlicher zurückkehrender Individuen.

5) Können die Ergebnisse in verschiedenen Jahren wechseln. Bei der Singammer sank das Rückkehrprozent nach Mrs NICE erheblich, nachdem das Untersuchungsgebiet infolge von Abholzungen weniger ansprechend geworden war. Inwieweit es »schlechte« Jahre etwa infolge von Katastrophen während des Zuges, Seuchen, Nahrungsmangel, oder dgl. gibt, ist noch unsicher.

Aus dieser Erörterung geht hervor, dass die absolute Grösse des Rückkehrprozentes nicht immer entscheidend ist. Dagegen wird das Verhältnis zwischen den Rückkehrprozente alter und junger Vögel durch die ge-

nannten Fehlerquellen kaum verwischt, es sei denn, dass das Wiederfundprozent der Jungen umso kleiner wird, je kleiner das Untersuchungsgebiet ist.

Von den tabellierten Arten zeigen die Altvögel von *Arenaria interpres* das höchste Rückkehrprozent. Dieses ist offenbar auf ein hohes Lebensalter und grosse Ortstreue zurückzuführen (BERGMAN 1946). Das Rückkehrprozent der Jungen ist sogar im Verhältnis zu den Kleinvögeln ungemein niedrig. Wir wissen nicht, inwieweit dieses von hoher Sterblichkeit oder schwacher Ortstreue herrührt.

Das Rückkehrprozent der alt beringten Sandregenpfeifer (*Charadrius hiaticula*) gehört der gleichen Grössenordnung an wie die Rückkehrprozente der meisten Kleinvögel. Der Unterschied gegenüber *Arenaria interpres* ist auffallend und dürfte vor allem auf eine kürzere Lebensdauer des Regenpfeifers zurückzuführen sein.

Unter den tabellierten Arten sind *Penthestes (Parus) atricapillus* und *Baeolophus inornatus* Standvögel, während *Erithacus rubecula* sowie *Melospiza melodia* nur zum Teil Zugvögel sind. Die Wiederfundprozente sind bei diesen Arten kaum grösser als bei den Zugvögeln. Bei den alten Rotkehlchen ist das Rückkehrprozent sogar niedriger als bei den anderen ebenso gründlich untersuchten Arten, nämlich dem Star in Holland, dem Trauerfliegenschnäpper in Finnland, dem amerikanischen Zaunkönig (*Troglodytes aedon*), der Singammer und dem Rotschwanz. Das Rückkehrprozent der jungen Rotkehlchen ist dagegen verhältnismässig hoch.

Das Rückkehrprozent der Jungen ist durchgehend kleiner als das der Alten. In den meisten Fällen ist der Unterschied statistisch sicher.

Die gleiche Ortstreue der Alten und Jungen vorausgesetzt, wäre das Rückkehrprozent der letzteren wegen grösserer Sterblichkeit grösser. Man kann für einige Arten approximativ berechnen, ein wie grosser Teil der Jungen und der Alten den Winter überleben. Der Erfolg der Alten scheint 1,6 (Trauerfliegenschnäpper) bis fast 3 (Star, KLUIJVER; nach einem Material von STEINBACHER ist der Unterschied kleiner) mal grösser zu sein als der der Jungen. Bei den Alten ist aber das Rückkehrprozent in den meisten Fällen *bedeutend mehr als dreimal grösser als bei den Jungen*, z.B. bei dem Star und dem Rotschwanz sechsmal, bei den alten männlichen Trauerfliegenschnäppern etwa 30 mal grösser als bei den Jungen.

In Tab. 19 ist das Rückkehrprozent der Jungen von sechs verschiedenen Arten mit dem berechneten Prozent der den Winter überlebenden verglichen worden.

Tabelle 19. Rückkehrprozent und Überlebensrate bei jung beringten Kleinvögeln. (Autoren und Untersuchungsorte gehen aus Tab. 17 und 18 hervor.)

Art	Rückkehrprozent	Den Winter überlebend	Prozent der Zurückkehrenden von den Überlebenden
Muscicapa hypoleuca (Finnl.) ...	1,1 %	23 %	4,8 %
Troglodytes aedon	2,1 %	17 %	12,4 %
Phoenicurus phoenicurus	6,0 %	21 %	28,6 %
Sturnus vulgaris (Holland)	8,8 %	17 %	48,8 %
Melospiza melodia	12,6 %	20 %	63,0 %
Erithacus rubecula	10,7 %	23 %	46,5 %

Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Arten sind sehr beträchtlich und können nicht allein durch methodische Unterschiede ihre Erklärung finden. Nur in Bezug auf *Erithacus rubecula* dürfte es fraglich sein, ob nicht die Kleinheit des von LACK untersuchten Gebietes die Art in eine verhältnismässig schlechtere Position als die anderen gestellt hat.

Die hohen Rückkehrprocente der alt beringten Vögel fast aller gründlich untersuchten Arten zeigen, dass die *Mehrheit der Alten ortstreu sind*. So nimmt mrs NICE an, dass fast alle alten Singammermännchen zum vorjährigen Nistplatz zurückkehren. Bei meinen Trauerfliegenschnäppermännchen verlassen freilich einige das Untersuchungsgebiet, ziehen jedoch (wenigstens in der Regel) nicht weit fort von diesem (vgl. S. 32).

Ein sehr eigentümlicher Fall ist die von mrs THOMAS untersuchte Art *Icterus spurius*. Die einjährigen Männchen sind geschlechtsreif, tragen aber noch ein juveniles Federkleid. Von 26 beringten alten Männchen kehrten 9 (= 34,6 %), von 14 einjährigen Männchen kein einziges, von 127 Jungen 6 Männchen und 2 Weibchen (= 6,2 %) in späteren Jahren zurück. Mrs THOMAS zieht die Schlussfolgerung, dass sowohl die ein- wie zweijährigen Männchen in der Regel nicht-ortstreu sind.

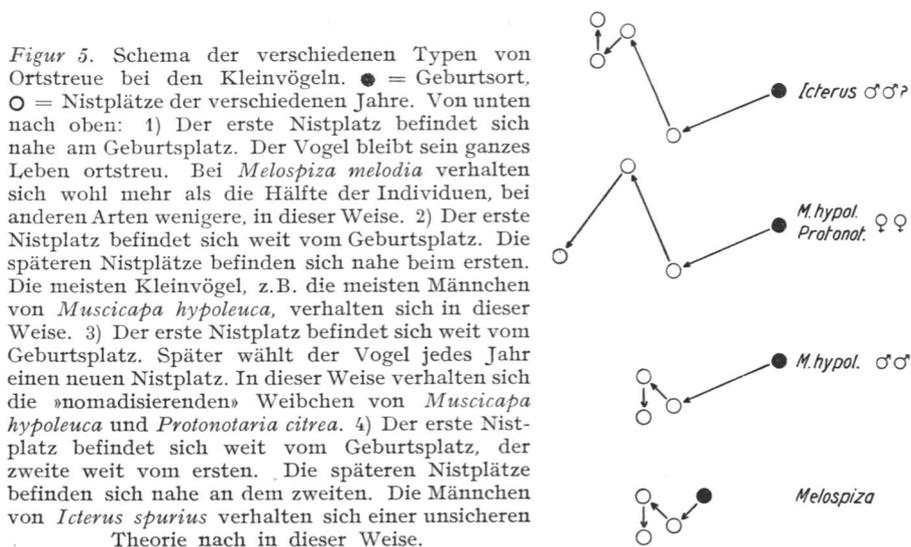
Diese Annahme stösst indessen auf Schwierigkeiten. Nach dem ersten Winter kehren ja wenige als Junge beringte Männchen zurück. Von diesen soll nach mrs THOMAS wieder nur ein Bruchteil nach dem zweiten Winter zurückkehren. Danach müsste die Möglichkeit, dass ein Männchen am Geburtsort im adulten Federkleid brüten werde, geradezu verschwindend sein. Tatsächlich wurden aber nicht weniger als drei solche Männchen festgestellt. Mrs THOMAS scheint dem Umstand eine besondere Bedeutung zuzuschreiben, dass zwei von den jung beringten Männchen im Jahre nach der Beringung verschwunden waren, später aber zurückkamen, während nur eins kontinuierlich anwesend war. Könnte das nicht die Folge ineffektiven Wiederfanges sein? Abwesenheit in einem Jahr und spätere Rückkehr wurde ja bei den alten Männchen nicht weniger als viermal festgestellt.

Unter diesen Umständen ist man geneigt, das Ausbleiben der 14 einjährigen Männchen als einen Zufall zu interpretieren. Auch die Möglichkeit, dass es bei *Icterus spurius* ebenso wie bei den finnischen Trauerfliegenschnäpperweibchen ortstreu und nicht-ortstreu In-

dividuen gäbe, ist zu überlegen. Es sind jedoch bei dieser Art noch mehr Beringungsergebnisse nötig.

Das niedrige Rückkehrprozent der weiblichen Trauerfliegenschnäpper in Finnland sowie der Weibchen von *Protonotaria citrea* wurde schon ausführlicher analysiert; es ist darauf zurückzuführen, dass nur wenige Weibchen ihr Leben lang ihrem ersten Nistplatz treu bleiben, während die meisten nicht ortstreu sind.

In der Figur 5 habe ich schematisch vier verschiedene Typen von Orts-treue dargestellt. Ob es noch andere Typen gibt wissen wir nicht. Für die nomadischen Arten vom Typus Kreuzschnabel stimmt wohl formal das



Schema in Fig. 5:3 Jedoch ist es möglich, dass die Umsiedlungsdistanzen der Kreuzschnäbel bisweilen weit grösser sind als bei den nomadischen Weibchen von *Muscicapa hypoleuca* und *Protonotaria citrea*. Diese kehren vermutlich immer zur Heimat im weiteren Sinne zurück, obwohl sie immer ihre früheren Nistplätze verlassen.

2. Ortstreue und Ausbreitung.

Unter den meisten Kleinvögeln und sicher auch unter vielen anderen Gruppen sind es wohl die Jungen, die die Ausbreitung in neue Gebiete ermöglichen. Die Alten scheinen zu ortstreu zu sein, es sei denn, dass sie durch eine katastrophale Verschlechterung der Umweltbedingungen ihrer bisherigen Nistplätze zum Auswandern gezwungen werden.

Ausnahmen bilden die Weibchen von *Muscicapa hypoleuca* und *Protonotaria citrea* sowie möglicherweise die Männchen von *Icterus spurius* (vgl. Kap. IV : 1).

Nur bei wenigen Arten kann man entscheiden, ob tatsächlich die Jungen bei der Kolonisation neuer Gebiete an der Spitze gehen. Neulich hat BERGMAN (1946 a) über eine Invasion junger Männchen von *Sylvia nisoria* in den Schären Südwestfinlands berichtet. Kein einziger alter Vogel wurde im Invasionsgebiet festgestellt.

MAYR hat berechnet, dass die Kleinvögel Europas ihr ganzes Verbreitungsareal bis nach dem Norden hinauf nach der Eiszeit durch eine jährliche Grenzverschiebung von nur 200 m haben besiedeln können. Im Vergleich mit den jährlichen Umsiedlungsdistanzen der alten Männchen ist das eher viel als wenig. Bei den Jungen jedoch ist es eine Ausnahme, dass eins sich nur 200 m vom Geburtsort niederlässt.

Die durchschnittliche Entfernung der Vögel einer Generation vom Geburtsort sei D . Einige siedeln sich natürlich weiter, andere näher an, mit einer radiären Streuung, die σ_m sei. Die durchschnittliche Entfernung der zweiten Generation vom Geburtsort der ersten Generation ist dann $\sqrt{2} \cdot D$, die Streuung $\sqrt{2} \sigma_m$. Nach n Generationen befinden sich die Vögel im Mittel $\sqrt{n} \cdot D$ vom Geburtsort der ersten Generation mit einer Streuung von $\sqrt{n} \cdot \sigma_m$ (vgl. z.B. WRIGHT, DOBZHANSKY & WRIGHT). Dies natürlich unter der Voraussetzung, dass die Ausbreitung kontinuierlich in einem einheitlichen Milieu fortschreitet.

Mehrere Biogeographen wie SCHENK (1929) und KALELA (1944) sprechen von der grossen Ortstreue der meisten Vogelarten, die gegen das Vorhandensein einer allgemeinen Ausbreitungstendenz sprechen soll. Diese Annahme ist jedoch eher Ausdruck einer allgemeinen Auffassung als das Ergebnis einer durchgeführten Analyse zu Gebote stehender Beringungsergebnisse. Die Statistik von SCHENK vermischt die Ortstreue der Jungen und Alten, was ihre Auswertung sehr beeinträchtigt und übrigens zu Irrtümern Anlass gegeben hat (vgl. FARNER, S. 82).

Es wäre wichtig die mittlere Streuung einer Generation von ihrem Geburtsort wenigstens bei einigen Vogelarten zu kennen. Wir können hierbei bei den allermeisten Arten getrost von dem Abstand vom ersten Nistplatz zum Geburtsort ausgehen und die kleinen Entfernungen, die die Alten zurücklegen, ganz ausser Acht lassen.

Bei der Berechnung von D für die deutschen Trauerfliegenschnäpper (Tab. 14) gehe ich aus den auf S. 50 angeführten Gründen von der Kategorie der unsicheren Brutvögel aus.

Aus Tab. 14—16 lassen sich folgende approximative Werte für D be-

rechnen: *Turdus migratorius* 16 km, *Erithacus rubecula* 4 km und deutsche Trauerfliegenschnäpper 4 km.

Um die Ausbreitungsgeschwindigkeit berechnen zu können, müssen wir noch das Alter einer Generation kennen. Bei *Turdus migratorius* leben von den Alten die Hälfte bis zum nächsten Jahr. Die Generationsdauer ist also 2 Jahre. Bei *Muscicapa hypoleuca* sind es etwa 40 %; die Generationsdauer ist demnach etwa 1,7 Jahre. Die Generationsdauer von *Erithacus rubecula* ist etwa dieselbe. In hundert Jahren hat *Turdus migratorius* 50 Generationen. Die fünfzigste Generation ist im Mittel $\sqrt{50} \cdot 16 \text{ km} = 112 \text{ km}$ vom Geburtsort der ersten gewandert. Das ist so wenig, dass das Artenareal leicht »erstarrt« (KALELA 1944) erscheint, obwohl es im Laufe längerer Zeit stetig wächst. Rechnet man mit 23,000 Jahren seit dem Maximum der letzten Eiszeit, so befinden sich die rezenten *Turdus migratorius* schon im Mittel 1,700 km entfernt von den Nistplätzen ihrer eiszeitlichen Ahnen. Dieser Abstand gehört derselben Größenordnung an wie der Einwanderungsweg der nordeuropäischen Vogelfauna aus ihren vermutlichen Verbreitungsarealen während der Eiszeit. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit von *Erithacus rubecula* und *Muscicapa hypoleuca* (nach dem deutschen Material) ist während derselben Zeit fast nur ein viertel davon. (Die Voraussetzung aller dieser Berechnungen ist, dass die jährlichen Umsiedlungsdistanzen immer gleich gross gewesen sind, wie die Beringungsergebnisse jetzt zeigen.) Tatsächlich scheinen aber sowohl *Erithacus rubecula* als auch die deutschen *Muscicapa hypoleuca* ungewöhnlich ortstreu zu sein.

Im Vorhergehenden wurde nur von der durchschnittlichen Umsiedlungsdistanz einer Generation gesprochen. Die Umsiedlungsdistanzen einzelner Individuen sind natürlich weit beträchtlicher: bei *Turdus migratorius* wurden wahrscheinliche Nistvögel bis zu 425 km (FARNER), bei *Erithacus rubecula* bis zu 50 km (LACK), bei *Muscicapa hypoleuca* in Deutschland bis zu 150 km (DROST & SCHILLING) und bei *Iynx torquilla* bis zu 320 km (DROST & SCHÜZ) vom Geburtsort entfernt festgestellt.

Dadurch, dass einige Individuen weiter, andere weniger weit vom Geburtsort wandern, erhalten wir für eine Generation eine gewisse radiäre Streuung σ_m der Individuen. Für *Turdus migratorius* beträgt σ_m 53 km, für *Erithacus rubecula* 8 km und für *Muscicapa hypoleuca* in Deutschland 5,5 km. Nach der Eiszeit ist die radiäre Streuung für *Turdus migratorius* (teoretisch) schon über 5,000 km, so dass die ersten Vorposten wohl das ganze dieser Art zusagende Areal haben erreichen können. Für die beiden anderen Arten erreicht σ_m seit der Eiszeit kaum 1,000 km.

Nun kann angenommen werden, dass die Umsiedlungsdistanzen der Jungen bei grösserer Populationsdichte grösser werden, indem einige gezwungen werden aus der Heimat auszuwandern. Es wäre jedoch falsch zu

glauben, Platzmangel oder irgendeine andere äussere Ursache sei der alleinige Grund für die Umsiedlung. So scheint es sehr unglaubwürdig, dass etwa ein *Turdus migratorius*, der 425 km, oder ein *Muscicapa hypoleuca*, der 150 km vom Geburtsort nistet, zuerst in der Heimat einen Ansiedlungsversuch gemacht hätte. Es ist sehr wohl möglich, dass solche Individuen ihrer Veranlagung nach besonders wenig ortstreu sind, und dass sie ihre Anlagen auf ihre Jungen übertragen, die also die Auswanderung fortsetzen werden. Allerdings wird ja auch die Wahrscheinlichkeit, dass ein Vogel keinen Ehepartner finden wird grösser je weiter er auswandert.

Es ist ja keineswegs meine Absicht zu behaupten, dass die Arealverschiebungen bei den Vögeln oder gar bei den Kleinvögeln lediglich die Folge angeborener schwacher Ortstreue bei einem Teil der Jungvögel sei. Aber es scheint nicht richtig die Vögel schlechthin als normalerweise »ortstreu« zu bezeichnen, um dann (weil sie sich dennoch über grosse Areale ausbreitet haben) nach besonderen Faktoren zu suchen, die sie gezwungen hätten, ihre Ortstreue aufzugeben.

3. Vergleich der Ortstreue bei sechs Kleinvogelarten.

Sechs Arten sind mit der Farbringmethode so genau untersucht worden, dass die jährlichen Umsiedlungsdistanzen der alten Männchen, Weibchen und der Jungvögel tabellarisch dargestellt werden können (Tab. 20—22, graphische Darstellung in Diagr. 2—4).

Das Verständnis der Tabellen setzt einige Bemerkungen voraus.

Muscicapa hypoleuca. Für sämtliche Arten habe ich nur Funde innerhalb der betreffenden Beobachtungsgebiete verzeichnet. Hinsichtlich meiner Trauerfliegenschnäpper bedeutet das, dass nur Wiederfunde auf Lemsjöhölm einberechnet worden sind. Die Wiederfunde ausserhalb des Untersuchungsgebietes sind ja mehr oder weniger zufällig, stellen sozusagen ein ganz anderes statistisches Material dar als die Funde innerhalb desselben. Die grösste Entfernung, die ein Trauerfliegenschnäpper innerhalb meines Gebietes beim Umsiedeln hat aufweisen können, ist selbstverständlich gleich dem grössten Abstand zwischen den Nistkästen, d. h. 2,4 km. So weit siedeln alte Männchen offenbar normalerweise nicht um. Von den Weibchen bleiben nur die ortstreuen (Typus 2, S. 29) innerhalb des Untersuchungsgebietes, während die Mehrzahl ins Ungewisse verschwindet. Bei den Jungen ist die Streuung so gross, dass der Verbleib innerhalb des Untersuchungsgebietes eine Ausnahme darstellt. Es gibt mehrere Funde von Jungvögeln ausserhalb des Gebietes. Diese Funde werden auf S. 32 besprochen; in Tab. 20 kommen sie natürlich nicht zum Vorschein.

Troglodytes aedon. Untersuchungsgebiet: Cleveland, Ohio. KENDEIGH (1944) teilt in seiner Tabelle, S. 17, die Umsiedlungsdistanzen in 0, weniger als 1,000, 1,000—2,000, 2,000—3,000 Fuss u. s. w. ein. Diese Abstände habe ich in m umgerechnet. Der grösste Abstand zwischen den Nistkästen im Untersuchungsgebiet KENDEIGHS betrug (Karte, S. 10) 3,400 m, aber die meisten Nistkästen liegen innerhalb eines kleineren Gebietes.

Phoenicurus phoenicurus. Wie die folgende Art in Wageningen, Holland, studiert. RUITER (Tab. III und X) teilt die Umsiedlungsdistanzen in 0, 1—75, 76—150, 151—225,

Tabelle 20. Abstand zwischen den Nistplätzen zweier aufeinanderfolgender Jahre. Näheres im Text.

♂♂	Abstand in km																		
	0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,5	1,6—2,4	> 2,5	
Muscicapa hypoleuca	8	10	11	10	6	7	—	3	2	1	2	2	3	—	—	—	—		
%	12,8	15,4	16,9	15,4	9,2	10,8	—	4,6	3,1	1,5	3,1	3,1	4,6	—	—	—	—		
Troglodytes aedon	85	146			17			9			10			1			10	—	
%	30,6	17,5	17,5	17,5	2,0	2,0	2,0	1,0	1,0	1,0	1,2	1,2	1,2	0,1	0,1	0,1	9×0,4	—	
Phoenicurus phoenicurus	19	25	11	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—			
%	31,7	41,7	18,3	6,7	1,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—			
Sturnus vulgaris	7	11	1	11															
%	23,3	36,7	3,3	3,3	3,3	3,3	3,3	3,3	3,3	3,3	3,3	3,3	3,3	3,3					
Melospiza melodia	34	21	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—			
%	61,8	38,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—			
Erithacus rubecula	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—			
%	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—			

Tabelle 22. Abstand des ersten Nistplatzes vom Geburtsort.

Jungvögel	Abstand in km																			
	0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,5	1,6—2,4	> 2,5		
Muscicapa hypoleuca	—	—	1	1	—	1	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—		
%																				
Troglodytes aedon	4	23			34			21			24			12			29	7		
%	2,6	5	5	5	7,4	7,4	7,4	4,5	4,5	4,5	5,2	5,2	5,2	2,6	2,6	2,6	9 × 2,1	(1,5)		
Phoenicurus phoenicurus	—	3	4	6	7	6	6	4	4	5	5	4								
%	—	5,6	7,4	11,1	13,0	11,1	11,1	7,4	7,4	9,3	9,3	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5				
Sturnus vulgaris	—	10	6	30																
%	—	21,7	13,0	6,5	6,5	6,5	6,5	6,5	6,5	6,5	6,5	6,5	6,5	6,5						
Melospiza melodia	—	5	10	8	3	3	3	1	—	—	—	—	—	1	1					
%	—	14,3	28,6	22,9	8,6	8,6	8,6	2,9	—	—	—	—	—	2,9	2,9					
Erithacus rubecula	13																			
%																				

226—325 m u.s.w. ein. Ich war also gezwungen eine approximative Berechnung vorzunehmen, um die Werte in Einklang mit der von mir gewählten Einteilung zu bringen. Nach einer Karte RUITERS betrug der grösste Abstand zwischen den Nistkästen mindestens 1,75 km. Da seine Tabelle über die Ortsveränderungen der alten Vögel keine Abstände über 1,200 m enthält, muss es sozusagen noch ein unausgenütztes Marginal für Streuung gegeben haben. Von den Jungen wurden 4 mehr als 1,025 m vom Geburtsort entfernt angetroffen. Ich rechne der Einfachheit halber damit, dass sie zwischen 1,000 und 1,500 m vom Geburtsort entfernt genistet haben; diese Approximation bedeutet nur wenig. Ich gehe bei der statistischen Auswertung der Ergebnisse RUITERS davon aus, dass Vögel, die mehr als 1,500 m umgesiedelt sind, nicht wiedergefunden werden konnten.

Sturnus vulgaris. In Wageningen, Holland, studiert. KLUIJVER teilt die Umsiedlungsdistanzen in 0. 1—30, 31—60, 61—100, 101—200 und 201—1,200 m ein. Was die kürzeren Entfernungen betrifft, habe ich die Ergebnisse approximativ nach meiner Einteilung umgerechnet. Eine Karte des Untersuchungsgebietes zeigt, dass der grösste Abstand zwischen zwei Nistkästen etwa 1 km beträgt. Ist ein Vogel weitere Strecken umgesiedelt, konnte er also nicht wiedergefunden werden.

Melospiza melodia. In Columbus, Ohio, U.S.A. studiert. Mrs NICE veröffentlicht eine Reihe von Karten, die eine ziemlich genaue Berechnung darüber gestatten, wie weit die Vögel umgesiedelt sind. Die Lage der Nester wird freilich nicht in den Karten angegeben, was zu einer kleinen Inexaktheit führt. Mit einer Umsiedlung von 0 m bei der Singammer verstehe ich dass ein Vogel ein Revier hat, das wenigstens teilweise mit dem vorjährigen zusammenfällt (die Mittelpunkte könnten wohl 30 m voneinander entfernt liegen). Der Abstand 0,1 km bedeutet also Umsiedlungsdistanzen zwischen etwa 30 und 150 m. — Die grösste Ausdehnung des Untersuchungsgebietes von Mrs NICE betrug 1,400m. Endlich sei der Vollständigkeit halber erwähnt, dass ich in der Statistik über die Jungen ein Individuum einberechnet habe, das 500 m vom Geburtsort gefangen wurde, über dessen Nisten aber nichts bekannt war.

Erithacus rubecula. In Dartington, England, studiert. LACK legt (1946, S. 135—136) eine Zahl von Karten vor (nur diejenigen vom April kommen hier in Frage), aus denen die Ortstreue der alt beringten Vögel exakt gemessen werden kann. Für die Messung gilt dasselbe, was von der Singammer gesagt wurde. Von dem Verhalten der Jungen sagt LACK (1946, S. 107) nur: »One male occupied the territory of its former parents, another held an adjacent territory, the others were varying distances up to nine hundred yards (etwa 800 m, L.v.H.) from where ringed. If any settled farther away than this, they would probably not have been noticed». LACK (1948) hat soeben die Ortstreue des Rotkehlchens an Hand der gewöhnlichen Beringung mit Aluminiumringen analysiert.

Vergleichen wir zuerst die Männchen, Weibchen und Jungvögel derselben Art und erst danach die verschiedenen Arten miteinander.

Die Männchen streuen sich in der Regel über ein kleineres Areal als die Weibchen. Sehr augenfällig ist das bei meinen Trauerfliegenschnäppern. Und doch umfasst Tabelle 21 nur die ortstreuen Weibchen (Typus 2), während die Mehrheit (Typus 3) so weite Strecken auswandert, dass sie ausserhalb des Untersuchungsgebietes gelangt.

In diesem Zusammenhang muss ein eigentlich selbstverständlicher Umstand erwähnt werden: Wenn nach Tab. 21 20 % der Trauerfliegenschnäpperweibchen im vorjährigen Nistkasten genistet haben, so bedeutet

das nicht, dass 20 % aller Weibchen dieses tun, sondern nur 20 % der Ortstreuen. Diese wiederum machen nur etwa $\frac{1}{3}$ aller Weibchen aus (vgl. S. 31), so dass tatsächlich nur etwa 7 % im vorjährigen Nistkasten brüten.

In Tab. 23 werden die jährlichen Umsiedlungsdistanzen meiner Trauerfliegenschnäpperweibchen mit denjenigen in Kumla, Schweden (ENEMAR) verglichen. Der Unterschied hängt sicher davon ab, dass die Nistkästen in Kumla sehr nahe an einander in Gruppen aufgehängt waren, zwischen denen es keine Niskästen gab. Auswanderung aus einer solchen Gruppe nach einer anderen war eine Ausnahme. Die grösste Entfernung zwischen den Nistkästen betrug in Kumla 3 km.

Tabelle 23. Abstand zwischen den Nistplätzen zweier aufeinanderfolgender Jahre bei den Trauerfliegenschnäpperweibchen an zwei Orten:

	Abstand in km								
	0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8
Lemsjöholm	5	1	2	1	2	3	1	2	—
Kumla	3	11	1	2	1	1	—	—	—

	Abstand in km							
	0,9	1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,5	≤ 1,6
Lemsjöholm	2	1	—	1	1	3	—	—
Kumla	—	—	—	—	—	—	—	—

Auch bei *Troglodytes aedon*, *Phoenicurus phoenicurus* und *Melospiza melodia* ist die Streuung bei den Männchen kleiner als bei den Weibchen. Bei *Erithacus rubecula* waren sämtliche der wenigen von LACK kartierten Individuen, sowohl Weibchen als Männchen, dem vorjährigen Revier treu. (LACKS Analyse der »gewöhnlichen« Beringung mit Aluminiumringen zeigt jedoch, dass etwa fünf Prozent der Alten umsiedeln.) Bei *Sturnus vulgaris* endlich scheint die Streuung beider Geschlechter gleich gross zu sein. Die durchschnittliche Umsiedlungsdistanz der alt beringten Vögel bei den sechs Arten sowie bei den Jungen von drei Arten ist folgende:

	Männchen	Weibchen
<i>Muscicapa hypoleuca</i>	375 m	580 m (Typus 2)
<i>Troglodytes aedon</i>	280 m	410 m
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	110 m	220 m
<i>Sturnus vulgaris</i>	310 m	310 m
<i>Melospiza melodia</i>	30 m	100 m
<i>Erithacus rubecula</i>	0 m	0 m

	Jungvögel
<i>Erithacus rubecula</i>	4 km
<i>Muscicapa hypoleuca</i> (Deutschl.)	4 km
<i>Turdus migratorius</i>	16 km

Bei der Berechnung der Mittelwerte gab es zwei Fehlerquellen, nämlich erstens die bei einigen Untersuchungen verwandte zu grobe Klasseneinteilung (wie etwa: Umsiedlung 0,3—1,2 km), und zweitens die Möglichkeit, dass einzelne Vögel ausserhalb der Untersuchungsgebiete genistet haben und also aus der Statistik wegfallen. Wenn man die Diagramme 2 und 3 betrachtet, scheint dies besonders für Weibchen von *Phoenicurus phoenicurus* und *Troglodytes aedon*, Männchen und Weibchen von *Sturnus vulgaris* und auch die Weibchen des Typus 2 von *Muscicapa hypoleuca* (die Weibchen des Typus 3) verlassen ja immer das Untersuchungsgebiet) in Betracht zu kommen.

Die Berechnung zeigt auf jeden Fall, wie erstaunlich kurze Entfernungen die Umsiedlung der Altvögel im allgemeinen aufweist. Die Jungvögel von drei untersuchten Arten liessen sich im Mittel 4—16 km von ihrem Geburtsort nieder.

Der Unterschied zwischen den Männchen und Weibchen zeigt, dass *nicht die Abstände zwischen den Nistkästen allein die Umsiedlungsdistanzen bestimmen, wie wichtig sie auch sind*. Die mittlere Umsiedlungsdistanz ist offenbar weit kürzer als der Mittelabstand der Nistkästen voneinander. Aus der Tabelle V KLUIJVERS lässt sich der Mittelabstand seiner Nistkästen voneinander auf ungefähr 500 m berechnen. Der Mittelabstand meiner Trauerfliegenschnäppernistkästen voneinander betrug etwa 750 m.

Die mittlere Streuung der Jungvögel ist nicht aus Tab. 22 zu berechnen, da sich allzu viele ausserhalb der betreffenden Untersuchungsgebiete niederlassen. Indessen tritt deutlich zutage, dass die Jungvögel einiger Arten besonders ortstreu sind. So siedelt sich ein grosser Teil der Jungvögel von *Melospiza melodia* nur 0,1—0,3 km vom Geburtsort an. Einen sehr wertvollen Hinweis geben auch die Rückkehrprozente, wenn man sie mit den Überlebensraten vergleicht (vgl. S. 56).

Es scheint, als ob die Ortstreue der Jungen mit derjenigen der Alten parallel sei, d.h., wenn die alten Männchen und Weibchen besonders ortstreu wären, wären es auch die Jungen und vice versa. Nun werden allerdings die Umsiedlungsdistanzen der Alten von ganz lokalen Verhältnissen wie z.B. von dem mittleren Abstand zwischen den Nistkästen stark beeinflusst.

Der Ortstreue (vor allem der Jungen) nach lassen sich die sechs untersuchten Arten in eine Reihenfolge bringen, in der die finnischen *Muscicapa hypoleuca* am wenigsten, *Erithacus rubecula* und *Melospiza melodia* wohl am meisten ortstreu sind.

Diese zwei letzten Arten nisten offen, die vier weniger ortstreuen sind Höhlenbrüter. Man darf vielleicht vermuten, dass die Ortstreue durch die begrenzte Zahl der Nisthöhlen beeinträchtigt wird. Ein Höhlenbrüter, der seine alte Nisthöhle besetzt findet, muss (wenn er nicht den Eindringling vertreibt) eine neue wählen, und es ist nicht immer gesagt, dass eine solche in unmittelbarer Nähe vorhanden ist. Um eine zuverlässige Lösung dieser

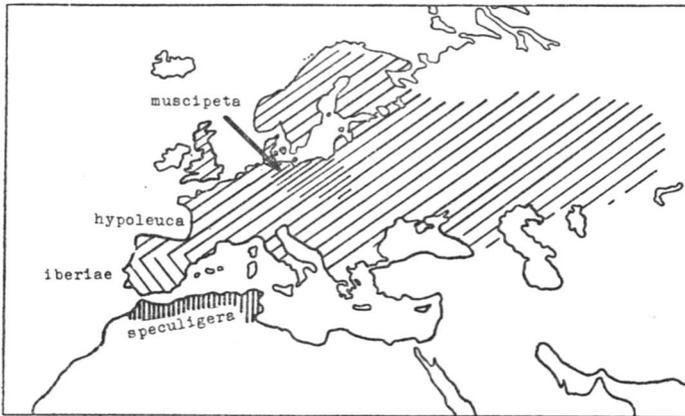
Frage herbeiführen zu können ist jedoch mehr Material über die Ortstreue vor allem der Nicht-höhlenbrüter notwendig.

Der Umstand, dass die Rotkehlchen und Singammern zum Teil Standvögel sind, die vier übrigen Arten nicht, dürfte weniger bedeuten, denn die Mehrheit der Weibchen beider Arten ziehen (LACK, Mrs NICE) und sind dennoch auffallend ortstreu.

Kapitel V. Die Rassenbildung des Trauerfliegenschnäppers.

1. Der Trauer- und der Halsbandfliegenschnäpper.

Muscicapa hypoleuca zerfällt in folgende Rassen: *M. hypoleuca speculigera* in Nordafrika, *M. hypoleuca iberiae* auf der Iberischen Halbinsel und *M. hypoleuca hypoleuca* in Europa, mit Ausnahme u.a. des grössten Teiles der Balkanhalbinsel und Griechenlands,

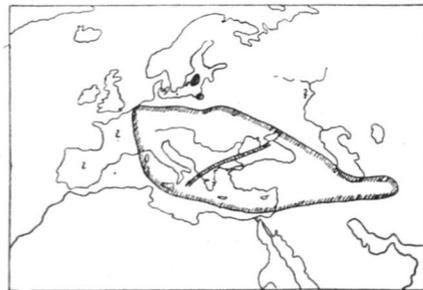


Karte 2. Die Ausbreitung des Trauerfliegenschnäppers.

im Osten bis östlich des Ural (Tomsk). Dazu kommt eine vierte, noch kaum allgemein anerkannte Rasse, *M. hypoleuca muscipeta*, mit einer inselartigen Ausbreitung in Deutschland und Polen, mit Ausnahme dessen nördlicher und östlicher Teile (DROST, 1936, DUNAJEWSKI, MAYAUD).

Karte 2 stellt die Ausbreitung des Trauerfliegenschnäppers dar, hauptsächlich auf Grund der Angaben HARTERTS und NIETHAMMERS. Sie ist nur als eine ganz rohe Skizze aufzufassen. Besonders die östlichen Teile des Ausbreitungsgebietes sind ja sehr ungenügend bekannt.

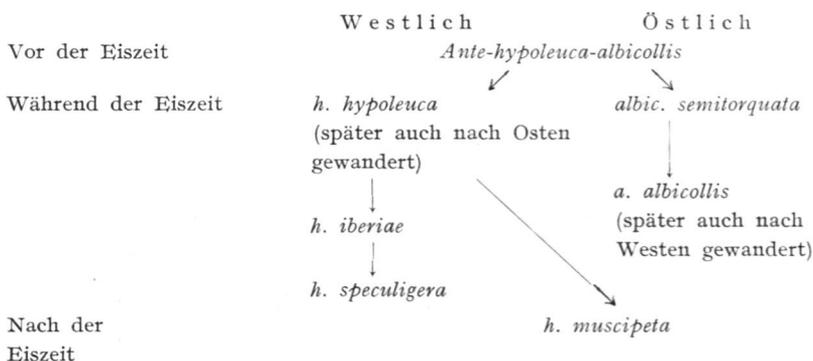
Zur Art *Muscicapa hypoleuca* wurde früher oft noch eine Rasse *semitorquata* gerechnet, die nunmehr als dem Halsbandfliegenschnäpper (*Muscicapa albicollis*) zugehörig angesehen



Karte 3. Die Ausbreitung des Halsbandfliegenschnäppers. Im NW *a. albicollis*, im SF *a. semitorquata*. — Nach BRATTSTRÖM.

wird (STRESEMANN, 1926). Die Ausbreitung des Halsbandfliegenschnäppers wird in Karte 3 dargestellt.

M. hypoleuca speculigera in Nordafrika trägt die Merkmale des Trauerfliegenschnäppers in extremster Ausbildung. *M. albicollis semitorquata* in Südosten scheint morphologisch etwa ein »missing link« zwischen den beiden Arten darzustellen. STRESEMANN (S. 5) fügt die Reservation »scheinbar« hinzu. Da die Gebiete der beiden Arten sich weitgehend überlagern, können sie nicht zu derselben Zeit aus *M. albicollis semitorquata* entstanden sein — Artbildung setzt ja Isolierung voraus. STRESEMANN und nach ihm HUXLEY nehmen deshalb an, dass *M. hypoleuca* nach der Eiszeit von Südwesten, *M. albicollis* von Südosten her vorgedrungen sind. Das hindert meiner Meinung nach kaum daran, dass *semitorquata* eine vermittelnde Stellung zwischen beiden Arten einnimmt. Folgendes Schema deutet die etwaigen Verwandtschaftsverhältnisse an:



Das Gebiet der gemeinsamen Ahnen der beiden Arten wurde vermutlich während des Eismaximums mehr oder weniger vollständig in einen westlichen und einen östlichen Teil gespalten oder aber wirkte die Entfernung als Evolutionsfaktor, so dass sich die Form im Osten in *albicollis semitorquata*, und im Westen in *hypoleuca hypoleuca* umwandelte. Sekundär sind sich dann die aus *a. semitorquata* entstandene Rasse *a. albicollis* und die *h. hypoleuca* wieder begegnet, ohne sich mehr mischen zu können, wie etwa bei dem Speziespaar *Larus argentatus* und *fuscus*.

2. Die Systematik der nord- und mitteleuropäischen Trauerfliegenschnäpper.

Schon seit langem ist bekannt, dass das Prachtkleid der Männchen des Trauerfliegenschnäppers stark variiert. DROST (1936) hat die Trauerfliegenschnäpermännchen in verschiedene Typen eingeteilt, und dadurch einen exakten Vergleich zwischen den Populationen verschiedener Gebiete ermöglicht. Nur muss man sich vergegenwärtigen, dass die Variation fluktuierend ist, so dass die Typeneinteilung gewissermassen willkürlich und ohne scharfe Grenzen sein muss.

Besondere Bedeutung misst DROST der Farbe der Oberseite, des Kopfes, Rückens und Bürzels zu. Die Oberseite ist beim Typus I ganz schwarz, II schwarz mit Ausnahme des Bürzels, der mehr oder weniger

grau-weiss, grau oder braun ist, III überwiegend schwarz, IV etwa zur Hälfte schwarz, zur Hälfte grau bis braun (davon unabhängig, wie die Farben kombiniert sind), V überwiegend grau oder braun aber doch mit deutlichen, schwarzen bis schwarzbraunen Flecken, VI fast einfarbig grau oder braun, aber noch mit kleinen dunklen Flecken oder dunkler Schattierung, was im Felde kaum zu sehen ist, VII endlich einfarbig grau oder braun.

Zu diesen Unterschieden kommen noch andere. So ist die weisse Farbe der Unterseite sowie des Fleckes an der Stirn und an den Flügeln in der Regel klarer bei denjenigen Typen, die auf dem Rücken dunkler gefärbt sind. Bei den Männchen des Typus VII kann der Stirnfleck fehlen, und der Vogel ist dann so weibchenähnlich, dass ich einmal ein neugefangenes Männchen dieses Aussehens für ein Weibchen hielt, bis ich es singen hörte.

Meine Bestimmungen der Farbtypen gründen sich auf Individuen (seit 1943 fast alle beringten), die ich mit den Abbildungen und Diagnosen DROSTs verglichen habe. Einige Jahre hindurch habe ich jedes gefangene Männchen einfach abgezeichnet. An Hand dieser Bilder habe ich prüfen können, wie konstant die Typenbestimmung ist: ich habe i. J. 1947 meine Bilder aus dem Sommer 1943 wieder dem Farbentypus nach bestimmt und bin fast ausnahmslos zu demselben Urteil gekommen wie früher. Dagegen können natürlich verschiedene Personen verschieden urteilen.

Bisweilen habe ich bei Unschlüssigkeit den Farbentypus eines Männchens z.B. als IV—V bezeichnet. Das ist prinzipiell nicht gut. Entweder soll konsequent mit halben Klassen gearbeitet werden oder muss ein Urteil gefällt werden. Jetzt bin ich gezwungen, ein solches Individuum zur Hälfte dem Typus IV zur Hälfte dem Typus V zuzurechnen, um mein Material statistisch auswerten zu können.

Nach DROST und DUNAJEWSKI kann man an Hand der Federtracht entscheiden, ob ein Vogel ein- oder mehrjährig ist. Die Jungen mausern ihre Handschwingen und Steuerfedern im ersten Herbst nicht, und diese sind deshalb im Frühjahr bei einjährigen Individuen stärker abgenutzt als bei mehrjährigen. Je weiter der Sommer vorgeschritten ist, umso undeutlicher wird jedoch dieses Merkmal.

Ich glaube, dass das genannte Merkmal ziemlich zuverlässig ist. Im Sommer 1948 untersuchte ich die Schwingen und vor allem Steuerfedern derjenigen Männchen, die bei ihrer Ankunft unberingt waren. Nur Vögel, die im Mai gefangen wurden, wurden berücksichtigt. Zwölf Männchen hatten mehr oder weniger stark abgenutzte Steuerfedern, nur zwei unabgenutzte. Das eine war sehr dunkel (Farbentypus II), muss also alt gewesen sein (vgl. S. 70), das zweite von mittelmässiger Dunkelheit (Typus IV).

In einigen Fällen scheint der Abnutzungsgrad der Grossfedern als Altersmerkmal weniger zuverlässig zu sein. Von dem (wenigstens) zwei Jahre alten Männchen 53396 (Farbentypus V) habe ich mir notiert, dass die Steuer-

federn ebenso oder fast ebenso abgenutzt waren, wie bei einem einjährigen.

Leider war mir die Arbeit DROSTs über die Altersmerkmale beim Trauerfliegenschnäpper nicht zugänglich, und ich bin erst spät mit der Diagnose DUNAJEWSKIS bekannt geworden, so dass ich hier vielleicht die Möglichkeiten meines Untersuchungsobjektes schlecht ausgenutzt habe.

Das Dunklerwerden der Trauerfliegenschnäpermännchen mit zunehmendem Alter wurde für finnische Vögel durch Beobachtung eines gekäfigten Männchens bestätigt (AHLQVIST), und ist für deutsche Vögel u.a. durch

Tabelle 24. Farbentyp einiger Männchen bei zunehmendem Alter. Alter zur Zeit der Beringung = x Jahre.

♂♂	Alter					
	x	x + 1	x + 2	x + 3	x + 4	x + 5
40515				IV (III)		III
50754	VI			III	II	
50763	V			IV		
50768	III		III			
50769	III		II (III)			
50782	IV		II		II	
50785	V	IV				
50786	IV		III (II)			
54381	IV (V)	III				
54382	III	III				
54386	VI (V)	III	III (II)			
54387	V	III (IV)				
54392	I (II)	II				
54408	IV (III)		III			
55805	V	IV				
55808	VI	V				
55812	VI	III				
55818	IV	II				
55822	III	II				
55829	V	III				
55835	III	III				
55840	III	III				
55843	IV	III				
55877	V	IV	IV			
55881	IV	III	III			
55889	(IV) V	VI	III			
55893	IV	III				
55905	V	IV				
55909	IV	III	II			
53035	III (II)	II				

die Statistik von TRETTAU & MERKEL an beringten Individuen bewiesen. Meine eigenen Beobachtungen stimmen hiermit gut überein (Tab. 24).

Nur in ein paar Ausnahmefällen, die vielleicht von einer unrichtigen Interpretation abhängen, wurden die Männchen mit zunehmendem Alter heller. Es scheint sogar *eine Ausnahme zu sein, dass der Farbentypus eines Männchens von einem Jahr zum anderen unverändert bleibt, wenigstens wenn man das Beringungsjahr mit dem folgenden vergleicht.*

Von 22 Individuen, die im Beringungsjahr (zu einer Zeit da sie zum grössten Teil einjährig sind) und im darauffolgenden Jahre untersucht wurden, war der Durchschnitt für das erste Jahr etwas heller als IV (4,3), für das zweite etwas heller als III (3,2). *Sicher erreicht das Dunklerwerden später bei weitem nicht denselben Grad* (Tab. 25). So erreichte das Männchen 40515 trotz seines Rekordalters (sechs Jahre) nie einen dunkleren Typus als III.

Tabelle 25. Farbentypus alt beringter männlicher Trauerfliegenschnäpper auf Lemsjöholm.
Alter bei der Beringung = x Jahre.

Alter	Farbentypus						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
x Jahre	3	33	43,5	30	30,5	19	8
x + 1 Jahr	—	5	12	4	1	1	—
x + 2 Jahre	—	4	6	1	—	—	—
x + 3 »	—	—	1	2	—	—	—
x + 4 »	—	2	—	—	—	—	—
x + 5 »	—	—	1	—	—	—	—

Das Material über die älteren Individuen ist in jeder Jahresklasse zu klein (Tab. 25), aber wenn wir alle älteren Männchen summieren, erhalten wir verhältnismässig zuverlässige Mittelwerte der Farbentypen:

Männchen im Beringungsjahre	3,84 ± 0,12	} Diff. 0,67 ± 0,23
Im Jahre nach der Beringung	3,17 ± 0,20	
Ältere Männchen	2,82 ± 0,15	

Das Dunklerwerden nach dem zweiten Lebensjahr ist nicht statistisch ganz sicher, jedoch wahrscheinlich. Die wenigen Fälle, in denen die Entwicklung des Farbentypus eines Männchens nach dem zweiten Lebensjahr verfolgt werden konnte, zeugen in derselben Richtung (vgl. Tab. 24 sowie TRETTAU & MERKEL, Tab. S. 88 und 89).

Es gilt nun den Farbentypus der finnischen Trauerfliegenschnäpper-männchen mit demjenigen aus den übrigen nordischen Ländern sowie Deutschland zu vergleichen (Tab. 26).

Tabelle 26. Farbentypus der Männchen der nördlichen Trauerfliegenschnäpper.

	Farbentypus						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
Einjährige Norwegen und Schweden, DROST	—	1	1	6	5	3	—
» Südwestfinnland	—	—	1	2	2	—	—
Mehrjährige Norwegen und Schweden, DROST	—	4	11	6	—	—	—
» Südwestfinnland	—	11	20	7	1	1	—

DROST hat das Alter an Hand der Federtracht der Bälge bestimmt; das Alter meiner Fliegenschnäpper war durch Beringung bekannt. — Die Übereinstimmung der Farbentypen der finnischen und skandinavischen Trauerfliegenschnäpper ist sehr gut.

Vergleichen wir jetzt die mitteleuropäischen und finnischen Männchen (Tab. 27).

Tabelle 27. Farbentypus der Männchen der schlesischen (TRETtau & MERKEL) und finnischen Trauerfliegenschnäpper.

	Farbentypus						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
1-jährige Schlesien, TRETtau & MERKEL	—	—	—	—	—	6 1/2	6 1/2
» SW Finnland	—	—	1	2	2	—	—
Das ganze Material Schlesien, TRETtau & MERKEL	—	—	8	9	29 1/2	27	31 1/2
» SW Finnland	3	44	64 1/2	39	33 1/2	20	8

In dem »ganzen Material« für SW Finnland werden Individuen, die in verschiedenen Jahren untersucht wurden, als verschiedene Individuen bezeichnet. Da nicht immer alle alten Männchen eingefangen wurden (ich konnte ja ihre Identität durch Ablesen der Farbringe feststellen), enthält »das ganze Material« für SW Finnland verhältnismässig etwas zu viele junge Individuen. Dies dürfte indessen keine grössere Rolle spielen, so dass es sich nicht lohnt, eine Korrektur einzuführen.

Die Mittelwerte der schlesischen und südwestfinnischen Männchen sind folgende:

Einjährige	Schlesien	6,5 ± 0,14	} Diff. 2,3 ± 0,36
»	Lemsjöholm	4,2 ± 0,33	
Das ganze Material	Schlesien	5,6 ± 0,12	} Diff. 1,9 ± 0,16
» » »	Lemsjöholm	3,7 ± 0,10	

Die Aufstellung bestätigt vollends die Feststellung DROSTs, dass die nordischen Männchen durchschnittlich an der Oberseite dunkler sind als die mitteleuropäischen. Sämtliche Männchen in Finnland und Schlesien können indessen nicht von einander unterschieden werden, nicht einmal,

wenn das Alter bekannt ist. Nur scheint *der Typus VII unter den alten finnländischen Männchen zu fehlen* (vgl. Tab. 26) und auch VI ist sehr selten, während wiederum *bei den schlesischen Vögeln keine Individuen des Typus I und II gefunden wurden*. Unter den deutschen Durchzüglern werden dagegen dunkle Männchen festgestellt, die offenbar aus der nördlichen Population stammen (DROST, BANZHAF).

Von den übrigen körperlichen Merkmalen habe ich nur die Flügelänge gründlicher untersucht. Die Mittelwerte der Männchen (in mm) aus verschiedenen Gebieten sind folgende:

Lemsjöholm (eigene Messungen)	79,0±0,26	(25 Ind.)
Durchzügler auf der Greifswalder Oie (NIETHAMMER)	81	(28 Ind.)
Schweden (eigene Messungen)	79,1±0,15	(79 Ind.)
E Polen und Russland (DUNAJEWSKI)	80,1±0,29	(28 Ind.)
Deutschland (NIETHAMMER)	79,7	(26 Ind.)
Schlesien (TRETtau und MERKEL)	79,5	(16 Ind.)
Deutschland und W Polen (DUNAJEWSKI)	79,5±0,68	(13 Ind.)

Die Lemsjöholmer Vögel wurden lebendig von mir gemessen. Dasselbe gilt für die von TRETtau und MERKEL studierten schlesischen Vögel. Das Material aus dem Osten Polens und aus Russland sowie Deutschland und dem Westen Polens stammt von DUNAJEWSKI. Die schwedischen Vögel stammen aus Naturhistoriska Riksmuseet i Stockholm, Göteborgs Naturhistoriska Museum und der Sammlung von Graf Zedlitz. Die Messungen wurden von mir ausgeführt.

Die Durchzügler auf der Greifswalder Oie sind nördlich bzw. nordöstlich beheimatete Vögel, deren Wanderwege erheblich länger sind als diejenigen mitteldeutscher Brutvögel (NIETHAMMER). NIETHAMMER glaubt nun gefunden zu haben, dass die nördlichen Vögel langflügeliger sind als die mitteleuropäischen. Leider versäumt er, wie so viele andere Systematiker, seine Werte variationsstatistisch zu analysieren.

DUNAJEWSKI teilt Messungen an acht schwedischen Männchen mit, deren Flügelänge im Mittel $77,25 \pm 0,55$ mm betrug. Selbst beachtet er nicht, dass dieser Wert unter seinem Mittelwert für E Polen und Russland liegt. Meine zwecks Kontrolle dieses Ergebnisses ausgeführten Messungen zeigen jedoch, dass die Flügelänge der nördlichen Vögel nicht so kurz ist. Meine Mittelwerte liegen allerdings weit unter den von NIETHAMMER angeführten Werten, die sich auf Messungen von B a n z h a f an Vögeln im Fleisch gründen.

Ein definitives Urteil über die Flügelänge der Trauerfliegenschnäpper kann also noch nicht gefällt werden. Es scheint mir unsicher, ob zwei verschiedene Forscher in völlig übereinstimmender Weise messen können. Zustand und Alter der Bälge bedeutet sicher auch viel.

Das Flügelmass bei den Weibchen ist kleiner als bei den Männchen: bei vier Lemsjöholmer Weibchen war es 78 mm, bei vier 77 mm und bei einem 76 mm.

Der Unterschied der Farbtracht der männlichen Trauerfliegenschnäpper in Nord- und Mitteleuropa motiviert die Unterscheidung der letzten als eine besondere Rasse, *M. hypoleuca muscipeta* (vgl. DUNAJEWSKI und MAYAUD). Alle Männchen im Verbreitungsgebiet von *muscipeta* unterscheiden sich wie gesagt nicht von allen im Gebiet der Nominatrasse aber die Frequenz der Typen ist in den beiden Gebieten verschieden.

Es scheint ziemlich sicher, dass die Farbentypen durch Erbanlagen bedingt sind. Wir haben es hier mit Erbanlagen zu tun, deren Wirkung geschlechtsbegrenzt ist, denn der Unterschied zwischen den Weibchen der beiden Rassen ist offenbar gering.

Die Entstehung eines sog. Fortschrittskleides bei den Männchen kommt bei verschiedenen Kleinvogelarten vor. Wir finden es z.B. bei *Muscicapa parva*, wo alte Männchen im Prachtkleid eine schöne rote Kehle haben.

Die Ausbildung des »Fortschrittskleides« erinnert an das Dunklerwerden der Kopfhare beim Menschen. Kinder werden oft mit ziemlich dunklem Haar geboren, das schnell von blondem ersetzt wird. Während der Pubertät wird es wieder dunkler.

LENZ hat eine Erklärung vorgeschlagen, die einleuchtend scheint. Vor der Geburt hat das Kind die Hormone der Mutter, aber die Menge wird nach der Geburt rasch kleiner und erst bei der Pubertät durch eigene Hormonproduktion des Individuums ersetzt. Das Ausmass des Nachdunkelns unter dem Einfluss der Hormone wird aber durch erbliche Pigment- oder Strukturanlagen bestimmt. Fehlen diese Anlagen, so bleibt das Individuum trotz der Geschlechtsreife blond.

Die asexuelle Federtracht, die die Trauerfliegenschnäppermännchen im Spätsommer anlegen, ist sehr weibchenartig. Die Produktion an männlichem Geschlechtshormon ist sicher zu dieser Zeit gehemmt. Die erste Frühjahrsmauser des Männchens ist unvollständig (vgl. die stark abgenutzten Schwingen im Frühling) und die Folge davon ein »Hemmungskleid«. Ob dabei auch ein niedriger Hormonspiegel zur Zeit der Mauser mitspielt, kann noch nicht entschieden werden. Bei der zweiten Frühjahrsmauser wird indessen die Oberseite des Vogels annähernd so dunkel, wie es die Erbanlagen erlauben. Später verändert sich sein Typ nur wenig zum Dunkleren hin.

Nach MAYAUD liegen bei den dunkleren und lichterem Männchen keine sicheren Unterschiede in Bezug auf die Grösse der Hoden vor. Das stimmt mit der Hypothese überein, dass nicht die Hormonproduktion an und für sich den Farbentypus bestimmt, sondern Erbanlagen, die ihre Wirkung bei einem bestimmten Hormonspiegel entfalten können.

KOCH hat junge Trauerfliegenschnäppermännchen im ersten Herbst mit Hypophysenvorderlappenhormon injiziert, nachdem ihr Gefieder teilweise weggerupft war. Das Kleid war nach der Behandlung unverändert grau. Die Schlussfolgerung KOCHS besagt, das dunkle Brutkleid der Art ist »keine Funktion erhöhter innersekretorischer Tätigkeit, also auch kein Altersmerkmal, sondern ist vererbungsmässig festgelegt«. Danach folgt aber folgende Reservation: »Dieser Befund schliesst jedoch nicht aus, dass innerhalb der für die beiden Formen gegebenen Grenzen mit zunehmendem Alter ein Dunklerwerden des Gefieders möglich ist«. Die Formulierung des Verfassers scheint mir unklar. Soll das Dunklerwerden mit zunehmendem Alter möglich sein aber nur ausnahmsweise vorkommen, oder soll es Regel sein? Und welche wäre im letzteren Falle die Ursache des Dunklerwerdens, wenn es nicht die Hormone sind? Und wie ist es möglich, dass das Dunklerwerden »kein Altersmerkmal« wäre, da es längst bewiesen ist, dass mehrjährige Vögel dunkler sind als einjährige. Die Versuchsvogel KOCHS wurden nur mit Hypophysenvorderlappenhormon behandelt. Können nicht andere Hormone, wie etwa das männliche Geschlechtshormon, notwendig sein um das Dunklerwerden hervorzurufen?

MAYAUD nimmt an, dass das Vorkommen der Männchen von intermediärem Typ auf »une heterozygotie très fréquente« beruht. Es ist unwahrscheinlich, dass die Farbenvaria-

tion durch nur zwei Allele bedingt sein könnte, von denen die eine im homozygotischen Zustand eine ganz dunkle, die andere eine ganz helle Oberseite hervorrufen sollte, während die Heterozygoten Mischtypen seien. In diesem Falle dürfte man kaum die gleitenden Übergänge zwischen den extrem dunklen und extrem hellen Individuen finden, die jetzt die grosse Mehrzahl aller Individuen ausmachen. Auch müssten in der mitteleuropäischen Population ganz dunkle Typen (I und II), in der nordischen helle (VII) herausmünden, was nicht der Fall ist.

Derartige Quantitätsunterschiede werden ja sehr oft durch das Zusammenspiel mehrerer Erbanlagen (Polygenie) bedingt, die, wenn sie alle vorhanden sind, extreme Grösse, Farbe u.s.w. hervorrufen. Wenn einige dieser Gene vorhanden sind, andere fehlen (d.h. durch Allele ersetzt sind, die nicht in der Richtung einer stärkeren Farbe, grösseren Form u.s.w. wirken), erhält man Zwischenformen wie etwa die Farbentypen III—V. Fehlen diese Gene wiederum ganz, erhalten wir Typen mit einem »gehemmten« Kleid.

Die Untersuchungen NACHTSHEIMS über die Haarfarbe des Kaninchens zeigen, dass die Intensität der Farbe noch in anderer Weise beeinflusst werden kann, nämlich durch eine Serie multipler Allelomorphen, deren eines Extrem den übrigen Genen der Haarfarbe volle Wirkung erlauben, deren anderes ihre Wirkung vollständig hemmt, so dass das Individuum albinistisch bleibt. Zwischen diesen gibt es eine Reihe von Allelen, die eine mehr oder weniger vollständige Pigmentierung des Haares erlauben. Diese Erklärung könnte mutatis mutandis auch auf die Trauerfliegenschnäpper übertragen werden; dass albinistische Männchen nicht bekannt sind bedeutet wenig, denn sie werden vermutlich von der Selektion ausgemerzt.

Es gibt also z.Z. keine Möglichkeiten eine endgültige Klärung der genetischen Bedingungen der männlichen Farbentypen herbeizuführen.

Da das Gebiet von *Muscicapa hypoleuca muscipeta* inselartig im Gebiet des dunkleren *M. hypoleuca hypoleuca* liegt, und auch die übrigen *hypoleuca*-Rassen dunkel zu sein scheinen, muss man annehmen, dass die erstgenannte Form jünger ist (DUNAJEWSKI).

Der Unterschied zwischen den nord- und mitteleuropäischen Trauerfliegenschnäppern besteht nicht nur in den Farbenmerkmalen der Männchen. Die mitteleuropäischen Trauerfliegenschnäpper scheinen, wie ich früher gezeigt habe, viel ortstreuer zu sein. Dieser Unterschied gibt sich vor allem bei den einjährigen Vögeln sowie den alten Weibchen zu erkennen, während die alten Männchen auch im Norden sehr ortstreu sind.

* * *

Hier sei noch eine Frage erörtert, die eigentlich zum Kapitel Ortstreue gehört, aber erst die Klärung der Farbentypen erforderte. Wieviele der Männchen sind im Beringungsjahre alt, wieviele einjährig? In Tab. 28 habe ich mein Material zur Beleuchtung dieses Problems gesammelt.

Tabelle 28. Farbentypen alter, junger und neueingewanderter (x-jähriger) Trauerfliegenschnäpermännchen auf Lemsjöholm.

Alter	Farbentypus						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
Mehrere Jahre (beringt)	—	11	20	7	1	1	—
x Jahre	3	33	43,5	30	30,5	19	8
1 Jahr (beringt)	—	—	1	2	2	—	—
Neueingewanderte mit abgenutzten Schwingen	—	—	3	2	2	1	1

Die »Neueingewanderten mit abgenutzten Schwingen« sind, wie früher angeführt, wahrscheinlich einjährig. Rechnen wir sie als solche erhalten wir folgende Mittelwerte der Farbentypen:

Einjährige	4,36	} Diff. = 0,52
x-jährige	3,84	
Alte	3,08	} Diff. = 0,81

Das Material über die Farbentypen der einjährigen Vögel, zumal dasjenige, das an beringten Individuen gewonnen ist, ist gar zu gering. Jedenfalls kann nicht geleugnet werden, dass es unter den Neueingewanderten viele dunkle Männchen gibt, die nicht einjährig gewesen sein können. Alle Männchen der Typen I und II sowie ein Teil derjenigen des Typus III und vermutlich noch einige hellere müssen alt gewesen sein. Von den 167 von mir untersuchten x-jährigen (neueingewanderten) Männchen, muss man von insgesamt wenigstens 50, d.h. fast ein Drittel, vermuten, dass sie im Beringungsjahr alt waren.

Die Analyse die sich auf den Abnutzungsgrad der Steuerfedern gründete, ergab nur ein altes Männchen auf sieben Beringte. Das Material bestand aber nur aus 14 Vögeln.

Der verhältnismässig hohe Anteil der im Beringungsjahre alten Männchen könnte so verstanden werden, dass die alten Männchen weniger ortstreu seien, als ich es früher (Kap. II) dargestellt habe. Ehe ich meine Stellungnahme in dieser Hinsicht aufgebe, will ich aber auf eine näherliegende Möglichkeit hinweisen.

Jedes Jahr ist eine Anzahl Vögel unberingt geblieben. Es sind Individuen, die unerreichbar in natürlichen Höhlungen nisteten, die ihre Brut früh verloren und schliesslich ungepaarte Männchen, oder Männchen mit nur Vor- oder Nebenrevieren im Gebiet. Insgesamt blieben 1941—1947 59 Männchen unberingt (einige von diesen können freilich später nach anderen Revieren übergesiedelt und dort beringt worden sein, ohne dass ihre Identität festzustellen war). Von diesen müssen etwa 25 den Winter überlebt haben. Wenn also 50 (oder etwas mehr) alte Männchen unter den neuberingten waren, so kann ein beträchtlicher Teil, wohl fast die Hälfte, Vögel sein, die im vorhergehenden Jahr unberingt blieben.

Da nun ungepaarte Individuen unter den einjährigen besonders zahlreich zu sein scheinen, ist es möglich, dass noch andere einjährige Männchen unbemerkt im Gebiet nur für kurze Zeit ein Revier behauptet oder gar ohne Revierbehauptung dort verweilt haben. Es ist also nicht wahrscheinlich, dass es unter denjenigen Männchen, die im Beringungsjahr alt sind, wirklich in grösserem Masse solche gibt, die als Alte von aussen her ins Gebiet eingewandert sind.

Dass die meisten Männchen, die sich im Gebiet niederlassen, ohne hier ausgebrütet zu sein, einjährig sind, ist sicher, und zeigt auf jeden Fall, dass die alten Männchen weit ortstreuer sind als die einjährigen.

Kap. VI. Rassenbildung und Ortstreue.

1. Ortstreue und Populationsdichte als Voraussetzungen der Rassenbildung.

Mutabilität, Selektion, Isolierung und Populationsdichte bestimmen zusammen den Verlauf der Evolution. Die selbständige Rolle der beiden letztgenannten Faktoren ist besonders von SEWALL WRIGHT (1940, 1943) dargetan worden. Er hat u. a. gezeigt, dass eine Art auch bei gleicher Mutabilität und Selektion in ihrem ganzen Verbreitungsgebiet in Populationen mit verschiedener Genfrequenz differenziert werden kann, wenn sich die Individuen aus allen Teilen des Verbreitungsgebietes nicht regellos mit einander fortpflanzen (Panmixie). Das Ausmass der Differenzierung hängt nach WRIGHT ausser von dem Grade der Isolierung von der Populationsgrösse ab.

Die geographische Isolierung durch Meere, Gebirgsketten, Wüsten und dgl. ist nur ein Spezialfall. Die Populationen können durch *den Abstand isoliert sein*. Die Beringungsergebnisse haben gezeigt, dass bei den Vögeln wenigstens in der Regel keine Panmixie herrscht, sondern dass die Nachkommen eines Paares mehr oder weniger stark tendieren, nach dem Geburtsort oder dessen Nähe zurückzukehren.

Bei anderen Tiergruppen wissen wir weit weniger über die »Ortstreue«. Die Markierung an Fischen, Nagetieren verschiedener Art und Fledermäusen haben allerdings wertvolle Ergebnisse geliefert. Bei der Tsetsefliege fand JACKSON eine Gebundenheit an ein »home territory«. N. W. und E. A. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY sowie DOBZHANSKY und WRIGHT haben mit charakteristischen Erbmerkmalen markierte Taufiegen im Gelände freigelassen und ihre Ausbreitung studiert. FISHER und FORD haben die Streuung markierter Schmetterlinge untersucht, u. s. w.

Wenn man die Nistorte der Vögel einer Generation als Ausgangspunkt nimmt, liegen die Nistplätze der Jungen auf kleinerem oder grösserem Abstand von diesen, was durch die Standardabweichung σ_m ($m = \text{migratio}$) der Abstände zwischen den Nistplätzen und Geburtsplätzen ausgedrückt werden kann. Nach DOBZHANSKY & WRIGHT (1943, S. 335) kann angenommen werden, dass die sogenannte random breeding oder *panmictic unit* (the population from which the parents of any given individual may be considered to be drawn at random) ein Areal bewohnt, das gleich dem Areal eines Kreises mit dem Radius σ_m ist. Von den Eltern der im Zentrum dieses Kreises wohnenden Individuen werden nur 36,8 % ausserhalb des Kreises geboren. Die Populationsstärke der panmictic unit wird von WRIGHT mit N bezeichnet.

Bei der Analyse der Bedeutung der Isolierung durch Abstand für die Rassenbildung spielt die Grösse der panmictic unit eine entscheidende Rolle. Diese Analyse muss in drei Stufen durchgeführt werden: 1) Berechnung

von σ_m , 2) Berechnung von N , 3) Vergleich zwischen dem Radius der panmictic unit und dem Radius des Areals der Art oder Vergleich von N mit dem Totalbestand (N_t) der Art.

1) *Berechnung von σ_m* . Hinsichtlich dieser Kalküle kann auf die Erörterung der Ausbreitung der Vögel (Kap. IV:2) hingewiesen werden. Ich habe gezeigt, dass die Streuung einer Generation von Kleinvögeln von ihren Geburtsplätzen praktisch genommen der mittleren Streuung der zum ersten Mal nistenden Individuen von ihren Geburtsplätzen gleichkommt, da die Streuung der Alten meist ganz geringfügig ist. Für drei Arten konnte σ_m berechnet werden:

<i>Turdus migratorius</i>	53 km
<i>Erithacus rubecula</i>	8 km
<i>Muscicapa hypoleuca</i> (in Deutschland) ..	5,5 km

Schon früher habe ich gezeigt, dass die Ortstreue lokalen und wahrscheinlich auch regionalen Unterschieden unterworfen sein kann. Dies gilt wenigstens für den Trauerfliegenschnäpper; die mitteleuropäischen sind wahrscheinlich ortstreuer als die nördlichen (Kap. III). Das Verwenden der oben angegebenen Werte von σ_m als typisch für die betreffenden Arten ist also eine Approximation. Nur bei *Turdus migratorius* stammen die Berührungsergebnisse aus einem grösseren Gebiet (FARNER) und sie spiegeln also vermutlich die Verhältnisse bei der Art richtiger wieder.

Das Areal der panmictic unit lässt sich nun für die drei Arten berechnen:

<i>Turdus migratorius</i>	8,800 km ²
<i>Erithacus rubecula</i>	200 km ²
<i>Muscicapa hypoleuca</i>	94 km ²

2) *Berechnung von N* . Um die Grösse der panmictic unit berechnen zu können, müssen wir die mittlere Dichte der betreffenden Arten kennen.

Ich kenne die amerikanischen bird censuses zu wenig um zu wissen, ob die Abundanzverhältnisse von *Turdus migratorius* genügend klargelegt worden sind. Von den beiden anderen Arten sind Abundanzwerte u.a. aus Finnland zugänglich. Die Zahl der in Südfinnland (bis zur Südgrenze des Regierungsbezirks Oulu, etwa 64° n. Br.) nistenden Trauerfliegenschnäpper wird von MERIKALLIO auf 417.000 Paare, die Zahl der Rotkehlchen auf 478.000 Paare geschätzt. Nördlicher werden die Arten weit spärlicher, so dass ihre Zahl in ganz Finnland auf nur 469.000 bzw. 512.000 geschätzt wird.

Es sei hervorgehoben, dass Trauerfliegenschnäpper und Rotkehlchen freilich bei uns verhältnismässig individuenreich sind, dass aber zwei Arten, *Phylloscopus trochilus* und *Fringilla coelebs*, nach MERIKALLIO mehr als zehnmal zahlreicher sind.

Wenn man die Zahl der Paare in Südfinnland mit dem Landareal teilt (die Berechnung MERIKALLIOS ist natürlich den entgegengesetzten Weg gegangen), erhält man als mittlere Dichte der beiden Arten 2,3 bzw. 2,7 Paare/km².

SOVERI fand für Lammi, ein Kirchspiel in Südfinnland, eine mittlere Dichte von 9 Paare/km² für den Trauerfliegenschnäpper, 7 Paare/km² für das Rotkehlchen. Lokale Dichteunterschiede können natürlich vorkommen. Doch scheint es fraglich, ob nicht die Werte SOVERIS jedenfalls in bezug auf den Trauerfliegenschnäpper zu hoch sind. Die Abundanz meiner Trauerfliegenschnäpper auf Lemsjöholm ist nicht viel höher, obwohl ich seit acht Jahren energisch Nistkästen aufgehängt habe. Wie ich früher hervorgehoben habe (v. HAARTMAN 1945, S. 13—15) läuft man bei der Probeflächenmethode, der sich SOVERI bedient hat, die Gefahr, dass diejenigen Arten überschätzt werden, die sehr grosse, oder noch schlimmer, mehrere Reviere behaupten, wie eber der Trauerfliegenschnäpper.

OLSSON (1947) fand in einem Gebiet am Fluss Dalälven im mittleren Schweden folgende Abundanzwerte: Trauerfliegenschnäpper 4,6 Paare/km², Rotkehlchen 7,5 Paare/km².

Verwenden wir die Abundanzwerte MERIKALLIOS für Südfinnland können wir die Grösse der panmictic unit bei zwei Arten berechnen:

Muscicapa hypoleuca	215 Paare
Erithacus rubecula	540 Paare

Es muss hier nachdrücklich hervorgehoben werden, dass diese Werte nur grobe Approximationen sind. Sie sollen nur zeigen von welcher Gröszenordnung die panmictic unit bei den Kleinvögeln sein kann. Dass die panmictic unit bei *Turdus migratorius* weit grösser sein muss, ist ohne weiteres klar.

Es ist auch zu bemerken, dass σ_m für die deutschen Trauerfliegenschnäpper sicher weit kleiner ist als für die gesamte Art, wenn man ihr ganzes Ausbreitungsgebiet berücksichtigt.

PALMGREN (1942) erörtert die Rolle der Populationszahl für die Rassenbildung der Vögel. Leider sind wir nicht überall über die Vogeldichte gleich gut unterrichtet wie in Finnland, wo die Ornithologie seit PALMGRENS Arbeit *Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands* (1930) systematisch versucht hat die Populationszahlen der Vogelarten zu erfassen.

3) *Vergleich des Areal der panmictic unit mit dem Areal der Art.* WRIGHT (1943, S. 124) urteilt über den Effekt der Grösse der panmictic unit:

»It is apparent that there is a great deal of local differentiation if the random breeding unit is as small as 10, even within a territory the diameter of which is only ten times of the unit. If the unit has an effective size of 100, differentiation becomes important only at much greater relative distances. If the effective size is 1,000, there is only slight differentiation at enormous distances. If it is as large as 10,000 the situation is substantially the same as if there were panmixia throughout any conceivable range.»

Die Grösse der panmictic unit ist bei den Vögeln wohl nie nur 10; bei den drei oben studierten Arten überstieg sie in allen Fällen 100.

Das Areal der panmictic unit betrug bei *Erithacus rubecula* 200 km², bei *Muscicapa hypoleuca* etwa die Hälfte davon. Die Totalareale der beiden Arten umfassen etwa 12.500.000 km² bzw. 10.000.000 km². Die panmictic unit verhält sich also bei diesen beiden Arten zum Totalareal etwa wie 1 : 10⁵. Setzt man voraus, dass die Populationsdichte überall dieselbe ist, verhält sich N zu N_t wie 1 : 10⁵. Der Radius der panmictic unit verhält sich zum Radius des Totalareals wie 1 : 10^{2 1/2}.

Aus den Figuren 1—3 WRIGHTS (1943, S. 122) erhellt, dass die zufalls-mässige Variation der Genfrequenzen bei Arten von der Ortstreue und Populationsdichte wie die hier untersuchten Arten ziemlich beschränkt sein muss.

Als effektive Grösse der panmictic unit fanden DOBZHANSKY & WRIGHT bei *Drosophila pseudoobscura* etwa 500—1,000 Individuen, also etwa dasselbe wie bei den oben erörterten beiden Kleinvogelarten. Doch besteht der grosse Unterschied zwischen den Taufliegen und den Kleinvögeln, dass σ_m für die Ersteren nur 200—250 m, für die Letzteren von 5,5 bis über 50 km beträgt.

Wir verstehen also, dass die Rassenbildung der Kleinvögel innerhalb zusammenhängender kontinentaler Gebiete im allgemeinen ziemlich beschränkt ist. Vermutlich muss bei den meisten Arten die Selektion in die Wagschale fallen, damit die Variation der Genfrequenzen so prononciert wird, dass man von einer Rassenbildung sprechen kann. Nur bei sehr ortstreuen Arten liegen vielleicht die Verhältnisse anders. Zu diesen Arten gehört wohl die amerikanische Singammer. Bei ihr ist die Rassenbildung sehr stark, ohne dass die Populationen durch irgendwelche bedeutenden geographischen Hindernisse voneinander geschieden werden. MILLER hat neulich versucht die Beringungsergebnisse mrs NICES an dieser Art nach evolutionistischen Gesichtspunkten auszuwerten. Leider wissen wir nur, wieviele Prozent der Jungvögel innerhalb des Untersuchungsgebietes von mrs NICE nisteten, während die Umsiedlungsdistancen der übrigen unbekannt blieben.

Folgende zwei Umstände, die bisher unberücksichtigt blieben, wirken noch auf die Möglichkeit zur Differentiierung ein. Erstens wird die Differentiierung stärker, falls die Art nicht gleichmässig verbreitet ist und zweitens beschränken »long range dispersals« die Differentiierung.

Die Ausbreitung einer Art ist vermutlich selten auch annähernd gleichmässig. Beim Trauerfliegenschnäpper, der nicht in gleich grosser Zahl in allen Waldtypen nistet, ist das jedenfalls nicht der Fall. KALELA (1938) veröffentlicht Karten, die schön zeigen, wie mehrere Arten in einem Gebiet in Südfinnland vor allem auf die »Hainzentren« konzentriert ist.

Bei einigen Küstenvögeln Finnlands scheint die Ausbreitung noch weniger

gleichmässig zu sein (v. HAARTMAN 1948a). Es wäre interessant die lokale Differentiierung z.B. bei *Hydroprogne caspia* zu untersuchen.

Was die »long range dispersals« betrifft, so kommen sie vermutlich bei den meisten Arten vor (vgl. was auf S. 59 über *Turdus migratorius*, *Erithacus rubecula* und *Muscicapa hypoleuca* gesagt ist). KENDEIGH führt einen Fall an, in dem ein im Gebiet von *Troglodytes aedon baldwini* geborener Vogel im Gebiet von *T. aedon parkmani* genistet hat. Bei den Anatiden kommt »Abmigration« (THOMSON) von beringten Vögeln verhältnismässig oft vor; ihre Rassenbildung ist sehr schwach (vgl. z.B. HUXLEY). Sogar ein sehr schwacher Austausch von Individuen zwischen zwei voneinander fern gelegenen Gebieten genügt nach WRIGHT um die Differentiierung beträchtlich zu hemmen.

2. Vergleich der Rassenbildung bei sechs Kleinvogelarten.

Man hat früher versucht durch indirekte Methoden einen Einfluss der Ortstreue auf die Rassenbildung nachzuweisen. RENSCH teilt die paläarktischen Vogelarten in Grossvögel sowie migrierende und nicht-migrierende Kleinvögel ein und meint, die letzteren seien am meisten, die ersteren am wenigsten ortstreu. Es gelingt ihm zu zeigen, dass die Rassenbildung in gleicher Proportion zu der vermuteten Ortstreue steht.

Die Annahme, dass Grossvögel weniger ortstreu sind als Kleinvögel wird bestätigt, wenn man die Ortstreue des Weissen Storches (HORNBERGER) mit derjenigen von *Turdus migratorius* (FARNER) vergleicht; bei den Störchen ist die Streuung etwas grösser. Die Beringungsergebnisse haben aber bisher nicht ausreichend bestätigt, dass Zugvögel weniger ortstreu seien als Standvögel. Noch wichtiger ist vielleicht der Umstand, dass die Grossvögel zugleich durchschnittlich individuenärmer sind als die Kleinvögel. FISHER hat gezeigt, dass die Masse der Vogelei innerhalb natürlicher taxonomischer Gruppen umso stärker variieren je individuenreicher die Arten sind.

Lässt sich nun irgend eine Korrelation zwischen der Ortstreue und der Zahl der Rassen feststellen?

Die Antwort hängt natürlich z.T. davon ab, wie zuverlässig die Analyse der Ortstreue ist. Man muss weiter die Möglichkeit berücksichtigen, dass die Ortstreue in verschiedenen Teilen des Ausbreitungsgebietes variiert, wie es beim Trauerfliegenschnäpper der Fall ist.

Nach Tab. 17 und 18 scheinen folgende Arten (vor allem ihre Jungen) besonders ortstreu zu sein (die Zahl der Rassen in Klammern):

Melospiza melodia (28)

Icterus spurius (keine)

Sturnus vulgaris (13)

Erithacus rubecula (8)

Charadrius hiaticula (4)

Zu den weniger ortstreuere Arten gehören:

Seiurus atricapillus (keine)	Troglodytes aedon (3)
Protonotaria citrea (keine)	Sialia sialis (3)
Iridoprocne bicolor (keine)	Arenaria interpres (4)

Die Zahl der Rassen ist für die amerikanischen Arten hauptsächlich nach RIDGWAY, für die europäischen nach HARTERT und NIETHAMMER angeführt. Andere Autoren, die konsultiert worden sind, werden in Tab. 29 angeführt.

Eine sichere Relation zwischen Rassenbildung und Ortstreuung lässt sich nicht aus den obigen Daten feststellen, die nicht in jeder Hinsicht exakt genug sind. Bemerkenswert ist auf jeden Fall, dass *Iridoprocne bicolor* und *Seiurus atricapillus* keine Rassen gebildet haben, obwohl sie verhältnismässig weite Areale besiedeln.

Mehr verspricht vielleicht ein Vergleich zwischen den sechs Arten, deren Ortstreuung in Kap. IV besonders genau untersucht worden ist (Tab. 29).

Tabelle 29. Rassenbildung bei sechs Arten. Nr 6 ist die am meisten, Nr 1 die am wenigsten ortstreuere.

	Zahl der Rassen	Areal der Art	Mittleres Areal der Rassen
1. Muscicapa hypoleuca	4 (diese Unters.)	10.000.000 km ²	2.500.000 km ²
2. Troglodytes aedon	3 (OBERHOLSER, 1934)	8.000.000 km ²	2.700.000 km ²
3. Phoenicurus phoenicurus	4 (HARTERT)	17.000.000 km ²	4.250.000 km ²
4. Sturnus vulgaris	13 (HARTERT)	23.000.000 km ²	1.800.000 km ²
5. Erithacus rubecula	8 (HARTERT)	12.500.000 km ²	1.600.000 km ²
6. Melospiza melodia	28 (MILLER, 1942)	10.000.000 km ²	360.000 km ²

Die Berechnung der Artareale, hauptsächlich nach den Verbreitungsangaben in HARTERT bzw. RIDGWAY kann natürlich nicht exakt sein. Es sei erwähnt, dass RUITER für *Phoenicurus phoenicurus* etwa 20.000.000 km² angibt, während ich ohne dieses Ergebnis zu kennen zu 17.000.000 km² gelangt bin, eine völlig ausreichende Übereinstimmung.

Das Ausmass der Rassenbildung stimmt mit Ausnahme von *Phoenicurus* ziemlich gut mit dem Ausmass der Ortstreuung überein. Es ist jedoch zu beachten, dass die mitteleuropäischen Trauerfliegenschnäpper ortstreuere sind als die finnischen. Nach den letzteren ist die Art an erster Stelle in die Tabelle aufgenommen worden.

Inwieweit die Übereinstimmung nur zufällig ist, kann nicht sicher entschieden werden.

Bemerkenswert scheint mir die geringe Rassenbildung bei *Troglodytes aedon*. Es wäre interessant zu wissen, wie ortstreu *Troglodytes troglodytes*, mit seiner ungeheuren Zersplitterung in Rassen, ist.

Melospiza melodia dürfte unter allen nordamerikanischen Kleinvogelarten die reichste Rassenbildung aufweisen. MILLER zeigt, dass dies von der grossen ökologischen Amplitude der Art abhängt, die ihr Nisten an verschiedenen Standorten erlaubt, wo die Selektion wirksam wird. So gibt es in Kalifornien eine Rasse, die »strictly limited to the salt marshes fringing San Francisco Bay» (RIDGWAY) ist, während die Art in Utah in eine Gebirgs- und eine Talrasse gespalten worden ist (MARSHALL & BEHLE, zitiert nach ALDRICH). LACK betrachtet die geographische Isolierung als eine *conditio sine qua non* für die Entstehung von Rassen bei den Vögeln, während ALDRICH *Melospiza melodia* als ein Beispiel einer Art betrachtet, bei der ökologische Isolierung Rassenbildung veranlasst hat. Voraussetzung der Entstehung einer Rasse in einer Biozönose von beschränkter Ausdehnung ist auf jeden Fall selbstverständlich eine starke Ortstreue. Wenn die Individuen der San Francisco Bay-Rasse nicht jährlich zu ihrem kleinen Verbreitungsgebiet zurückkehrten, könnte die Rasse ja nicht bestehen. So scheint die grosse Ortstreue der Singammer *eine notwendige Voraussetzung für ihre Zergliederung in Rassen zu sein.*

Der Einfluss geographischer Hindernisse auf die Rassenbildung kann hier nicht besprochen werden. Dass sie auch bei wenig ortstreu veranlagten Arten systematische Differentierung hervorrufen können ist klar.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Kap. I. Methode.

1.

Die Ortstreue des Trauerfliegenschnäppers, *Muscicapa h. hypoleuca* (Pall.), wurde auf Lemsjöholm in SW-Finnland während 8 Jahren studiert. Das Untersuchungsgebiet umfasst etwa 4 km².

Der Trauerfliegenschnäpper ist euryök. Dasselbe Individuum kann häufig von einem Waldtypus zu einem anderen übersiedeln. Der Zugang an Nisthöhlen, vor allem an Nistkästen, bestimmt in den meisten Waldtypen die Häufigkeit des Trauerfliegenschnäppers. Lichte Wälder, Waldränder u.s.w. sind von der Art besonders beliebt.

2.

Die männlichen Trauerfliegenschnäpper sind »polyterritoriell» und können Reviere dreier Art behaupten: Vorreviere, Nistreviere, in denen sie ein Weibchen bekommen, und Nebenreviere. Gewöhnlich ziehen sie aus den Nistrevieren in die Nebenreviere um, wenn das Weibchen begonnen hat, Eier zu legen, oder schon etwas früher.

Das Männchen bekommt bisweilen in einem Nebenrevier ein neues Weibchen und wird so polygam (Successivpolygamie). Simultanpolygamie, bei der das Männchen sich gleichzeitig mit zwei Weibchen beschäftigt, ist seltener.

Die Männchen kämpfen oft intensiv um die Nistkästen. Sie zeigen den Weibchen die Nisthöhle, indem sie hineinschlüpfen, wobei sie eine »gepresste» Strophe hören lassen.

Nur das Weibchen baut das Nest. Die Männchen füttern bisweilen die brütenden Weibchen und nehmen fast immer an dem Füttern der Jungen Teil.

Nach dem Flüggewerden der Jungen verlassen die Bruten in der Regel sofort die Reviere.

Die ersten Trauerfliegenschnäpper wurden im Gebiet Ende April, die letzten Mitte September gesehen.

3.

Die meisten Männchen wurden sofort nach der Ankunft mit automatischen Fallen gefangen. Die Weibchen können ohne Schwierigkeit während des Brütens gefangen werden. Farbringe wurden verwendet.

Kap. II. Die Ortstreue der finnischen Trauerfliegenschnäpper.

1.

Von 189 alt beringten Männchen kehrten 37,1%, von 177 alt beringten Weibchen 10,7% und von 851 Jungen 1,1% zum Untersuchungsgebiet zurück.

Die grosse Mehrzahl der überlebenden Männchen kehrt offenbar zum Untersuchungsgebiet zurück. Nur wenige siedeln ausserhalb des Gebietes, nahe an dessen Grenzen.

Das niedrige Rückkehrprozent der Weibchen ist darauf zurückzuführen, dass die Mehrzahl von ihnen nicht zum Untersuchungsgebiet zurückkehrt («nomadisierende» Weibchen), während einige Individuen Jahr für Jahr zum vorjährigen Nistplatz oder dessen Nähe zurückkehren («ortstreue» Weibchen). Von 13 Weibchen, die zweimal im Gebiet festgestellt worden waren, kehrten 7, d.h. vermutlich sämtliche überlebende, im folgenden Jahre zum Gebiet zurück.

Die Weibchen von *Protonotaria citrea* verhalten sich nach dem Material von WAL-KINSHAW in derselben Weise.

2.

116 Männchen und 19 Weibchen wurden bis 30 km ausserhalb der Grenzen des Untersuchungsgebietes untersucht. Von diesen waren 2 Männchen in einem früheren Jahr als Alte im Gebiet beringt worden. Beide nisteten sehr nahe an den Grenzen des Untersuchungsgebietes. Vier Männchen und zwei Weibchen waren als Junge im Gebiet beringt worden. Je weiter man vom Untersuchungsgebiet gelangt, umso spärlicher werden die Wiederfunde der Jungvögel.

3.

Die ortstreuen und nomadisierenden Weibchen werden als zwei verschiedene Weibchentypen interpretiert, die sich physiologisch irgendwie unterscheiden.

Die ortstreuen Weibchen kommen nicht besonders früh an. Da die Weibchen im allgemeinen nicht um die Nisthöhlen kämpfen, kann die grössere Ortstreue bestimmter Individuen nicht als eine Folge grösserer Konkurrenzskraft erklärt werden.

Vergebliche Ansiedlungsversuche wurden bei den Weibchen selten beobachtet. Die nicht-ortstreuen Weibchen versuchen vermutlich nicht den Heimatort (im engeren Sinne) zu erreichen, oder aber sind sie auf Grund schwachen Orientierungsvermögens hierzu unfähig.

Die Vermutung wird ausgesprochen, dass die Ortstreue bzw. Nicht-ortstreue nicht durch Umwelteinflüsse sondern durch Erbanlagen bedingt sei.

4.

Die Männchen verlassen in der Regel ihre Nistreviere nicht, obwohl das Nest geplündert wird, dagegen tun es die Weibchen. Demzufolge beeinflusst Brutverlust nicht die Rückkehr der Männchen, während Weibchen, die ihre Brut verloren haben, offenbar seltener als andere Weibchen im folgenden Jahre zurückkehren.

Kap. III. Die Ortstreue der mitteleuropäischen Trauerfliegenschnäpper.

1.

Die Rückkehrprozente des Trauerfliegenschnäppers in fünf Gebieten, zwei nord- und drei mitteleuropäischen, werden verglichen.

Das Rückkehrprozent der Weibchen scheint in Mitteleuropa höher zu sein als im Norden. Das Rückkehrprozent der Jungen war in Mitteleuropa weit höher als in Nordeuropa.

2.

Es wird die Vermutung ausgesprochen, dass der Anteil der ortstreu veranlagten Weibchen und Jungen in Mitteleuropa grösser ist als in Nordeuropa. Zur Erklärung dieses Unterschiedes wird folgende Hypothese vorgeschlagen:

Der Einwanderungsweg der Art von ihrem eiszeitlichen Verbreitungsgebiet nach Nordeuropa ist weit länger als nach Mitteleuropa und die Einwanderung hat vermutlich später stattgefunden. Bei der Besiedlung eines neuen Gebietes gehen vermutlich die am wenigsten ortstreuen Individuen an der Spitze und geben zu einer weniger ortstreuen Population Aufhub.

Kap. IV. Die Ortstreue der Vögel.

1.

Bei allen untersuchten Kleinvo gelarten scheinen die Alten ortstreu zu sein als die Jungen. Bei den meisten Arten kehrt die grosse Mehrheit der den Winter überlebenden Altvögel zu den Beringungsgebieten zurück. Von den Jungen kehren nur etwa 5% (*Muscicapa hypoleuca* in Finnland) bis 63% (*Melospiza melodia*) der den Winter überlebenden Individuen zum Beringungsgebiet zurück.

Den bisherigen Beringungsergebnissen nach können sich die Kleinvo gel gegenüber ihren Geburts- bzw. Nistplätzen folgendermassen verhalten: 1) Sie kehren zum Geburtsort zurück und nisten hier Jahr für Jahr. 2) Sie verlassen den Geburtsort im engeren Sinne, nisten jedoch Jahr für Jahr am gleichen Nistplatz (die Mehrzahl der Kleinvo gel). 3) Ein Teil der Weibchen von *Muscicapa hypoleuca* und *Protonotaria citrea* nomadisieren, d.h. wechseln jährlich den Nistort. 4) Die Männchen von *Icterus spurius* sollen ihren Geburtsplatz und ersten Nistplatz verlassen, dem zweiten Nistplatz aber treu bleiben (dieser Typ ist unsicher).

2.

Da die Jungvo gel weniger ortstreu sind als die Altvögel, vollzieht sich die Ausbreitung der Kleinvo gelarten vermutlich hauptsächlich durch ihre Auswanderung aus den Geburtsorten. Erblich bedingte schwache Ortstreue bei einem Teil der Individuen einer Population muss die Eroberung neuer Gebiete begünstigen.

3.

Die jährlichen Umsiedlungsdistanzen bei sechs besonders genau untersuchten Kleinvogelarten werden verglichen.

Die Umsiedlungsdistanzen bei den alten Männchen sind in der Regel etwas geringer als bei den alten Weibchen. Während die durchschnittlichen Umsiedlungsdistanzen der Alten bei den sechs Arten in der Regel 500 m nicht überstiegen, brüteten die Jungvögel von drei Arten im Mittel 4—16 km von ihren Geburtsorten.

Der Zugang an Nistmöglichkeiten beeinflusst wenigstens bei den Höhlenbrütern die Umsiedlung; wenn die Nistkästen näher an einander hängen, sind die Umsiedlungsdistanzen der Altvögel im Mittel geringer.

Kap. V. Die Rassenbildung des Trauerfliegenschnäppers.

1.

Die Verwandtschaft zwischen *Muscicapa hypoleuca* und *M. albicollis* wird erörtert.

2

Die von DROST aufgestellten Farbentypen der Trauerfliegenschnäpermännchen werden der Erörterung zu Grunde gelegt. Der Anteil der dunkleren Typen ist in Nord-europa bedeutend grösser als in Deutschland. Unter den mehrjährigen Männchen in Deutschland scheinen die dunklen Typen I und II zu fehlen, in Finnland der weibchen-artige Typus VII. Die Trennung der deutschen Trauerfliegenschnäpper als eine besondere Rasse scheint motiviert.

Die einjährigen Trauerfliegenschnäpermännchen sind in der Regel heller als die alten. Die zweijährigen Männchen dunkeln später nur verhältnismässig weniger (oder gar nicht) nach. Die eventuellen physiologischen und genetischen Bedingungen des Dunklerwerdens werden erörtert.

Kap. VI. Rassenbildung und Ortstreue.

1.

Die Bedeutung der Ortstreue für die geographische Isolierung (im Sinne von SEWALL WRIGHT) bei den Kleinvögeln wird erörtert. Die grossen Umsiedlungsdistanzen der Jungvögel verursachen, dass die »panmictic units« ziemlich gross sind (Grössenordnung nach einer vorläufigen Berechnung $1:10^5$ von dem Totalareal der Art oder weniger). Die Rassenbildung in geographisch zusammenhängenden Gebieten ist demzufolge bei den Kleinvögeln im allgemeinen ziemlich beschränkt.

2.

Von sechs genauer untersuchten Kleinvogelarten ist die ortstreueste (*Melospiza melodia*) in die grösste Zahl von Rassen aufgespalten. Bei den vermutlich am wenigsten ortstreuen Arten (*Muscicapa hypoleuca* und *Troglodytes aedon*) ist die mittlere Grösse der Rassenareale etwa 7 mal grösser als bei *Melospiza melodia*.

Schrifttum.

- AHLQVIST, H., 1939, Über die Mauser bei einer gekäfigten *Muscicapa h. hypoleuca* (Pall.). — *Ornis Fennica* XVI: 1, S. 35—37.
- ALDRICH, J. W., 1945, Referat von LACK, D., 1944, Ecological Aspects of Species-Formation in Passerine Birds. (*The Ibis* 86: S. 260—286.) — *Bird Banding* XVI: 1, S. 49—50.
- BANZHAF, W., 1938, Die Farbtypen-Zugehörigkeit der auf der Greifswalder Oie durchziehenden Trauerschnäpper-Männchen, *Muscicapa hypoleuca* Pall. — *Vogelzug* IX.
- BAUMGARTNER, A. MARGUERITE, 1938, Experiments in Feather Marking Eastern Tree Sparrows for Territory Studies. — *Bird Banding* IX, S. 124—135.
- BERGMAN, G., 1939, Über die Ortstreue der Buchfinken (*Fringilla c. coelebs* L.) auf einem Schäreninselchen. — *Ornis Fennica* XVI, S. 95—98.
- 1946, Der Steinwälder, *Arenaria i. interpres* (L.), in seiner Beziehung zur Umwelt. — *Acta Zoologica Fennica* 47, 151 S.
- 1946 a, Oparade hanar av hökfärgad sångare (*Sylvia nisoria* Bechst.) i Åbolands yttersta skärgård sommaren 1945. — *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica* XXII: S. 72—75.
- BRATTSTRÖM, H., 1946, Iakttagelser över halsbandsflugsnappare (*Muscicapa a. albicollis* Temminck) på Nordgotland. — *Fauna och Flora* 1946, S. 20—31.
- BURKITT, J. P., 1924—1926, A Study of the Robin by Means of Marked Birds. — *British Birds* XVII, S. 294—303; XVIII, S. 97—103, 250—257; XIX, S. 120—129; XX, S. 120—129.
- CAJANDER, A. K., 1909, Über Waldtypen. — *Acta Forest. Fenn.* I: 1, IV + 175 S.
- CHAPMAN, L. B., 1939, Studies of a Tree Swallow Colony. — *Bird Banding* X: 2, S. 61—72.
- 1942, Recovery of Bluebirds Banded as Fledglings. — *Bird Banding* XIII: 1, S. 39.
- CREUTZ, G., 1943, Die Brutbiologie des Trauerfliegenschnäppers (*Muscicapa h. hypoleuca* Pallas). — *Berichte d. Ver. Schles. Ornithologen* XXVIII: 1—4, S. 28—38.
- DAANJE, A., 1941, Über das Verhalten des Haussperlings (*Passer d. domesticus* [L.]). — *Ardea* XXX, S. 1—42.
- DOBZHANSKY, TH. & WRIGHT, SEWALL, 1943, Genetics of Natural Populations. X. Dispersion Rates in *Drosophila pseudoobscura*. — *Genetics* XXVIII, S. 304—348.
- DROST, R., 1936, Über das Brutkleid männlicher Trauerfliegenfänger, *Muscicapa hypoleuca*. — *Vogelzug* VII: 4, S. 179—186.
- 1937, Kennzeichen für Alter und Geschlecht bei Sperlingsvögeln. — *Ber. Ver. Schles. Ornith.* XXII.
- DROST, R. & SCHILLING, L., 1940, Über den Zug des Trauerfliegenschnäppers, *Muscicapa hypoleuca* (Pall.). — *Ibid.* XI, S. 71—85.
- DROST, R. & SCHÜZ, E., 1939, Beringungs-Ergebnisse beim Wendehals (*Lynx torquilla*). — *Vogelzug* X: 3—4, S. 130—138.
- DUNAJEWSKI, A., 1938, Beitrag zur individuellen und geographischen Farbvariation des Trauerfliegenfängers, *Ficedula hypoleuca* (Pall.). — *Acta Orn. Mus. Zool. Polonici* II: 18, S. 413—419.

- ENEMAR, A., 1948, in: Vår Fågelvärld VII: 3, S. 105—117.
- ERICKSON, MARY M., 1938, Territory, Annual Cycle and Numbers in a Population of Wren-tits (*Chamaea fasciata*). — Univ. Calif. Press, Berkeley, California, 42: 5, S. 247—334.
- FARNER, D. S., 1945, The Return of Robins to their Birthplaces. — Bird Banding XVI: 3, S. 81—99.
- FIRBAS, F., 1939, Vegetationsentwicklung und Klimawandel in der mitteleuropäischen Spät- und Nacheiszeit. — Naturwissenschaften XXVII: 6, S. 81—108.
- FISHER, R. B., 1944, Suggestions for Capturing Hole-Nesting Birds. — Bird Banding XV: 4, S. 151—156.
- FISHER, R. A., 1937, The Relation between Variability and Abundance shown by the Measurements of the Eggs of British Nesting Birds. — Proc. Roy. Soc., Series B, 122, S. 1—26.
- FISHER, R. A. & FORD, E. B., 1947, The spread of a gene in Natural Conditions in a Colony of the Moth *Panaxia dominula* L. — Heredity I: 2, S. 143—174.
- V. HAARTMAN, L., 1944, Die Orientierung des Trauerfliegenschnäppers, *Muscicapa h. hypoleuca* (Pall.), zum Nesteingang in einem Nistkasten mit mehreren Öffnungen. — Ornis Fennica XXI: 3, S. 69—89.
- 1945, Zur Biologie der Wasser- und Ufervogel im Schärenmeer Südwestfinlands. — Acta Zoologica Fennica XXIV, 128 + VIII S.
- 1945 a, Några fall av polygami hos svart och vita flugsnapparen (*Muscicapa h. hypoleuca* Pall.). — Vår Fågelvärld IV: 1, S. 27—32.
- 1946, Flyttfågelorienteringens gåta. — Nordenskiöld-samfundets tidskrift VI, S. 37—69.
- 1946 a, Förhållandet mellan individ och massa i djurens sociala liv. — Svensk faunistisk revy VIII, 4 S.
- 1947, Det utlösande schemat, ett grundbegrepp inom modern instinktanalys. — Ajatus XIV, S. 6—37.
- 1947 a, The Proximate Orientation of the Pied Flycatcher, *Muscicapa hypoleuca* (Pall.), Studied by the Multiple Choice Method. — Soc. Scient. Fenn. Commentationes Biologicae X: 2, 55+IV S.
- 1947 b, Die Reviere des Buchfinken, *Fringilla c. coelebs* L., in einem hainartigen Birkenwalde. — Ornis Fennica XXIV: 3—4, S. 82—87.
- 1948, Brokig flugsnappare. — Hufvudstadsbladet, 14. juli.
- 1948 a, Utskärens fågelvärld. — Skärgårdsboken, S. 442—459. Helsingfors.
- 1948 b, Ringmärkningen 50 år. — Nordenskiöld-samfundets tidskrift VIII.
- 1949, in: Vår Fågelvärld VIII: 2, S. 74—80.
- HANN, H. W., 1937, Life History of the Oven-bird in Southern Michigan. — Wilson Bull. 49, S. 145—237.
- 1940, Polyandry in the Oven-bird. — Ibid 52, S. 69—72.
- 1948, Longevity of the Oven-bird. — Bird Banding XIX: 1, S. 5—12.
- HARTERT, E., 1910, Die Vögel der Paläarktischen Fauna. — Berlin.
- 1932, Die Vögel der paläarktischen Fauna. Ergänzungsband. — Berlin.
- HEYDWEILLER, A. M., 1935, Tail Plumes as a Means of Marking Individual birds. — Bird Banding V: 1, S. 45—47.
- HORNBERGER, F., 1939, Keine Doppelberingung von Grossvögeln am gleichen Lauf! — Vogelzug X.
- 1943, Einige Ergebnisse zehnjähriger Planarbeit im »Storchforschungskreis Insterburg« der Vogelwarte Rossitten. — Journ. f. Ornithologie 91: 2—3, S. 341—355.

- HUXLEY, J., 1943, Evolution, the Modern Synthesis. — London.
- JACKSON, C. H. N., 1940, The Analysis of a Tsetse Fly Population. — Ann. Eugenics X, S. 332—369.
- KALELA, O., 1938, Über die regionale Verteilung der Brutvogelfauna im Flussgebiet des Kokemäenjoki. — Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo V: 9, 291 S.
- 1944, Zur Frage der Ausbreitungstendenz der Tiere. — Ibid. X: 3, 23 S.
- 1946, Zur Ausbreitungsgeschichte der Vögel vegetationsreicher Seen. — Annales Academiae Scientiarum Fennicae. Series A: IV: 12, 81 S.
- KENDEIGH, S. C., 1941, Territorial and Mating Behavior of the House Wren. — Ill. Biol. Mon. XVIII: 3, 120 S.
- KENDEIGH, S. C. & BALDWIN, S. P., 1937, Factors affecting yearly abundance of passerine birds. — Ecol. Monogr. VII, S. 91—124. (Zit. nach NICE, Bird Banding VIII: 2, S. 93—94.)
- KLUIJVER, H. N., 1935, Waarnemingen over de levenswijze van den Spreeuw (*Sturnus v. vulgaris* L.) met behulp van geringde individuen. — Verslagen en mededeelingen van den Plantenziektenkundigen Dienst te Wageningen 81, S. 133—166.
- KLUIJVER, H. N., LIGTVOET, J., VAN DEN OUWELANT, C. & ZEGWAARD, F., 1940, De levenswijze van den winterkonig, *Troglodytes tr. troglodytes* (L.). — Limosa XIII: 1—3, S. 1—51.
- KRÄTZIG, H., 1939, Untersuchungen zur Siedlungsbiologie waldbewohnender Höhlenbrüter. — Orn. Abh., Beihefte der Zeitschrift »Deutsche Vogelwelt«, Heft 1, 96 S.
- KRUG, H. H., 1941, Bluebird Banding at Chesley, Ontario. — Bird Banding XII: 1, S. 23—26.
- KUERZI, R. G., 1941, Life History Studies of the Tree Swallow. — Proc. Linn. Soc. N.Y. 52—53, S. 1—52.
- LACK, D., 1946, The Life of the Robin. — London. 224 S.
- 1948, Notes on the Ecology of the Robin. — Ibis 90: 2, S. 252—279.
- LASKEY, AMELIA R., 1939, A Study of Nesting Eastern Bluebirds. — Bird Banding 10: 1, S. 23—32.
- 1940, The 1939 Nesting Season of Bluebirds at Nashville, Tennessee. — Wilson Bull. 53, S. 183—190.
- LAVEN, H., 1940, Beiträge zur Biologie des Sandregenpfeifers (*Charadrius hiaticula* L.). — Journ. f. Ornithologie 88: 1, S. 183—287.
- LENZ, FR., 1925, Muss das Nachdunkeln der Haare als Dominanzwechsel aufgefasst werden? — Arch. Rass. Ges. Biol. 16.
- LOW, S. H., 1934, Bluebird Studies on Cape Cod. — Bird Banding V: 1, S. 39—41.
- 1934, Nest Distribution and Survival Ratio of the Tree Swallows. — Ibid V: 1, S. 24—30.
- MANGELS, FR. P., 1938, Colored Bands. Methods for Using Bands and Arranging Data. — Bird Banding IX: 2, S. 94—97.
- MARSHALL & BEHLE in: Condor 44, S. 122, Zit. nach ALDRICH.
- MAYAUD, N., 1944, La variabilité du plumage nuptial male du gobe-mouches noir (*Muscicapa hypoleuca* Pallas.). Recherche de ses causes. — Ann. d. Sciences Naturelles VI: 1, S. 33—61.
- MAYR, E., 1941, Wanderung oder Ausbreitung? — Zoogeographica IV: 1, S. 18—20.
- MERIKALLIO, E., 1946, Über regionale Verteilung und Anzahl der Landvögel in Süd- und Mittelfinnland, besonders in deren östlichen Teilen, im Lichte von quantitativen Untersuchungen. — Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo XII: 1, 140 S.

- MICHENER, H. & J. R., 1935, Mockingbirds, their Territories and Individualities. — Condor 37, S. 97—140.
- MILLER, A. H., 1942, Habitat Selection among Higher Vertebrates and its Relation to Intraspecific Variation. — American Naturalist 76, S. 25—35.
- 1947, in: Evolution I: 3.
- NACHTSHEIM, H., 1930, Neue Untersuchungen über multiplen Allelomorphismus beim Kaninchen. — Zeitschr. Induktive Abst. und Vererbungslehre 54, S. 272—276.
- NICE, MARGARET MORSE, 1937, Studies in the Life History of the Song Sparrow I.—Trans. Linnean Soc. New York IV. 247 S.
- NIETHAMMER, G., 1937, Über die Beziehungen zwischen Flügellänge und Wanderstrecke bei einigen europäischen Singvögeln. — Archiv für Naturgeschichte (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Abteilung B) VI: 4, S. 519—525.
- NORDBERG, S., 1942, Über die Ortstreue von *Somateria m. mollissima* (L.), *Oidemia f. fusca* (L.) und *Mergus m. merganser* L. während der Brutzeit. — Ornithologica XIX: 3, S. 73—80.
- ODUM, E. P., 1942, A Comparison of two Chickadee Seasons. — Bird Banding XIII: 4, S. 154—159.
- OLSSON, V., 1947, Redogörelse för en fågelbonitering vid nedre Dalälven 1947. — Vår Fågelvärd VI: 3—4, S. 93—125.
- PALMGREN, P., 1930, Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands. — Acta Zool. Fenn. VII, 218 S.
- 1942, Die Populationsgrösse der Vögel als Evolutionsfaktor. — Naturwissenschaften XXX, S. 217—220.
- POISINGS, M., 1942, Bestandsänderung und Heimattreue bei der Sperbergrasmücke (*Sylvia nisoria*). — Vogelzug XIII: 3—4, S. 155—156.
- PRICE, J. B., 1936, The Family Relations of the Plain Titmouse. — Condor XXXVIII: 1, S. 23—28.
- RENSCH, B., 1933, Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. — Verh. deutsch. Zool. Ges. 1933, S. 19—83.
- RIDGWAY, R., 1901, The Birds of North and Middle America. — Bull. U.S. National Museum 50: 1, 715 S.
- RUITER, C. J. S., 1941, Waarnemingen omtrent de levenswijze van de Gekraagde Roodstart, *Phoenicurus ph. phoenicurus* (L.). — Ardea XXX: 4, S. 175—214.
- SAURAMO, M., 1940, Suomen luonnon kehitys jääkaudesta nykyaikaan. — Helsinki. 286 S.
- SCHENK, 1929, J., Die Siedlungsverhältnisse einiger Vögel der paläarktischen Fauna. — X. Congr. Intern. Zool. Budapest, S. 1386—1401.
- SCHÜZ, E., 1943, Brutbiologische Beobachtungen an Staren 1943 in der Vogelwarte Rositten. — Journ. f. Ornithologie 91, S. 388—405.
- SOUTHERN, H. N., 1943, The two Phases of *Stercorarius parasiticus* (L.). — Ibis 85, S. 443—486.
- SOVERI, J., 1940, Die Vogelfauna von Lammi, ihre regionale Verbreitung und Abhängigkeit von den ökologischen Faktoren. — Acta Zool. Fenn. XXVII, 176 S.
- STEINBACHER, G., 1939, Ergebnisse der Beringung kurmärkischer Stare. — Märkische Tierwelt V: 1, S. 62—69.
- STEINBACHER, G. & J., 1943, Über die Entstehung und das Alter von Vogelrassen. — Zool. Anzeiger 141: 7—8, S. 141—147.
- STRESEMANN, E., 1926, Die systematische Stellung von *Muscicapa semitorquata* E. v. Homeyer. — Ornithol. Monatsberichte XXXIV: 1, S. 4—9.
- SZÖCS, J., 1939—1942, Vom Wendehals. — Aquila 46—49, S. 393—396.

- TER PELKWIJK, J. J. & TINBERGEN, N., 1937, Eine reizbiologische Analyse einiger Verhaltensweisen von *Gasterosteus aculeatus* L. — Zeitschr. f. Tierpsychologie I, S. 193—201.
- THOMAS, RUTH HARRIS, 1946, An Orchard Oriole Colony in Arkansas. — Bird Banding XVII: 4, S. 161—167.
- 1946 a, A Study of Eastern Bluebirds in Arkansas. — Wilson Bull. 58: 3, S. 143—183.
- THOMSON, A. L., 1923, The Migration of Some British Ducks: Results of the Marking Method. — Brit. Birds XVI: 262. (Zit. nach HUXLEY.)
- TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W. & E. A., 1941, Populationsgenetische Versuche an *Drosophila*. I. Zeitliche und räumliche Verteilung der Individuen einiger *Drosophila*-Arten über das Gelände. — Zeitschr. Ind. Abst. Vererbungslehre 79. S. 28—34. — II. Aktionsbereiche von *Drosophila funebris* und *Drosophila melanogaster*. — Ibid. S. 35—43. — III. Quantitative Untersuchungen an einigen *Drosophila*-Populationen. — Ibid. S. 44—49.
- TRETTAU, W. & MERKEL, F., 1943, Ergebnisse einer Planberingung des Trauerfliegenfängers (*Muscicapa hypoleuca* Pallas) in Schlesien. — Vogelzug XIV: 2—3, S. 77—90.
- WALKINSHAW, L. H., 1941, The Protonotary Warbler, a Comparison of Nesting Conditions in Tennessee and Michigan. — Wilson Bull. 53, S. 3—21.
- WERTH, I., 1947, The Tendency of Blackbird and Song-Trush to breed in their Birth-places. — Brit. Birds 40: 11, S. 328—330.
- WILCOX, LE ROY, 1939, Notes on the Life History of the Piping Plover. — Birds of Long Island I, S. 3—13. (Zit. nach Bird Banding.)
- VILKS, K., 1931, Zwei Apparate zum Einfangen von Altvögeln. — Vogelzug II: 3, S. 139—141.
- VILKS, K. & VON TRANSEHE, N., 1933, Ergebnisse der Beringung von Staren (*Sturnus vulgaris*) in Lettland. — Vogelzug IV, S. 113—118.
- WRIGHT, S., 1940, Breeding Structure of Populations in Relation to Speciation. — American Naturalist 74, S. 232—248.
- 1943, Isolation by Distance. — Genetics 28, S. 114—138.

Anhangstabellen.

Erklärung sämtlicher Anhangstabellen: + = gelungenes Nisten;
 — = aufgelöste Ehe, Nest od. Eier zerstört od. Junge gestorben;
 0 = hat im Untersuchungsgebiet keinen Ehepartner bekommen;
 †, ± u.s.w. polygam; —+ erste Brut misslungen, zweite gelungen,
 † = tot gesehen; leer: nicht beobachtet.

1941 beringte ad. ♂♂	1941	1942	1943	1944	1945	1946	1947	1948
40511.....	—	+	+	+				
12.....	—							
13.....	+							
	+							
14.....	+							
15.....	—	+	+	+	+	—		
16.....	—	+						
17.....	+							
20.....	+	+						
24.....	+	0	—	+				

1942 beringte ad. ♂♂	1942	1943	1944	1945	1946	1947	1948
40556.....	+	0					
60.....	—	±					
61.....	+	+					
62.....	+						
64.....	—						
65.....	0						
67.....	—	+ ¹					
69.....	0						
71.....	0						
72.....	+						
50726.....	+						

¹ Etwas ausserhalb des Gebietes von Lemsjöholm.

1943 beringte ad. ♂♂	1943	1944	1945	1946	1947	1948
50752	+	+				
53	+					
54	0			+	-	+
55	+					
56	+					
57	-	+				
58	-	+				
60	0					
61	0 ¹					
62	+					
63	0 ¹			0		
64	0	-				
65	0					
66	+					
67	0 ¹	+				
68	+	+	±			
69	+	0	+			
70	0					
71	-					
73	-	+				
74	-	+	+			
76	-			+	?	+
80	+					
82	+	-	+	+	+	
83	+					
85	+	0†				
86	+	+	+			
90	0					
56791	0					
92	+					
93	0					
94	+					
95	+					
96	0					
99	0	+				
25199	0	-	+			
A26955	+					
A26876	0					
A26883	+					
A26885	+					

¹ Später ausserhalb des Gebietes von Lemsjö-holm. Vielleicht nistend.

1944 beringte ad. ♂♂	1944	1945	1946	1947	1948
54379.....	+				
80.....	+				
81.....	+	+			
82.....	—	0†			
83.....	+				
84.....	—				
85.....	0				
86.....	0	+	+		
87.....	+	+			
88.....	+				
89.....	0	+	0†		
92.....	0	+			
93.....	+	+			
94.....	+				
95.....	+				
97.....	+				
98.....	0				
99.....	+	+	+	0	
54400.....	0				
04.....	0	+	+		
08.....	0	+	+		

1945 beringte ad. ♂♂	1945	1946	1947	1948
55802.....	+			
04.....	+			
05.....	+	+		
06.....	+ ¹			
07.....	0			
08.....	+	+		
09.....	—			
10.....	—			
11.....	0			
12.....	0	+		
13.....	+			
14.....	—			
15.....	0			
17.....	+			
18.....	0	+		(0) ³
19.....	0			
20.....	+			
21.....	0			
22.....	0	0	+	
23.....	0			
24.....	+			
25.....	0			
28.....	+	+		
29.....	0	0	+	
30.....	0			
31.....	+			
32.....	+			
34.....	+			
35.....	+	+		
36.....	—			
38.....	+			
39.....	0			
40.....	+	—		
41.....	0		+	+
42.....	—			
43.....	0	+		
72.....	0			
77.....	0	+	+	+
78.....	+ ²			
79.....	+			
54599.....	+			

¹ Gestorben in Portugal im Herbst 1945.² Gestorben in Spanien im Herbst 1945.³ Identifikation nicht ganz sicher.

1946 beringte ad. ♂♂	1946	1947	1948
55880.....	—		
81.....	—	+	+
82.....	— +		
83.....	+		
84.....	+	+	
85.....	+		
86.....	0		
87.....	+		
88.....	+	+	
89.....	0	+	— ¹
90.....	+	+	— ¹
91.....	+		
92.....	0		
93.....	+	+	
95.....	0		
96.....	0		
97.....	+	+	
98.....	+		
99.....	—		
55900.....	0		
02.....	—		
03.....	+		
04.....	0		
05.....	0	+	
06.....	+		
07.....	+		+
08.....	+		
09.....	+	—	—+
10.....	0		
11.....	0	+	
12.....	0		
13.....	+		
19.....	+		
26.....	0†		
43.....	+		
53035.....	0	—	

¹ Das Gelege ging auf Grund eines Experimentes verloren.

1947 beringte ad. ♂♂	1947	1948
53338.....	+	0 ¹
41.....	+	
52.....	— +	
53.....	—	
64.....	0	—
65.....	0	+
66.....	+	
67.....	+	
68.....	+	
69.....	0†	
70.....	+	
71.....	+	— ²
72.....	0	
73.....	+	
74.....	0	
78.....	+ ⁴	
79.....	+	+
80.....	0	
83.....	—	
86.....	+	—
88.....	—	
89.....	0	³
92.....	0	³
94.....	+	+
95.....	+	+
96.....	+	—
97.....	0	
98.....	—	
99.....	+	+
53400.....	0	+
53415.....	+	

¹ Nur zufällig innerhalb des Gebietes von Lemsjöholm gesehen; Ausserhalb des Gebietes beobachtet, vielleicht nistend.

² Das Gelege ging auf Grund eines Experimentes verloren.

³ Ausserhalb des Gebietes beobachtet.

⁴ Gestorben in Portugal im Herbst 1947.

Beringungs- jahr	Als pull.beringte	1942	1943	1944	1945	1946	1947	1948
1942	♂ 40595.....	ber.	+					
1943	♀A 26969.....		ber.				1	
1944	♂ 54460..... ♀ 54448.....			ber. ber.	+	0 +		
1945	♂ 51076..... ♂ 51078..... ♂ 51080..... ♂ 51130..... ♀ 54559..... ♀ 51012.....					ber. ber. ber. ber. ber. ber.	+	+
								0
								0
							1	
								0
1946	♂ 53031.....					ber.	0	0

¹ Ausserhalb des Gebietes von Lemsjöholm nistend.

1941 beringte ad. ♀♀	1941	1942—1948
40518.....	—+	
19.....	+	
21.....	—	
22.....	—	
23.....	—	
25.....	—	
26.....	+	
28.....	+	
29.....	+	
30.....	+	

1942 beringte ad. ♀♀	1942	1943	1944	1945	1946—1948
40555.....	+	—	+	+	
57.....	+				
58.....	+				
59.....	+				
63.....	+				
66.....	+				
68.....	—				
70.....	+				
73.....	—				
80.....	+				
50727.....	+				
45.....	+				

1943 beringte ad. ♀♀	1943	1944	1945	1946—1948
50759.....	+			
72.....	+			
75.....	+			
77.....	—+			
78.....	+			
79.....	+			
81.....	—+			
84.....	+			
87.....	—			
88.....	+			
89.....	+			
97.....	+	+	+	
98.....	—			
50800.....	+			
54358.....	+			
25197.....	+			
98.....	+			
25200.....	+			
A 26878.....	+			
80.....	—			
81.....	+			
82.....	+			
84.....	+			
86.....	0			
25196.....	+			

1944 beringte ad. ♀♀	1944	1945	1946	1947	1948
54351.....	+				
90.....	+				
91.....	+	0 ¹			
54401.....	+	+	+		
02.....	+				
03.....	+				
05.....	+				
06.....	+				
07.....	—				
09.....	—				
10.....	—				
11.....	+				
12.....	+				
13.....	+				
14.....	+				
15.....	+				
16.....	+				
17.....	+				
18.....	+				
19.....	—				
20.....	+				
21.....	+				
22.....	+				
45.....	+				
58.....	+	+	+	—	
59.....	+				

1945 beringte ad. ♀♀	1945	1946	1947	1948
55803.....	+			
16.....	+			
26.....	+	+		
27.....	—			
33.....	+			
37.....	+			
44.....	+		+	+
45.....	+			
46.....	+			
47.....	+			
48.....	—			
49.....	+			
50.....	+			
51.....	+			
52.....	+			
53.....	+			
54.....	—			
55.....	+			
56.....	+			
57.....	+			
58.....	+			
59.....	+			
60.....	+			
61.....	+			
62.....	+			
63.....	+			
64.....	—			
65.....	+			
66.....	+			
67.....	+			
68.....	—			
69.....	+			
70.....	+			
71.....	+			
73.....	+			
74.....	+			
75.....	+			
76.....	+	+		

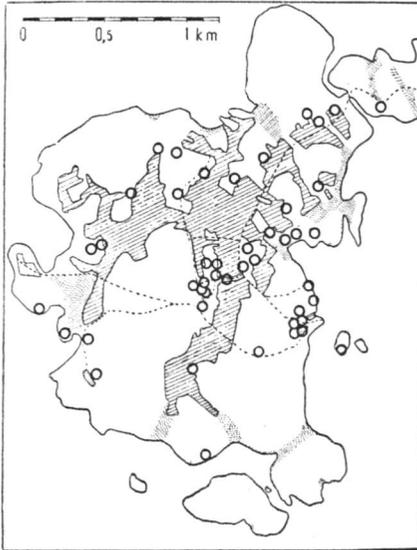
¹ Nistete wahrscheinlich ausserhalb des Gebietes von Lemsjöholm.

1946 beringte ad. ♀♀	1946	1947	1948
55894	+		
55901	+		
14	+	+	
15	+		
16	+		
17	+		
18	+		
20	+		
21	+		
22	+	+	
23	+		
24	+		
25	+		
27	+		
28	+		
29	+		
30	+		
31	+		
32	+		
33	+		
34	+		
35	+		
36	+		
37	+	+	
38	+		
39	+		
40	—		
41	+	+	+
42	+		+
53050	+		

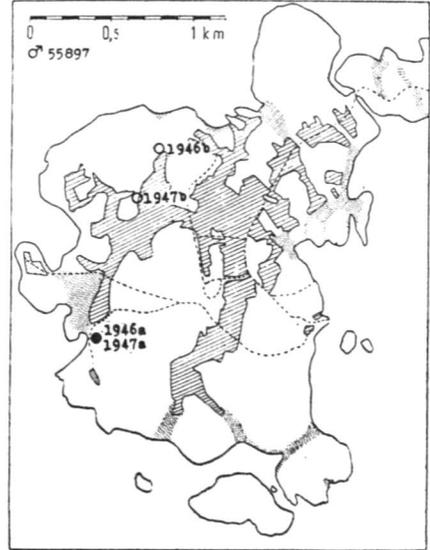
1947 beringte ad. ♀♀	1947	1948
53336	+	
37	+	
39	+	
40	+	—
42	+	+
43	+	
44	+	—
45	+	
46	+	
47	+	+
48	+	+
49	+	
50	—	
51	+	
54	+	
55	+	
56	+	
57	+	
58	—	
59	+	
60	+	
61	—	
62	+	
63	+	
75	—†	
76	—	
77	+	— ¹
81	+	
84	—	
87	+	
90	+	
91	—	
53429	—	
43	+	
44	+	
56	+	

¹ Das Gelege ging auf Grund eines Experimentes verloren.

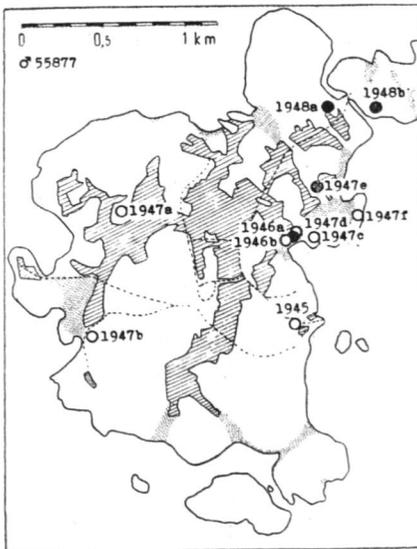
Erklärung zu den Karten 5—15. Die Karten stellen die Reviere einiger Trauerfliegen-schnäpperindividuen im Untersuchungsgebiet dar. ● = Nistreviere, ○ = Vor- und Nebenreviere. Jedes Revier trägt seine Jahreszahl. Wenn ein Vogel in einem Jahre mehrere Reviere behauptet hat, sind diese mit a, b, c, u.s.w. numriert. Beispielsweise wurde das Männchen 55877 (Karte 6) i.J. 1947 vor dem Nisten in 4 Revieren (1947 a, b, c, d) und nach begunnenem Nisten in einem Revier (1947 f) beobachtet; es nistete im Revier 1947 e. Schraffiert = Felder, punktiert = Wiesen.



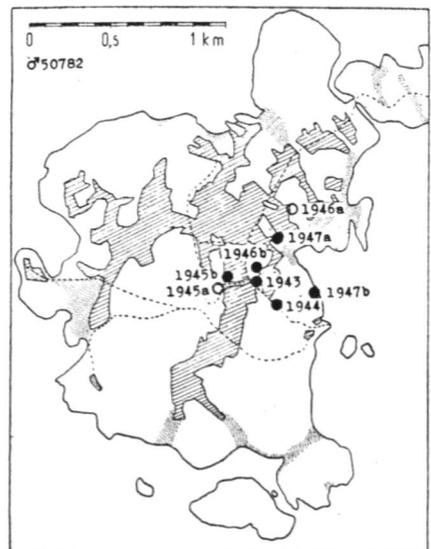
Karte 4. Lemsjöholm. Eingetragen sind solche Nistkästen, die in den meisten Untersuchungsjahren aufgehängt waren.



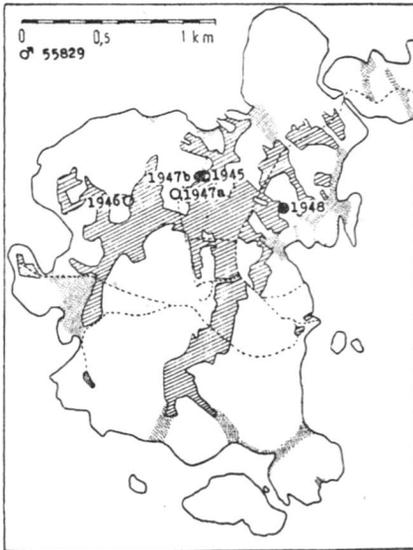
Karte 5.



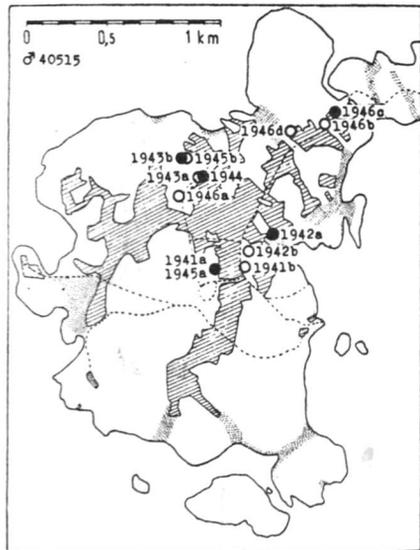
Karte 6.



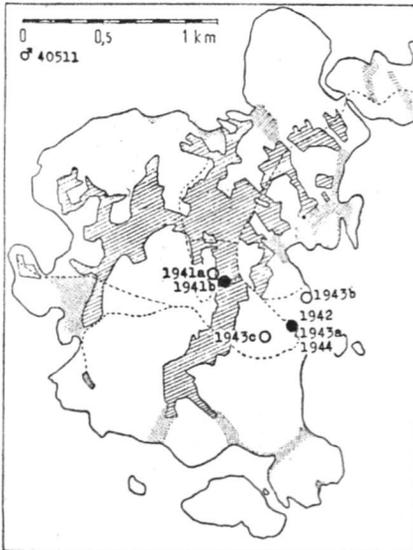
Karte 7.



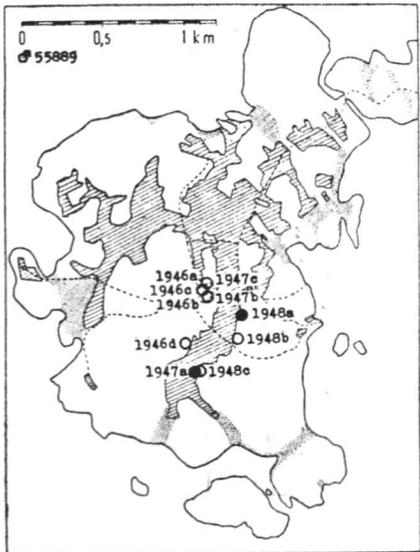
Karte 8.



Karte 9.



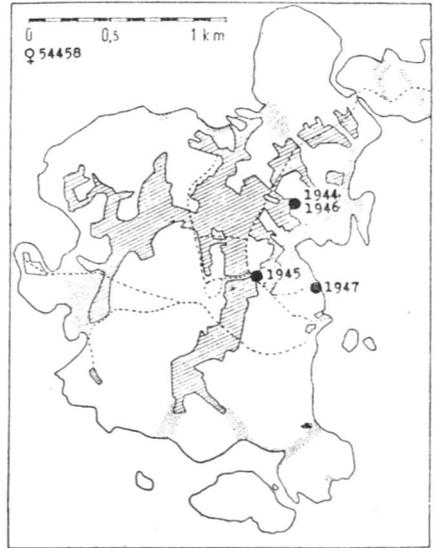
Karte 10.



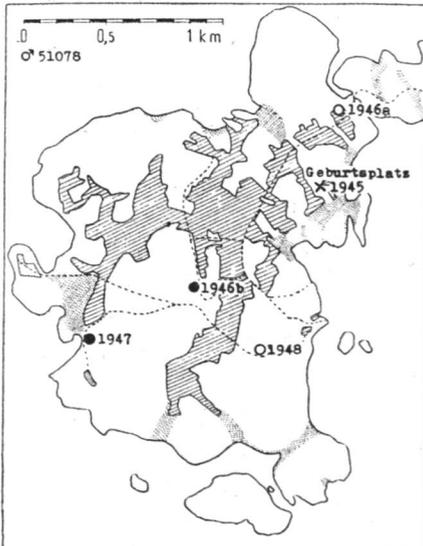
Karte 11.



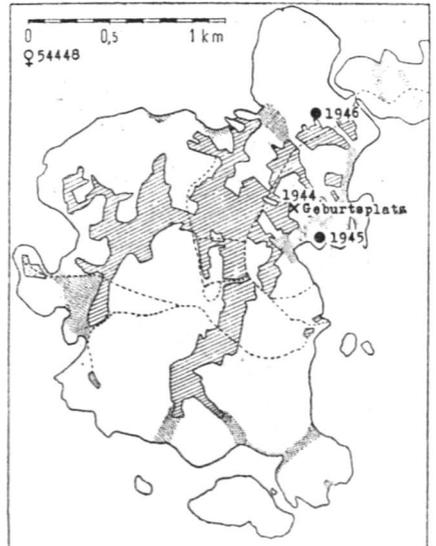
Karte 12.



Karte 13.



Karte 14.



Karte 15.



Photo 1. Trauerfliegenschnäpermännchen.



Photo 2. Trauerfliegenschnäpperweibchen.



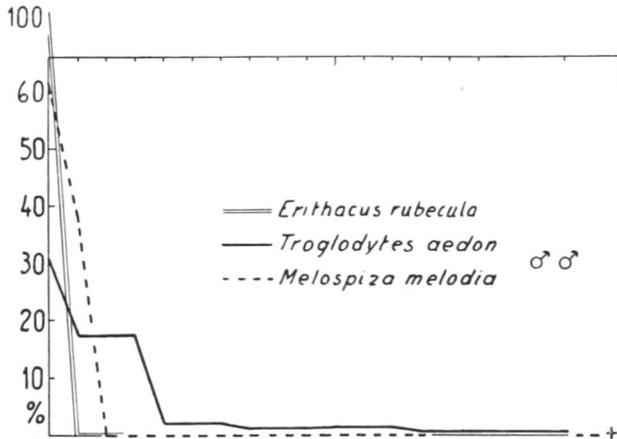
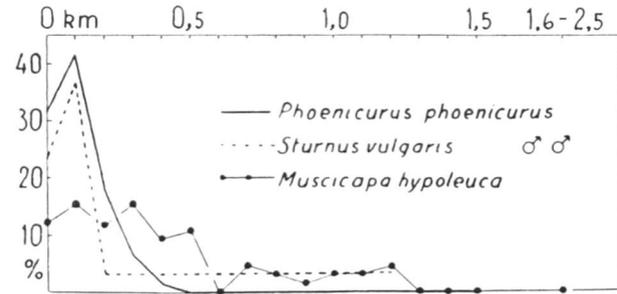
Photo 3. Nistkasten in hainartigem Eichenwald (Lemsjöholm, Anfang Mai).



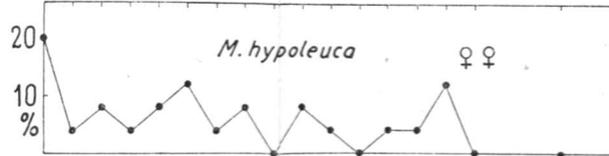
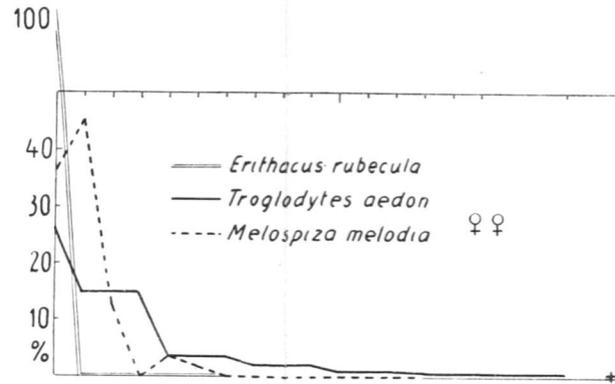
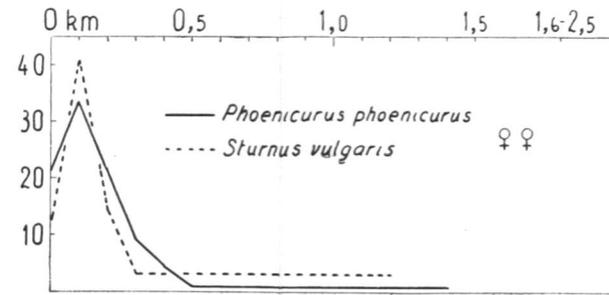
Photo 4. Nistplatz des Trauerfliegenschnäppers in natürlichen Höhlen in hainartigem Birkenwald (Livonsaari, nahe Lemsjöholm, Mitte Mai).



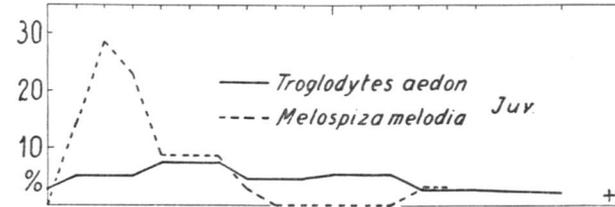
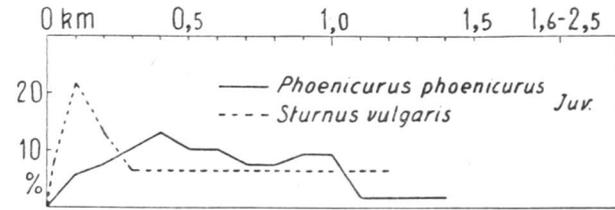
Photo 5. Nistplatz des Trauerfliegenschnäppers in natürlichen Höhlen in felsigem Kiefernwald (Lemsjöholm).



Diagr. 2.



Diagr. 3.



Muscicapa hypoleuca Juv. Rückkehr sehr selten!
Erithacus rubecula: 0-900 m

Diagr. 4.

Diagramm 2—4. Umsiedlungsdistanzen der alten Männchen und Weibchen sowie der Jungen von sechs Kleinvogelarten. Abszisse der Diagramme 2—3: Abstand der Nistplätze von den vorjährigen Nistplätzen. Abszisse des Diagrammes 4: Abstand der ersten Nistplätze von den Geburtsorten. Ordinate: Prozent der Fälle. Beispielweise ist aus Diagr. 2, oben, ersichtlich, dass über 40 % der alten *Phoenicurus*-Männchen, über 30 % der alten *Sturnus*-Männchen und über 10 % der alten *Muscicapa*-Männchen etwa 100 m vom vorjährigen Nistplatz nisteten. — Näheres im Text.

26. **Tor G. Karling:** Zur Morphologie und Systematik der Alloeocoela cumulata und Rhabdocoela lecithophora (Turbellaria). Mit 20 Abbildungen im Text und 17 Tafeln. Helsingforsiae 1940. S. 1—260.
27. **Jorma Soveri:** Die Vogelfauna von Lammi, ihre regionale Verbreitung und Abhängigkeit von den ökologischen Faktoren. Mit 31 Tabellen, 21 Diagrammen und 52 Karten im Text sowie 4 Lichtbildbeilagen, 2 Kartenbeilagen und einer Diagrammbeilage. Helsingforsiae 1940. S. 1—176.
28. **T. H. Järvi:** Über den Maränenbestand im Pyhäjärvi (SW-Finnland). Mit 19 Tafeln, 6 Textfiguren und 1 Karte, sowie 24 Lichtbildern. Helsingforsiae 1940. S. 1—88.
29. **T. H. Järvi:** Sea-Trout in the Bothnian Bay (Salmo Trutta). With eight illustrations. Helsingforsiae 1940. P. 1—28.
30. **Elvi v. Pfaler-Collander:** Vergleichend-karyologische Untersuchungen an Lygaeiden. Mit 49 Abbildungen im Text und 2 Tafeln. With an English Summary. Helsingforsiae 1941. S. 1—119.
31. **Päiviö Kuusisto †:** Studien über die Ökologie und Tagesrhythmik von *Phylloscopus trochilus acredula* (L.) mit besonderer Berücksichtigung der Brutbiologie. Helsingforsiae 1941. S. 1—120.
32. **T. H. Järvi:** Die Bestände der kleinen Maränen (*Coregonus albula* L.) und ihre Schwankungen. 1. Pyhäjärvi (Süd Karelien). Mit 13 Tafeln. Helsingforsiae 1942. S. 1—89.
33. **T. H. Järvi:** Die Bestände der kleinen Maränen (*Coregonus albula* L.) und ihre Schwankungen. 2. Ober- und Mittel-Keitele. Mit 12 Tafeln. Helsingforsiae 1942. S. 1—144.
34. **Walter Hackman:** Über Bau und Lage der Ozellen bei blattminierenden Schmetterlingsraupen. Mit 48 Abbildungen im Text und 2 Tafeln. Helsingforsiae 1942. S. 1—37.
35. **Harry Federley:** Zur Zytologie einer semisterilen Population von *Pygaera pigma*. Mit 16 Abbildungen im Text. Helsingforsiae 1942. S. 1—21.
36. **Pontus Palmgren:** Die Spinnenfauna Finnlands. II. Pisauridae, Oxyopidae, Salticidae, Clubionidae, Anyphaenidae, Sparassidae, Ctenidae, Drassidae. Mit 115 Figuren, 2 Tabellen und 27 Karten. Helsingforsiae 1943. S. 1—112.
37. **Tor G. Karling:** Studien an *Halammovortex nigrifrons* (Karling) (Turbellaria Neorhabdocoela). Mit 7 Abbildungen im Text und 2 Tafeln. Helsingforsiae 1943. S. 1—23.
38. **Alex. Luther:** Untersuchungen an rhabdocoelen Turbellarien. IV. Über einige Repräsentanten der Familie Proxenetidae. Mit 6 Tafeln und 121 Abbildungen im Text. Helsingforsiae 1943. S. 1—95.
39. **Lars von Haartman und Göran Bergman:** Der Herbstzug an zwei Orten in Südfinnland und seine Abhängigkeit von äusseren Faktoren. Mit 1 Tabelle und 14 Diagrammen. Helsingforsiae 1943. S. 1—33.
40. **T. H. Järvi:** Zur Kenntnis der Coregonen-Formen Nord-Finnlands insbesondere des Kuusamo-Gebietes. Mit 28 Tafeln. Helsingforsiae 1943. S. 1—91.
41. **Håkan Lindberg:** Ökologisch-geographische Untersuchungen zur Insektenfauna der Felsentümpel an den Küsten Finnlands. Mit 10 Karten, 14 Tabellen und 7 Abbildungen im Text sowie 4 Tafeln. Helsingforsiae 1944. S. 1—178.
42. **Martta Heinäjoki:** Die Opilionidenfauna Finnlands. Mit 28 Figuren, 2 Tabellen und 9 Karten. Helsingforsiae 1944. S. 1—26.

43. **Hilma Alarotu:** Untersuchungen über die an Fischen in Finnland lebenden monogenetischen Trematoden. Mit 17 Abbildungen im Text und 2 Tabellen. Helsingforsiae 1944. S. 1—52.
44. **Lars von Haartman:** Zur Biologie der Wasser- und Ufervögel im Schärenmeer Südwest-Finnlands. Mit 31 Tabellen, 12 Diagrammen, 12 Karten, 7 Abbildungen und 1 Kartenbeilage. Helsingforsiae 1945. S. 1—128.
45. **Håkan Lindberg:** Die Biologie von *Pipunculus chlorionae* Frey und die Einwirkung von dessen Parasitismus auf *Chloriona*-Arten. Mit 14 Abbildungen und 5 Tabellen. Helsingforsiae 1946. S. 1—50.
46. **Alex. Luther:** Untersuchungen an rhabdocoelen Turbellarien. V. Ueber einige Typhloplaniden. Mit 80 Abbildungen im Text. Helsingforsiae 1946. S. 1—56.
47. **Göran Bergman:** Der Steinwölzer, *Arenaria i. interpres* (L.), in seiner Beziehung zur Umwelt. Mit 7 Tabellen, 8 Diagrammen, 17 Figuren, 5 Röntgenbildern und 14 Abbildungen sowie 6 Karten. Helsingforsiae 1946. S. 1—151.
48. **T. H. Järvi:** Über den Kleinmaränenbestand (*Coregonus albula* L.) in dem See Vesijärvi (Südfinnland). Mit 4 Tafeln. Helsingforsiae 1947. S. 1—43.
49. **Alex. Luther:** Untersuchungen an rhabdocoelen Turbellarien. VI. Macrostomiden aus Finnland. Mit 62 Abbildungen im Text. Helsingforsiae 1947. S. 1—40.
50. **Tor G. Karling:** Studien über Kalyptorhynchien (Turbellaria). I. Die Familien Placorhynchidae und Gnathorhynchidae. Mit 20 Abbildungen im Text und einer Tafel. Helsingforsiae 1947. S. 1—64.
51. **Enzio Reuter:** Index generalis seriei Acta Zoologica Fennica 1—50 (1926—1947). Helsingforsiae 1948. S. I—VII+1—75.
52. **S. R. Törnävä:** The Alimentary Canal of *Balanus improvisus* Darwin. With 8 plates (72 figures) and 1 textfigure. Helsingforsiae 1948. P. 1—52.
53. **Harry Krogerus:** Ökologische Untersuchungen über Uferinsekten. Mit 36 Tabellen, 24 Diagrammen, 3 Karten und 6 Abbildungen. Helsingforsiae 1948. S. 1—157.
54. **Walter Hackman:** Chromosomenstudien an Araneen mit besonderer Berücksichtigung der Geschlechtschromosomen. Mit 2 Tabellen, 1 Diagramm und 13 Tafeln. Helsingforsiae 1948. S. 1—101.
55. **Aex. Luther:** Untersuchungen an rhabdocoelen Turbellarien. VII. Ueber einige marine Dalyellioida. VIII. Beiträge zur Kenntnis der Typhloplanoida. (Aus der zoologischen Station Tvärminne.) Helsingforsiae 1948. S. 1—122.
56. **Lars von Haartman:** Der Trauerfliegenschnäpper. I. Ortstreue und Rassenbildung. Mit 29 Tabellen, 4 Diagrammen, 15 Karten, 5 Figuren und 5 Photographien sowie 15 Anhangstabellen. Helsingforsiae 1949. S. 1—104.