

Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach  
und dem Max-Planck Institut für Ornithologie Vogelwarte Radolfzell

## Gedanken zur Evolution des Vogelzuges

Bruno Bruderer, Volker Salewski und Felix Liechti



BRUDERER, B., V. SALEWSKI & F. LIECHTI (2008): Reflections about the evolution of bird migration. *Ornithol. Beob.* 105: 165–177.

We discuss alternatives to the recently predominating ideas (a) that bird migration evolved from low towards higher latitudes to capitalise on seasonally abundant resources allowing higher reproductive output, and (b) that migrant birds have their origin generally in southern tropical areas (southern-home theory). Different from this view, we suggest that range expansions into areas with increasing seasonality and potentially higher reproductive output are due to gradual colonization by dispersal. Birds having colonized or living in increasingly seasonal habitats have to cope with low levels of resources during the low-productivity season. According to taxon-specific life history traits, they may either adapt to on-site or close-by survival under harsh conditions or by the evolution of migration from the breeding grounds towards seasonally favourable non-breeding areas. Suboscines and various basal clades of oscines have their origin or at least their main radiation on southern continents. Their spreading to higher latitudes, followed by the evolution of migratory habits favoured (a) the interpretation of dispersal to higher latitudes as «migration» and (b) the idea of a southern tropical origin as a general feature of Holarctic long-distance migrants. Besides pleading for the evolution of bird migration from breeding grounds towards non-breeding grounds because of enhanced fitness through better survival in the non-breeding season, we conclude from phylogeographic analyses that important families of the Passerida among Palaearctic migrants had their main radiation on the northern continents, thus challenging the idea that they are southern tropical birds that come to higher latitudes just as «breeding guests».

Bruno Bruderer und Felix Liechti, Schweizerische Vogelwarte, CH–6204 Sempach, E-Mail [bruno.bruderer@vogelwarte.ch](mailto:bruno.bruderer@vogelwarte.ch); Volker Salewski, Max-Planck-Institut für Ornithologie, Vogelwarte Radolfzell, Schloss Möggingen, Schlossallee 2, D–78315 Radolfzell

Umsiedlung von Individuen, Ausbreitung von Populationen und eigentliche Wanderungen sind weit verbreitete und evolutionär alte Erscheinungen im Tierreich (Baker 1978). Solche Ortsveränderungen gab es lange bevor sich die ersten Vögel aus dinosaurierähnlichen Vorfahren entwickelt hatten. Wir können davon aus-

gehen, dass Vögel ein breites Spektrum von Fähigkeiten für Wanderungen von ihren Vorfahren ererbt hatten. So haben z.B. viele Dinosaurier bereits regelmässige saisonale Wanderungen ausgeführt (Piersma et al. 2005). Wenn wir die Evolution des Vogelzuges diskutieren, geht es also nicht um den Ursprung von Wanderver-

halten an sich, sondern um die Frage, wie sich vorhandene Fähigkeiten für Vogelzug in einzelnen Evolutionslinien entwickelt haben, oder nach Zink (2002) um die Erhaltung und Modifikation von Zugverhalten. Berthold (1999) nimmt an, dass in allen Vogelpopulationen die genetische Information für das Wandern und Nicht-Wandern vorhanden ist; damit könnte jede Verhaltensweise entlang eines Gradienten zwischen Langstreckenzug und Sesshaftigkeit rasch durch mikroevolutionäre Prozesse ausgedrückt werden. Piersma et al. (2005) wandten sich gegen Bertholds (1999) Annahme eines einzigen «Zugsyndroms» bei Vögeln, weil es einzelne taxonomische Gruppen (z.B. Kleiber *Sitta* sp. und die vielen, vor allem in Afrika verbreiteten Arten von Cistensängern *Cisticola* sp.) gibt, bei denen Zugverhalten zu fehlen scheint. Allerdings kommen bei einzelnen südafrikanischen Cistensängern deutliche Verschiebungen entlang von Höhengradienten vor (Hockey et al. 2005), was als Ansatz zu stark umweltabhängigem Zugverhalten verstanden werden kann. Und in Mitteleuropa gibt es typische Standvogelgruppen (z.B. Spechte, Eulen und Hühnervögel), von denen jede eine einzelne Art mit Langstreckenzug enthält (Wendehals *Jynx torquilla*, Zwergohreule *Otus scops* und Wachtel *Coturnix coturnix*). Wir denken deshalb, dass taxon-spezifische Lebensstrategien (life history traits) entweder Sesshaftigkeit oder Zugverhalten begünstigen. Die ökologische Prädisposition eines Taxons in Kombination mit den Umweltbedingungen entscheidet letztlich, ob die Fitness eines Individuums mit oder ohne Wanderung grösser ist. Das heisst, dass verschiedene Ausprägungen von Zugverhalten auf jedem taxonomischen Niveau nebeneinander existieren können. Ihre Anteile variieren aufgrund der Lebensstrategien innerhalb eines Taxons, des individuellen Genoms, der phänotypischen Plastizität sowie der sich immer wieder verändernden Umweltbedingungen. Innerhalb von Teilzieher-Populationen werden die Anteile der beiden Verhaltensweisen aufgrund der von Jahr zu Jahr unterschiedlichen Überlebensraten von Stand- und Zugvögeln immer wieder ausbalanciert und stellen somit eine evolutionär stabile Strategie ESS im Sinne von Maynard Smith & Price (1973) dar, solan-

ge sich das Klima nicht derart verändert, dass eine der beiden Verhaltensweisen auf Kosten der anderen verschwindet.

Viel Aufmerksamkeit wurde der Frage gewidmet, ob sich Vogelzug (a) als saisonale Ausweichbewegung aus den Brutgebieten Richtung Winterquartiere entwickelt habe (z.B. Bell 2000, 2005) oder (b) aus ursprünglich tropischen Brutgebieten niedriger Breiten in neue Brutgebiete, in denen ein sommerliches Überangebot an Ressourcen höhere Fitness ermöglichte (Übersicht in Gauthreaux 1982). Die zweite Idee wurde im Rahmen der «southern-home theory» mit der Annahme verbunden, dass auch der phylogenetische Ursprung der holarktischen Langstreckenzieher in den artenreichen Tropen des Südens zu suchen sei und dass diese Zugvögel in den gemässigten Breiten lediglich Brutgäste seien (z.B. Rappole 1995, 2005, Rappole & Jones 2002, Rappole et al. 2003). Obwohl die erste Idee unabhängig ist von der geographischen Breite und von der phylogenetischen Herkunft, wurde sie der «southern-home» Theorie oft als «northern-home» Theorie gegenübergestellt (z.B. Rappole 2005). Unter Berücksichtigung der grossen Diversität von Vogelzugbewegungen, mit vielen Formen und Richtungen sowohl in den Tropen als auch in höheren Breiten, hielten Salewski & Bruderer (2007) fest, dass die entscheidende Frage bezüglich Evolution des Vogelzuges nicht darin besteht, ob die Vögel ihren Zug von äquatornahen Ursprungsorten Richtung höhere Breiten (oder umgekehrt) entwickelten, sondern (a) ob Vogelzug in Richtung neuer Brutgebiete entstand oder (b) aus den Brutgebieten in Richtung besserer Überlebenschancen in der Nicht-Brutzeit. Beim Studium dieser Frage zeigte es sich, dass ein Teil der Gegensätze auf sprachlichen Missverständnissen beruht, unter anderem, weil die Vertreter der «southern-home»-Theorie nicht-zyklische Dispersionsbewegungen (dispersal) mit dem Zugbegriff (migration) vermischten, der regelmässige Verschiebungen zwischen Brut- und Nicht-Brutgebieten voraussetzt (Campbell & Lack 1985, Newton 2008).

Wir versuchen deshalb zuerst die Begriffe zu klären und zeigen dann, wie die Vermischung der Begriffe zustande kam. Obwohl der Ur-

sprung von Tierwanderungen völlig im Dunkeln liegt, erlauben wir uns einige spekulative Überlegungen zur frühen Entstehung von Wanderbewegungen und zu den Voraussetzungen für die Evolution des Vogelzuges. Anhand der Phylogenie einiger paläarktischer Singvogelfamilien zeigen wir, dass deren Ursprung wohl nicht in den Tropen Afrikas zu suchen ist, sondern eher in der Paläarktis, dass erhöhte Artenzahlen in niederen gegenüber höheren Breiten andere Ursachen haben können als südlichen Ursprung, und dass wiederholte Klimaschwankungen zu Arealausweitungen und Rückzügen sowie zu mehrfacher evolutiver Anpassung des Zugverhaltens an die verschobenen Brutgebiete geführt haben. Das Beispiel eines Watvogels stützt die Idee, dass sich Zug vom Brutgebiet ins Winterquartier und nicht umgekehrt entwickelt hat.

## 1. Definitionen und Sprachprobleme

### 1.1. Dispersal

#### 1.1.1. Umverteilung oder Arealausweitung

Die Tendenz, sich vom Geburtsort zu entfernen, d.h. zu dispergieren, ist eine allgegenwärtige Eigenheit lebender Organismen. Pflanzen haben die verschiedensten Mechanismen entwickelt, um den Transport ihrer Samen zu erreichen. Manche Tiere nutzen ähnliche Möglichkeiten der passiven Verfrachtung oder bewegen sich aktiv weg von ihrem Geburts- oder Brutort. Ein Symposiumsband (Bullock et al. 2002) zeigt die Vielfalt der in diesem Begriff zusammengefassten Bewegungen und schlägt als gemeinsamen Nenner all dieser Bewegungen die Definition «intergenerational movements» vor.

Wenn wir dies verstehen als Bewegungen, die zwischen zwei Generationen stattfinden, dann würde die Definition zwar auf Sporen, Samen, mobile Larven und Jungtiere zutreffen, nicht aber auf die Fremdansiedlung von Alttieren. Wir möchten jedoch nicht nur die Verschiebung von Jungtieren zu ihrem ersten Fortpflanzungsort (Jugend-Dispersal) einbeziehen, sondern auch Umsiedlung von Alttieren (Brut-Dispersal). Wir halten uns deshalb an Newton

(2003, 2008), der den Begriff Dispersal für Bewegungen benutzt, die auf Populationsebene keine fixierte Richtung haben und so zu einer Umverteilung von Individuen innerhalb eines Areals führen. So kann Dispersal von Wanderungen unterschieden werden, bei denen Individuen über mehr oder weniger definierte Strecken in begrenzten Richtungssektoren saisonale Hin- und Rückwanderungen vornehmen. Daraus ergeben sich regelmässige Verschiebungen des Verbreitungsschwerpunktes der Population.

Eine Schwierigkeit ergibt sich daraus, dass der englische Begriff «dispersal» nicht nur im Sinne der Umverteilung von Individuen in einem Areal verstanden wird, sondern auch als Expansion in neue Gebiete. Wir werden im Folgenden für den Vorgang der Neuverteilung von Lebewesen innerhalb des Verbreitungsgebietes einer Population oder Art den aus dem Englischen entliehenen Ausdruck «Dispersal» und den etwas umständlichen Begriff «Dispersionsbewegung» gleichwertig verwenden. Wir werden jedoch von «Ausbreitung», «Expansion» oder «Ausbreitungsbewegung» sprechen, wenn das Areal einer Lokalpopulation oder Art (als Folge individueller Dispersionsbewegungen) ausgeweitet wird.

In diesem Sinne definieren wir den biologischen Begriff Dispersal für Vögel (im Sinne der Neuverteilung im Raum) als eine exploratorische Einweg-Bewegung vom Geburts- oder Brutort zu einem potenziellen späteren Brutplatz, wobei die Verschiebung nicht regelmässig im Sinne eines zyklischen Wechsels zwischen verschiedenen Orten ist, nicht auf angeborenen Richtungen basiert und (im Sinne der Exploration) über verschiedene Zwischenstationen führen kann. Primäre Funktion ist die Neuverteilung im Raum; mögliche Konsequenzen sind Genfluss, Arealveränderungen und Steigerung der individuellen Erfahrung.

#### 1.1.2. Ungerichtete oder «gelenkte» Dispersionsbewegungen?

Passives Dispersal (z.B. bei Sporen, Samen und driftenden Planktonorganismen) wird durch Wind- oder Meeresströmungen gesteuert. Spinnen und langsam fliegende Insekten

können zumindest den Zeitpunkt der Verfrachtung wählen und damit allenfalls bestimmte Richtungen bevorzugen. Tiere mit aktivem Dispersal könne die Richtung frei wählen, was in homogener Umgebung zu einer zufälligen Richtungsverteilung führen dürfte. Aber auch Tiere mit hoher Bewegungskapazität können von zufälliger Richtungswahl abweichen, wenn starke Umweltgradienten die Bewegung beeinflussen. Die Bedingungen an der Spitze einer Halbinsel begünstigen bei Landlebewesen die Ausbreitung Richtung Festland, während grosse Wüsten oder Gebirge «Dispersal» über die Barriere behindern. Diese geleitete Ausbreitung erfolgt nicht nur durch Eliminierung von Individuen, die im ungünstigen Habitat umkommen, sondern auch aufgrund von exploratorischen Bewegungen (Baker 1978), die den Tieren ermöglichen, Informationen über Gebiete ausserhalb ihres ursprünglichen Wohngebietes (home range) zu erwerben und ihre Orientierungsfähigkeit zu verbessern. Gerichtete Dispersionsbewegungen könnten auch eine genetische Komponente enthalten, wenn postnatales Dispersal entlang von existierenden Zugachsen wahrscheinlicher wäre als in andere Richtungen und damit ungefähr den klimatischen Gradienten folgen würde (Helbig 2003).

Im Rahmen der Dispersionsbewegungen werden die Vögel mit potenziellen Brutplätzen innerhalb des Brutgebietes der Population oder in angrenzenden Gebieten vertraut. Die Wahl eines Brutplatzes nahe am Geburtsort verbindet die Wahrscheinlichkeit eines guten Habitats mit erhöhter Konkurrenz, während die Niederlassung in einem neuen Gebiet das Risiko eines suboptimalen Habitats, dafür aber den Vorteil geringer Konkurrenz enthält. Wenn dieser Vorteil die Nachteile der Abwanderung überwiegt, kann dies die Basis für die Ausweitung des Brutgebietes einer Population bilden. Im Unterschied zu vielen amerikanischen Publikationen (z.B. Rappole 1995) betrachten wir solche graduelle Ausweitung des Brutareals nicht als Zug, da die Richtungen dieser Bewegungen nicht genetisch gesteuert sind und auch keine Rückwanderung erfolgt. Wir nehmen zudem an, dass die Richtung erfolgreicher Ausbreitung hauptsächlich durch Selektion nach der Ausbreitung bestimmt wird.

## 1.2. Wandern oder ausharren

### 1.2.1. Vogelzug, Versuch zur Definition eines vielfältigen Phänomens

Wir gehen mit unserer Definition des Vogelzuges nicht auf die Wanderbewegungen ausserhalb der Klasse der Vögel ein (s. dazu etwa Baker 1978 und Dingle 1996). Andererseits möchten wir zumindest am Rande auch stark umweltgeprägte Verschiebungen einbeziehen, die von manchen Autoren als Extremformen von Dispersal betrachtet werden. So haben z.B. Campbell & Lack (1985) in ihrem «Dictionary of birds» die Ansicht von Greenwood & Harvey (1982) übernommen, dass Invasionen und Nomadismus bei Arten vorkommen, die ein hohes Niveau an Dispersal zeigen und abhängig sind von Nahrungsressourcen oder Brutmöglichkeiten, die von Jahr zu Jahr zeitlich und örtlich stark variieren. Wenn wir jedoch die relative Regelmässigkeit und Richtungstreue der Wanderungen von invasionsartig auftretenden Wintergästen wie dem Bergfinken *Fringilla montifringilla* (Jenni & Neuschulz 1985) oder von nomadisch brütenden Arten wie dem Blutschnabelweber *Quelea quelea* (Ward 1971) berücksichtigen, werden die Übergänge zu echtem Zugverhalten fliessend. Newton (2008) betrachtet echtes (obligatorisches) Zugverhalten und invasionsartiges (fakultatives) Zugverhalten als Endpunkte eines Kontinuums von Verhaltensweisen, die am einen Ende aufgrund von zeitlich und räumlich voraussagbaren Ressourcen eng definiert sind und am andern Ende aufgrund unvorhersagbarer Ressourcen flexibel sein müssen. Auch die in unterschiedliche Richtungen führenden, stark wetterabhängigen Vertikalbewegungen an Gebirgen können als alljährlich wiederkehrende Dispersionsbewegungen mit Rückkehr zum Ausgangsort oder als Vorstufen echten Zuges betrachtet werden. Newton (2008) hat für derartige ungerichtete Bewegungen mit Rückwanderungen Richtung Herkunftsgebiet vor der nächsten Brutzeit den Begriff «dispersive migration» geprägt, was wir mit Dispersionszug übersetzen und damit Vogelzug *in statu nascendi* implizieren können.

Der Einbezug dieser stark umweltgeprägten Wanderungen führt zu einer im Vergleich zu

Salewski & Bruderer (2007) weniger strikten Formulierung: Wir definieren Vogelzug hier als mehr oder weniger regelmässige, normalerweise saisonale Zweiweg-Wanderung von Vögeln zwischen Brut- und Nicht-Brutgebieten, wobei Richtung, zeitlicher Ablauf und Ausmass im typischen Fall erblich festgelegt sind. Vertikalwanderungen können als stark umweltabhängige Vorstufen zu eigentlichem Zug betrachtet werden, Nomadismus könnte auf einer speziellen Ausrichtung von Zugbewegungen auf zeitliche und räumliche Unregelmässigkeiten im Nahrungsangebot beruhen, und Invasionen könnten eine Verbindung zu Dispersionsbewegungen markieren, indem sie zwar gerichtet sind, aber oft als Einweg-Bewegungen verlaufen, indem ein grosser Teil der dispergierenden Individuen umkommt (oder die Rückwanderung, z.B. bei vielen Insekten, in einer anderen Generation erfolgt). Bei den Vögeln führte die saisonale und räumliche Variation in den Ressourcen offensichtlich zur Adaptierung des vorhandenen genetischen Potenzials für eine Vielfalt verschiedenster Verhaltensweisen.

### 1.2.2. *Ausharren als Alternative?*

Während Dispersal die evolutionäre Basis zur Anpassung von Brutarealen an die geographisch-zeitliche Variation in der Umwelt bietet, sind saisonale Wanderungen eine der Möglichkeiten, um sich in Regionen fortzupflanzen, in denen das Überleben in einem Teil des Jahres schwierig ist. Verschiedene Anpassungen für Sesshaftigkeit bieten alternative Möglichkeiten, um sich in solch saisonalen Habitaten fortzupflanzen: Da Vögel keinen Winterschlaf machen und nur wenige Arten über kurze Zeit in Kältestarre verfallen können, bestehen die wichtigsten Optionen für Vögel zum ganzjährigen Verbleib in stark saisonalen Gebieten in der morphologischen, physiologischen und verhaltensmässigen Anpassung für reduzierten Energieverbrauch und in erhöhter Flexibilität bezüglich der saisonal verfügbaren Nahrung. Dabei zeigen die Zahl der pro Brutsaison produzierten Eier und die damit korrelierte Wintermortalität, dass das Überdauern kalter Winterbedingungen bei Standvögeln und Kurzstreckenziehern offenbar kostspieliger ist als

der Zug über grosse Distanzen (Bruderer & Salewski im Druck a).

## 2. Vermischung von Begriffen

Gauthreaux (1982) hat in einem umfassenden Review-Artikel über die «Ökologie und Evolution von Vogelzug-Systemen» unter anderem die historische Entwicklung der verschiedenen Ideen über die Evolution des Vogelzuges zusammengefasst. Darin kommt zum Ausdruck, dass bereits Charles Dixon Schwierigkeiten hatte, sich zwischen nördlicher oder südlicher Heimat der Zugvögel bzw. nördlicher oder südlicher Entstehung von Zugbewegungen zu entscheiden. Während er (Dixon 1892) noch das Ausweichen aus nördlichen Gebieten als treibende Kraft hinter der Zugevolution sah, betonte derselbe (Dixon 1897), dass Frühlings-Dispersal zu Arealausweitungen von Süden nach Norden führte, was aufgrund besserer Reproduktionsmöglichkeiten und geringerer Prädation im Norden die Entstehung von Vogelzug begünstigte. Beides ist plausibel und schliesst sich nach unserer Ansicht nicht gegenseitig aus. Die Publikation, bei der wir der Argumentation nicht mehr folgen können, ist ein Übersichtartikel von Taverner (1904), der erstmals von Zug statt Ausbreitung gegen Norden spricht, indem er argumentiert «... that it was perfectly reasonable for birds to *migrate* from the tropics in spring to exploit the increasing food in adjacent areas to the north». Obwohl der Ausdruck «adjacent areas» (benachbarte Gebiete) auf schrittweise Ausbreitung hindeutet, begann hier die sprachliche Umdeutung von «dispersal» zu «migration». Eckardt (1909) betonte nach unserer Ansicht wieder korrekt, dass Arealausweitungen auf der Suche nach Raum und Nahrung von grosser Bedeutung für die Entstehung von Zugverhalten seien. Coward (1912) hielt (nach unserer Ansicht richtig) fest, dass unabhängig davon, wo die Heimat der Zugvögel gewesen sein möge, das Wesentliche darin bestehe, dass sich die Vögel in neue Gebiete ausbreiteten und sich von dort wieder Richtung verfügbare Nahrungsressourcen zurückzogen, wenn die neu besiedelten Gebiete (saisonal oder langfristig) unbewohnbar wurden. Rappole (1995) fasste

die gängigen Erklärungen erneut zusammen und stellte eine Hypothese zur Entstehung von Wanderungen bei sesshaften tropischen Arten in wenig saisonaler Umwelt auf. Unglücklicherweise formulierte er die Aussage von Dixon (1897) neu, indem er vorschlug, dass für viele nearktisch-neotropische Zugvögel Wandern (migration) eine Verhaltensweise sei, die sich bei tropischen Standvögeln aufgrund des auf Jungvögeln lastenden Drucks entwickelte, wenig von Konkurrenz beeinträchtigte Nahrungs- und Brutgebiete zu finden. Dabei wird ähnlich wie bei Taverner (1904) typische Ausbreitung (dispersal) als Wanderung deklariert. Richtigerweise hält Rappole (1995) fest, dass für diese Art von Verschiebungen keine Veränderungen in der physikalischen Umwelt nötig sind, weil die Reproduktion mit der Erhöhung der Individuendichte genügend Veränderungen in der lebenden Umwelt erzeugt, um auch in völlig sesshaften Populationen Verschiebungen von Individuen, insbesondere von jungen Tieren, zu verursachen. Anschliessend postuliert Rappole (1995) Ausbreitungsbewegungen über grosse Distanzen (bis in gemässigte Breiten) und bringt diese mit Verhaltensweisen in Verbindung, die normalerweise mit Zug assoziiert werden. Der verhängnisvolle Schritt folgt unter Punkt 6 (S. 108), wenn argumentiert wird, dass der «neue Zugvogel tropischen Ursprungs» nach erfolgter Brut im neuen Gebiet bleiben sollte, wenn die Umweltbedingungen günstig blieben, dass er aber bei sich verschlechternden Bedingungen zum Ursprungsort in den Tropen zurückkehren sollte. Mit dieser Bezeichnung einer Einweg-Ausbreitung über grosse Distanz (jump dispersal) war die Umdeutung des Begriffs in Vogelzug vollzogen. Des Weiteren versucht Rappole (1995) die zweite Idee, nämlich die des tropischen Ursprungs, auf möglichst viele taxonomische Gruppen auszuweiten und erwähnt dabei Gattungen wie *Carduelis*, *Regulus* und *Melospiza* als mögliche Kandidaten. Diese sind aber mit grosser Wahrscheinlichkeit von Sibirien aus nach Nordamerika vorgestossen (Ericson et al. 2002, 2003) und haben wohl dort ihre Hauptradiation erfahren.

### 3. Entstehung von Wanderverhalten

#### 3.1. Spekulationen zum Ursprung von Wanderverhalten

Ausweichen vor zeitweise ungünstigen Bedingungen durch Verschiebung zu günstigeren Bedingungen, z.B. aus der Sonne in den Schatten oder entlang eines Gradienten, gehören zum ursprünglichen Verhaltensrepertoire von Tieren. Es verbessert primär das Überleben im Aktionsraum (home range) eines Tieres, kann aber auch hilfreich sein, wenn der individuelle Erfahrungsbereich durch Umherstreifen über den normalen Lebensraum hinaus erweitert wird.

Wenn am neuen Ort die Umweltbedingungen nur temporär oder nur für einen bestimmten Lebensabschnitt geeignet sind, kann es sich lohnen, zeitweise wieder zum Ausgangsort zurückzukehren. In zeitlich stark variierenden Lebensräumen ist deshalb Heimfinden (homing) eine notwendige Ergänzung zu erfolgreichem Ausweichen. In der ursprünglichen Form mag es sich auf die Rückkehr zu einem Ruhe- oder Brutplatz nach einem Ausflug zur Nahrungsbeschaffung beschränkt haben. Aber bereits innerhalb eines engeren Aktionsraumes benötigten die Tiere gewisse Fähigkeiten zur Orientierung, wobei nach Wiltschko & Wiltschko (1999) die Notwendigkeit zur Optimierung der täglichen Verschiebungen als Selektionsdruck wirkte.

Zunehmende Mobilität und vergrösserte Aktivitätsradien führten zu fortschreitender Selektion bezüglich besserer Ausweich- und Heimkehrfähigkeit. Tageszeitliche und jahreszeitliche Rhythmen gehörten vermutlich auch schon sehr früh zu den Eigenheiten, die den Tieren, die darüber verfügten, Selektionsvorteile boten. Würde eine solche innere Uhr als Zeitgeber gekoppelt mit regelmässigem Ausweichen und Heimfinden, wären damit ein möglicher genetischer Ansatz zur Evolution von Zugverhalten erreicht (Bell 2000).

Durch die Umwelt induzierte Bewegungen boten auf individueller Ebene eine Plattform für die Selektion präformierter genetischer Fähigkeiten für Zugverhalten auf der Populationsebene (Pulido 2006). Stark umweltabhängige Verschiebungen wie saisonale Vertikalbewegungen oder wetterbedingtes Ausweichen

könnten Ausgangspunkte für die Evolution von echtem Zug darstellen.

### 3.2. Genetische Kontrolle des typischen Vogelzuges

Typischer Vogelzug ist eine regelmässige, endogen kontrollierte saisonale Bewegung zwischen Brut- und Nicht-Brutgebieten mit genetisch festgelegtem Zeit-Richtungs-Programm (Salewski & Bruderer 2007). Aufgrund der von frühen Vorfahren ererbten Fähigkeiten könnte (obligatorisches) Teilziehverhalten die erbliche Basis eines Systems sein, das die rasche Evolution von ausgeprägtem Zug beziehungsweise Sesshaftigkeit durch Selektion ermöglicht und zu spezifisch adaptierten Zugformen führt (Berthold 1999). Entsprechend ist zu erwarten, dass die Ausprägung des Zugverhaltens zunimmt, wenn eine Population ihr Areal in zunehmend saisonale Gebiete ausweitet oder wenn sich das Klima im Lebensraum der Population in Richtung zunehmender Saisonalität verändert. Analog ist abnehmendes Zugverhalten zu erwarten, wenn das Klima in einem Gebiet stabiler wird oder wenn Gebiete mit konstanterem Klima besiedelt werden.

## 4. Phylogenie und Zugevolution

### 4.1. Zur Herkunft paläarktischer Singvögel

Da vor allem amerikanische Autoren (z.B. Rappole 2005) die Evolution des Vogelzuges mit bestimmten phylogenetischen Linien oder mit dem geographischen Ursprung von Arten assoziieren, betonen wir hier, dass Vogelzug in verschiedenen Linien eines phylogenetischen «Baumes» auftreten und wieder verschwinden kann (z.B. Price et al. 1997, Helbig 2003) und dass heutiger Artenreichtum in tropischen Gebieten nicht unbedingt für einen phylogenetisch südlichen Ursprung eines Taxons sprechen muss. Während Suboscines, insbesondere auch die in Amerika weit verbreiteten Tyrannidae, ihren Ursprung tatsächlich auf den Südkontinenten haben und auch bei verschiedenen Linien ursprünglicher Oscines (z.B. Pirole, Würger, Buschwürger, Drongos) bedeutende Phasen der Radiation in den heutigen Tro-

pen vermutet werden (Barker et al. 2004), hat wahrscheinlich ein grosser Teil der Speziation der Passerida auf der Nordhalbkugel stattgefunden und zwar in Zeiten, in denen quasia-tropische Bedingungen in grossen Gebiete der Holarktis vorherrschten (Bruderer & Salewski im Druck b). Ericson et al. (2002, 2003) zeigten aufgrund molekularer Phylogenie, dass die Passerida mit grosser Wahrscheinlichkeit von australischen Vorfahren abstammen und von dort aus zuerst die Paläarktis und erst später die übrigen Kontinente besiedelt haben (abgesehen von Ausnahmen, denen nach Barker et al. 2004 sowie Beresford et al. 2005 eine frühe direkte Besiedlung von Afrika gelungen sein könnte).

Die molekulare Systematik erlaubt heute die Rekonstruktion phylogenetischer Stammbäume und liefert zudem Hinweise auf die zeitliche Abfolge der verschiedenen Verzweigungen, wobei allerdings auch Spezialisten den Gang dieser «genetischen Uhr» immer noch als mit erheblichen Unsicherheiten belastet betrachten (Avice & Walker 1998, Drummond et al. 2006).

Gut untersuchte Beispiele sind etwa die Grasmücken der Gattung *Sylvia*, von denen Blondel (1987) schreibt, dass sie ihre Wurzeln in den grossen Waldgebieten von Eurasien haben. Helbig (2003) unterstützt diese Ansicht mit dem Hinweis, dass die Gattung *Sylvia* keine Vorfahren in Afrika habe, dass aber die Bildung von Arten und Unterarten in den südlich brütenden sesshaften Taxa ausgeprägter sei als bei ziehenden Arten, und dass sich Zugverhalten unabhängig in verschiedenen Linien entwickelt habe.

Bei der artenreichen Gattung der Laubsänger *Phylloscopus* kommen neben einer Mehrheit von Arten, die im gemässigten Eurasien brüten und im Herbst südwärts ziehen, auch residente Arten in Afrika (6), Südostasien (8) und auf den Kanaren (1) vor. Aber auch für diese Gattung nehmen Price et al. (1997) an, dass sie sich ursprünglich in der Paläarktis entwickelte. Wie Helbig (2003) für die Gattung *Sylvia* bestätigen Price et al. (1997) für die Laubsänger Rapoport's (1982) Regel, wonach nördlich brütende Arten grössere geographische Gebiete besetzen als ihre weiter südlich brütenden, weniger auf Zug ausgerichteten Gattungsgenos-

sen. Dies, weil ziehende Arten aufgrund besserer Ausbreitungsfähigkeit und Umwelttoleranz eher befähigt sind, Gebiete neu zu besiedeln, die während der Glaziale unbewohnbar waren. Eine zweite Regel (Stevens 1989) sagt aus, dass durch die Klimavariabilität der nördlichen Gebiete Generalisten gefördert werden, während konstanteres Klima im Süden lokale Anpassungen von Spezialisten und damit die Artbildung in begrenzten Gebieten fördert. Trotz mancher offener Fragen zur Entstehung des latitudinalen Diversitäts-Gradienten – mit von den Tropen zu den Polen generell abnehmenden Artenzahlen (z.B. Mittelbach et al. 2007) – behalten die beiden Regeln ihren Erklärungswert.

Für Stelzen und Pieper (Motacillidae) wird angenommen, dass sie ihren Ursprung in Asien haben (Voelker 1999, 2002). Ein phylogenetischer Baum für die ganze Familie (Outlaw & Voelker 2006) deutet an, dass sich die Familie vermutlich in Ostasien in die beiden Linien *Anthus* und *Motacilla* aufspaltete. *Anthus* scheint zwei asiatische Linien (*Anthus* und *Dendronanthus*) und eine afrikanische Linie (*Macronyx*) entwickelt zu haben. Die Gattung *Anthus* breitete sich über die Paläarktis, Afrika und Amerika aus, wobei Mehrfacheinwanderungen zur Steigerung der Artenzahl beitrugen. Auch in der *Motacilla*-Linie scheinen mindestens zwei Einwanderungswellen nach Afrika vorzuliegen. Der von Outlaw & Voelker (2006) rekonstruierte Stammbaum visualisiert eindrücklich, wie Zugverhalten und Standvogelverhalten im Zusammenhang mit der Kolonisierung von mehr oder weniger saisonalen Gebieten mehrfach in verschiedenen Linien auftrat bzw. verschwand.

Im Rahmen der wiederholten Glazialzyklen des Pleistozäns mussten die Vögel ihre Zuggewohnheiten immer wieder anpassen. Interglaziale erlaubten nicht nur die Ausweitung der Brutareale in nördliche Gebiete, sondern auch die Nutzung weiter Gebiete der afrikanischen Savannen. Während der Glaziale wurden die Brutareale oft auf kleine Refugien reduziert und die Überquerung der sich ausdehnenden Sahara wurde zu einer anspruchsvollen Aufgabe (Bruderer & Salewski im Druck b).

#### 4.2. Zugevolution eines Watvogels

In der Arktis brütende Watvögel liefern gut untersuchte Beispiele zur Evolution des Vogelzuges in jüngerer Zeit und Argumente gegen die Ideen, dass sich ihr Zug aus den heutigen Winterquartieren in die Brutgebiete entwickelt habe, oder dass südliche Ursprungspopulationen Zug entwickelt hätten, um in höheren Breiten grössere Bruten produzieren zu können. Das am besten dokumentierte Beispiel ist der Knutt *Calidris canutus* (Piersma 2007). Da die Art in der Regel nur *ein* Gelege mit vier Eiern produziert (Glutz von Blotzheim et al. 1975), ist ihr eine Steigerung der Nachwuchsproduktion auf dem Weg über die Zahl der Eier versperrt; eine Erhöhung der Jahresproduktion müsste durch reduzierte Jungenmortalität im Hohen Norden erreicht werden. Da Knutts für die Jungenaufzucht auf weiche Nahrung (vor allem Insektenlarven, Kleinkrebse, Pflanzenteile) angewiesen sind (Glutz von Blotzheim et al. 1975), kommen die Gezeitenzonen, in denen sich die überwinterten Knutts vor allem von Muscheln ernähren, als Nahrungsgebiete für die Jungvögel kaum infrage. Piersma (2007) erklärt, weshalb Knutts die tropischen Süßwassergebiete (mit entsprechendem Angebot an weicher Nahrung) nicht nutzen können und deshalb darauf angewiesen sind, in der Arktis zu brüten und in den Gezeitenzonen zu überwintern. Er argumentiert, dass diese extremen Langstreckenzieher auf abnehmende Investition in Immuno-Kompetenz ausgerichtete Entwicklungslinien darstellen, die sowohl im Winter wie auch im Sommer auf Gebiete mit geringer Belastung durch Krankheitskeime angewiesen seien, d.h. auf die Tundra mit reicher Nahrung für die Brut und muschelreiche Meeresküsten für die Überwinterung.

Extreme Schwankungen in der Ausdehnung von Tundra-Gebieten und Gezeitenzonen im Laufe des Pleistozäns haben die Knutt-Populationen vermutlich mehrmals auf geringe Reste reduziert. Nach der letzten Eiszeit hat wahrscheinlich nur eine Restpopulation am Südrand des paläarktischen Eisschildes überlebt (Buehler et al. 2006). Von dort aus hat sich die Art nach der letzten Eiszeit über weite Gebiete der Arktis ausgebreitet, hat sich in verschiede-



ne Unterarten aufgespaltet und hat im Rahmen dieser phylogenetischen und geographischen Aufspaltung von den neuen Brutgebieten aus neue Winterquartiere erschlossen.

#### 4.3. Konstante oder wechselnde Routen?

Es ist offensichtlich, dass sich die Endpunkte der Wanderungen unserer Zugvögel im Zusammenhang mit Klimaänderungen und den dadurch induzierten Verschiebungen der Vegetationszonen mehrfach latitudinal verschoben haben. Die langsame Abkühlung im Laufe des Pliozäns (5–1 Mio. Jahre vor unserer Zeit) und die extremen Klimaschwankungen der Eiszeiten (innerhalb der letzten Million Jahre vor heute) führten zu riesigen und vor allem während des Pleistozäns fluktuierenden Arealverschiebungen (Bruderer & Salewski im Druck b). Im Zusammenhang mit der globalen Erwärmung innerhalb der letzten 100 Jahre erleben wir solche Verschiebungen in kleinem Rahmen. Viele Arten aus verschiedenen taxonomischen Gruppen haben ihre Brutareale in höhere Breiten ausgedehnt und/oder blieben für die Überwinterung näher am Brutgebiet (Übersichten in Sutherland 1998, Fiedler 2003).

Änderungen in den Zugrichtungen scheinen stärker eingeschränkt als Veränderungen der Zugdistanz. Sutherland (1998) unterscheidet zwischen kulturell bestimmten Zugrouten, die rasch an neue Gelegenheiten angepasst werden können, während genetisch determinierte Zugrichtungen eher gegen Veränderungen resistent scheinen. Bei langlebigen Vögeln, die in sozialen Gruppen ziehen (Altvögel mit ihrer diesjährigen Brut), wie etwa Kraniche, Störche, Schwäne und Gänse, kann das Wissen einzelner Individuen leicht weitergegeben werden. Dadurch werden extreme Wechsel zu neuen Rast- oder Überwinterungsgebieten in kurzer Zeit möglich. Auch Enten können rasch auf neue Ernährungsmöglichkeiten innerhalb ihrer «flyways» reagieren und neue Traditionen etablieren (z.B. Keller 2000).

Bei genetisch determinierten Zugvögeln (wie etwa typische Zugvögel unter Singvögeln und Watvögeln), bei denen die Jungvögel meist ohne Führung durch Altvögel ziehen, wird die Entwicklung neuer Richtungstendenzen sowohl

durch die Streuung der vererbten Richtung als auch durch die Überlebenschancen in den mit diesen Richtungen erreichten Rast- und Zielgebieten begrenzt. Zugrouten entlang der ehemaligen Ausbreitungswege der Ursprungspopulation können so erhalten bleiben, solange kein Selektionsdruck andere Wege begünstigt (Bruderer 1997). Der Zugweg des Neuntötters *Lanius collurio* von Spanien über den Mittleren Osten nach Ost- und Südafrika ist ein eindrucksvolles Beispiel eines solchen historisch geprägten Zugweges, besonders im Vergleich mit dem Rotkopfwürger *Lanius senator*, der im westlichen Teil seines Areals zusammen mit dem Neuntöter vorkommt, von dort aber den wesentlich kürzeren Weg nach Westafrika einschlägt (Abb. dazu in Bruderer et al. 2006). Einen anderen spektakulären Fall liefern die kanadischen Populationen des Steinschmätzers *Oenanthe oenanthe*, von denen die östliche über den Atlantik nach Westafrika zieht, die westliche via Sibirien nach Ostafrika; dies, obwohl die meisten anderen Vögel aus Kanada südwärts in Winterquartiere innerhalb der beiden Amerika fliegen. Ein neues Beispiel kombiniert Informationen über die Zugwege von drei Populationen der Zwergdrossel *Catharus ustulatus* mit der Analyse von Mitochondrien-DNA (Ruegg & Smith 2002): Während die entlang der nordamerikanischen Pazifikküste brütenden West-Populationen direkt südwärts ziehen und in Mexiko überwintern, fliegen die Vögel aus Alaska zuerst ostwärts in die Brutgebiete der Ost-Populationen (z.B. im Gebiet der Grossen Seen), von wo sie wie die dort ansässigen Artgenossen südwärts fliegen und in Südamerika überwintern. Weil die DNA-Analysen eine enge Verwandtschaft der Alaska-Population mit den östlichen Populationen zeigen, folgern die Autoren, dass die Alaska-Vögel von östlichen Populationen abstammen und auf dem Zug historischen Ausbreitungswegen nach der letzten Eiszeit folgten.

Das oft zitierte Beispiel der normalerweise südwestwärts ziehenden Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla* zeigt, wie abweichende Winterquartiere an Bedeutung gewinnen können, wenn neue ökologische Bedingungen dies erlauben. Nach Berthold et al. (1992) waren Zugrichtungen nach Westen oder sogar Nord-

westen wohl Teil der normalen genetischen Variation und traten in geringer Häufigkeit bereits auf, lange bevor sich die Überwinterung von Mönchsgrasmücken in England erkennbar etablierte. Auch die Flexibilität der Richtungen, die Sutherland (1998) zum Teil bei genetisch determinierten Zugvögeln fand, lässt Anpassungen vorhandener Verhaltensweisen erkennen. Dies gilt auch für künstlich verfrachtete Vögel wie etwa die europäischen Stare *Sturnus vulgaris* in Nordamerika, die ihr Zugverhalten an die im neuen Lebensraum gegebenen Bedingungen anpassten (Kessel 1953).

Während Singvögel oft auf Zugrouten entlang der ehemaligen Einwanderungswege beharren, zeigen Watvögel erstaunliche Fälle von Verschiebungen von Winterquartieren im Zusammenhang mit der Besiedlung neuer Brutgebiete. So scheinen z.B. alle nordamerikanischen Unterarten des Knutts von einer Ursprungspopulation abzustammen, die in den Tundragebieten Ostasiens gebrütet und in Australien überwintert hat. Heute ziehen diese amerikanischen Knutt-Populationen nicht mehr nach Australien, sondern haben neue Routen zu Winterquartieren in südlichen Teilen des amerikanischen Doppelkontinentes entdeckt, die östlichste Population sogar den Weg ins europäische Wattenmeer (Buehler & Baker 2006). Buehler et al. (2006) spekulieren, dass die Nähe der Brutgebiete zum Nordpol kombiniert mit der extrem hohen Flugkapazität der Watvögel Verschiebungen der Winterquartiere erleichtern könnte, weil bereits kleine Streuungen in den Abflugrichtungen die Möglichkeit böten, andere Winterquartiere zu erreichen. Selektive Vorteile von Subpopulationen, die neue Winterquartiere erreichen, würden sich rasch auf neue Zugrouten auswirken.

**Dank.** Wir danken Jaques Blondel, Lukas Jenni, Peter Jones und Ian Newton für wertvolle Diskussionen zum Thema. Lukas Jenni, Peter Knaus und Christian Marti danken wir für die kritische Durchsicht des Manuskripts und wertvolle Verbesserungsvorschläge.

### Zusammenfassung und Folgerungen

(1) Wir diskutieren eine Alternative zur in jüngerer Zeit vorherrschenden Idee, dass Zugvögel ihren

Ursprung generell im tropischen Süden hätten, und dass sich Vogelzug von Süden nach Norden entwickelt habe, wobei die Zugvögel als Kurzzeit-Gäste mit erhöhter Nachwuchsproduktion vom saisonalen Überfluss in höheren Breiten profitieren würden.

(2) Während wir Vogelzug als saisonale Zweiweg-Wanderung zwischen Brut- und Nicht-Brutgebieten betrachten, ist Dispersal eine Einweg-Bewegung, welche die Ansiedlung eines Individuums ausserhalb seines bisherigen Aufenthaltsgebietes und damit allenfalls die Ausweitung des Brutareals einer Art ermöglicht.

(3) Dauerhafte Verschiebungen des Brutareals sind deshalb nicht das Ergebnis von Zug, sondern von Kolonisierung durch Dispersal.

(4) Vögel, die unter zunehmend saisonalen Bedingungen brüten, können sich entweder an das Überleben an Ort unter harten Umweltbedingungen anpassen oder Zug entwickeln, der in der Nicht-Brutzeit höhere Überlebensraten in günstigerem Klima ermöglicht. Dabei wird die eine oder die andere Linie durch taxon-spezifische Lebensvoraussetzungen begünstigt.

(5) Die Ausprägung des Zugverhaltens kann sich im Zusammenhang mit zunehmender oder abnehmender Saisonalität in bewohnten oder neu besiedelten Gebieten verstärken oder abschwächen. Dies war wohl besonders ausgeprägt im Zusammenhang mit den Klimaschwankungen des Pleistozäns.

(6) Ausgehend vom alten Südkontinent Gondwana hatten die Suboscines ihre Haupt-Radiation auf den heutigen Südkontinenten, während die Passerida wahrscheinlich via die Paläarktis in die übrigen Kontinente einwanderten und ihre Hauptradiation in der Holarktis erlebten. Der Beginn dieser Radiation erfolgte, als das Klima in grossen Teilen der Nordkontinente tropenähnlich war. Deshalb muss «tropischer Ursprung» nicht gleichbedeutend sein mit «südlichem Ursprung».

(7) Beispiele aus der molekularen Phylogenetik zeigen, dass die Gattungen *Sylvia*, *Phylloscopus*, *Anthus* und *Motacilla* ihren Ursprung wahrscheinlich in der Paläarktis haben. Da die Speziation bei sedentären südlichen Arten ausgeprägter ist als bei ziehenden nördlichen Arten, sind grosse Artenzahlen im Süden nicht a priori ein Anzeichen für den südlichen Ursprung eines Taxons.

(8) Der Knutt *Calidris canutus* ist für die Brut an die arktische Tundra und für die Überwinterung an die Gezeitenzone gebunden (evtl. wegen reduzierter Immunokompetenz auf Gebiete mit niedriger Infektionsgefahr ausgerichtet?). Wenn wir davon ausgehen, dass am Ende der letzten Eiszeit an den afrikanischen Meeresküsten und in der Tundra ähnliche Nahrungstypen vorhanden waren wie heute, muss sich der Zug von den Brutgebieten in die Nicht-Brutgebiete entwickelt haben und nicht umgekehrt, weil in den Winterhabitaten keine geeignete Nahrung für junge Knutts verfügbar war.

(9) Die heutigen Zugrouten von Langstreckenziehern unter den Singvögeln scheinen oft den Richtungen früherer Ausbreitungswege zu folgen, während

bei arktischen Watvögeln grosse Verschiebungen von Winterquartieren im Zusammenhang mit der Besiedlung neuer Brutgebiete vorkamen und bei Arten mit kulturell tradierten Zugrouten rasche Wechsel von Rast- und Überwinterungsgebieten möglich sind.

### Summary and conclusions

(1) We discuss an alternative to the recently predominating idea that migrant birds have their origin generally in southern tropical areas and that bird migration evolved from the South towards higher latitudes to capitalise as short-time visitors on seasonally abundant resources allowing higher reproductive output (southern-home theory).

(2) While we consider avian migration as seasonal two-way movements between breeding and non-breeding areas, dispersal is a one-way movement providing the possibility for an individual to settle beyond its previous home range, thus allowing the expansions of a species' breeding range.

(3) Persisting shifts of breeding ranges are thus the result of colonization by dispersal, not migration.

(4) Birds breeding under increasingly seasonal conditions may either adapt for on-site survival in harsh environment or they may evolve migratory habits that allow higher survival rates under favourable climatic conditions in the non-breeding season. Taxon-specific life history traits will favour one or the other line of evolution.

(5) Migratory habits may increase or decrease according to increasing or decreasing seasonality in the breeding areas colonized or inhabited. This may have been particularly pronounced during the climatic ups and downs of the Pleistocene.

(6) Starting from a common Gondwana origin, suboscines had their main radiation on the continents that are still on the southern hemisphere today, while the Passerida lineage of the oscines probably spread via the Palaearctic to the other continents, experiencing their main radiation in the Holarctic. This radiation started when the climate was still quasi-tropical in large parts of the northern continents. «Tropical origin» is therefore not necessarily identical with «southern origin».

(7) Examples from molecular phylogeny suggest that the genera *Sylvia*, *Phylloscopus*, *Anthus* und *Motacilla* have their origins in the Palaearctic. As speciation was probably more pronounced in southerly-breeding sedentary species than in northern more mobile congeners, high numbers of southerly breeding species are not necessarily an indication of southern origin of the taxon.

(8) The Red Knot *Calidris canutus* is bound to Arctic desert and Tundra for breeding, and to tidal flats as non-breeding habitats (possibly due to reduced investment in immunity relying on habitats with low disease pressure). Assuming that the types of food available along the African coasts and in the Tundra were similar to present-day conditions, migration must have evolved from breeding sites to-

wards non-breeding areas, because adequate food for young Knots was not available in the winter habitats.

(9) Actual migratory routes of passerine long-distance migrants seem often to follow ancient expansion routes of breeding ranges, while in Arctic waders considerable shifts of wintering areas occurred in connection with the colonization of longitudinally shifted breeding ranges, and rapid changes in staging and wintering sites are possible in species with culturally transmitted migratory routes.

### Literatur

- AVISE, J. C. & D. WALKER (1998): Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 457–463.
- BAKER, R. R. (1978): The evolutionary ecology of animal migration. Hodder and Stoughton, London.
- BARKER, F. K., A. CIBOIS, P. SCHIKLER, J. FEINSTEIN & J. CRACRAFT (2004): Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 101: 11040–11045.
- BELL, C. P. (2000): Process in the evolution of bird migration and pattern in avian ecogeography. *J. Avian Biol.* 31: 258–265. – (2005): The origin and development of bird migration: comments on Rappole and Jones, and an alternative evolutionary model. *Ardea* 93: 115–123.
- BERESFORD, P., F. K. BARKER, R. A. RYAN & T. M. CROWE (2005): African endemics span the tree of songbirds (Passeri): molecular systematics of several evolutionary «enigmas». *Proc. R. Soc. Lond. B* 272: 849–858.
- BERTHOLD, P. (1999): A comprehensive theory for the evolution, control and adaptability of avian migration. *Ostrich* 70: 1–11.
- BERTHOLD, P., A. J. HELBIG, G. MOHR & U. QUERNER (1992): Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. *Nature* 360: 668–669.
- BLONDEL, J. (1987): History and development of bird faunas in the Mediterranean region. S. 231–238 in C. MOURER-CHAUVIRÉ (ed.): *L'évolution des oiseaux d'après le témoignage des fossiles*. Docum. Lab. Géol. Lyon, Lyon.
- BRUDERER, B. (1997): Migratory directions of birds under the influence of wind and topography. S. 1–10 in: *Orientation & navigation – birds, humans & other animals*. Royal Institute of Navigation, Oxford.
- BRUDERER, B., S. JENNI-EIERMANN & F. LIECHTI (2006): Vogelzug. Bericht 2006 der Schweizerischen Vogelwarte Sempach für die «Gemeinschaft der Freunde der Vogelwarte». Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- BRUDERER, B. & V. SALEWSKI (im Druck a): Different fecundity of sedentary and migratory birds breeding in temperate areas. *J. Ornithol.* – (im Druck b): Evolution of bird migration in a biogeographical context. *J. Biogeogr.*
- BUEHLER, D. M. & A. J. BAKER (2006): Population di-

- vergence times and historical demography in Red Knots and Dunlins. *Condor* 107: 497–513.
- BUEHLER, D. M., A. J. BAKER & T. PIERSMA (2006): Reconstructing palaeoflyways of the late Pleistocene and early Holocene Red Knot (*Calidris canutus*). *Ardea* 94: 485–498.
- BULLOCK, J., R. E. KENWARD & R. S. HAILS (2002): Dispersal ecology. The 42<sup>nd</sup> symposium of the British Ecological Society. Blackwell, Malden.
- CAMPBELL, B. & E. LACK (1985): A dictionary of birds. Poyser, Calton.
- COWARD, T. A. (1912): The migration of birds. Cambridge Univ. Press, London.
- DINGLE, H. (1996): Migration. The biology of life on the move. Oxford Univ. Press, New York.
- DIXON, C. (1892): The migration of birds. Windsor House, London. – (1897): The migration of birds. Windsor House, London.
- DRUMMOND, A. J., S. Y. W. HO, M. J. PHILLIPS & A. RAMBAUT (2006): Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biol.* 4 (5): e88.
- ECKARDT, W. R. (1909): Über die Entstehung des Vogelzugs. *J. Ornithol.* 57: 32–42.
- ERICSON, G. P., L. CHRISTIDIS, A. COOPER, M. IRESTED, J. JACKSON, U. S. JOHANSSON & J. A. NORMAN (2002): A Gondwanan origin of passerine birds supported by DNA sequences of the endemic New Zealand wrens. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 235–241.
- ERICSON, G. P., M. IRESTEDT & U. S. JOHANSSON (2003): Evolution, biogeography, and patterns of diversification in passerine birds. *J. Avian Biol.* 34: 3–15.
- FIEDLER, W. (2003): Recent changes in migratory behaviour of birds: A compilation of field observations and ringing data. S. 21–38 in P. BERTHOLD, E. GWINNER & E. SONNENSCHNEIN (eds): *Avian migration*. Springer, Berlin.
- GAUTHREAUX, S. A. (1982): The ecology and evolution of avian migration systems. S. 93–168 in D. S. FARNER, J. R. KING & K. C. PARKES (eds): *Avian biology*. Academic Press, New York.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1975): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd. 6, Charadriiformes (1. Teil). Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- GREENWOOD, P. J. & P. H. HARVEY (1982): The natal and breeding dispersal of birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13: 1–21.
- HELBIG, A. J. (2003): Evolution of bird migration: a phylogenetic and biogeographic perspective. S. 3–20 in P. BERTHOLD, E. GWINNER & E. SONNENSCHNEIN (eds): *Avian migration*. Springer, Berlin.
- HOCKEY, P. A. R., W. R. J. DEAN & P. G. RYAN (2005): *Roberts Birds of Southern Africa*. The Trustees of the John Voelcker Bird Book Fund, Cape Town.
- JENNI, L. & F. NEUSCHULZ (1985): Die Masseneinflüge von Bergfinken *Fringilla montifringilla* 1977/78 und 1982/83 in der Schweiz: Abhängigkeit von der Schneedecke und vom Nahrungsangebot. *Ornithol. Beob.* 82: 85–106.
- KELLER, V. (2000): Winterbestand und Verbreitung der Kolbenente *Netta rufina* in der Schweiz und im angrenzenden Ausland. *Ornithol. Beob.* 97: 175–190.
- KESSEL, B. (1953): Distribution and migration of the European starling in North America. *Condor* 55: 49–67.
- MAYNARD SMITH, J. & R. PRICE (1973): The logic of animal conflict. *Nature* 246: 15–18.
- MITTELBACH, G. G., D. W. SCHEMSKE, H. V. CORNELL, A. P. ALLEN, J. M. BROWN, M. B. BUSH, S. P. HARRISON, A. H. HURLBERT, N. KNOWLTON, H. A. LESSIOS, C. M. MCCAIN, A. R. MCCUNE, L. A. MCDADE, M. A. MCPEEK, T. J. NEAR, T. D. PRICE, R. E. RICKLEFS, K. ROY, D. F. SAX, D. SCHLUTER, J. M. SOBEL & M. TURELLI (2007): Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecol. Lett.* 10: 315–331.
- NEWTON, I. (2003): *The speciation and biogeography of birds*. Academic Press, London. – (2008): *The migration ecology of birds*. Academic Press, London.
- OUTLAW, D. C. & G. VOELKER (2006): Phylogenetic tests of hypotheses for the evolution of avian migration: A case study using the Motacillidae. *Auk* 123: 455–466.
- PIERSMA, T. (2007): Using the power of comparison to explain habitat use and migration strategies of shorebirds worldwide. *J. Ornithol.* 148: 45–59.
- PIERSMA, T., J. PÉREZ-TRIS, H. MOURITSEN, U. BAUCHINGER & F. BAIRLEIN (2005): Is there a «migratory syndrome» common to all migrant birds? *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1046: 282–293.
- PRICE, T., A. J. HELBIG & A. D. RICHMAN (1997): Evolution of breeding distributions in the old world leaf warblers (genus *Phylloscopus*). *Evolution* 51: 552–561.
- PULIDO, F. (2006): Adaptation and adaptability of migratory behavior. *Acta Zool. Sin.* 52 (Supplementum): 350–353.
- RAPPOLE, J. H. (1995): *The ecology of migrant birds – a neotropical perspective*. Smithsonian Institution Press, Washington. – (2005): *Evolution of old and new world migration systems: a response to Bell*. *Ardea* 93: 125–131.
- RAPPOLE, J. H., B. HELM & M. A. RAMOS (2003): An integrative framework for understanding the origin and evolution of avian migration. *J. Avian Biol.* 34: 124–128.
- RAPPOLE, J. H. & P. JONES (2002): Evolution of Old and New World migration systems. *Ardea* 90: 525–537.
- RAPOPORT, E. (1982): *Areography: geographical strategies of species*. Pergamon Press, Oxford.
- RUEGG, K. C. & T. B. SMITH (2002): Not as the crow flies: a historical explanation for circuitous migration in Swainson's thrush (*Catharus ustulatus*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 1375–1381.
- SALEWSKI, V. & B. BRUDERER (2007): The evolution of bird migration – a synthesis. *Naturwissenschaften* 94: 268–279.
- STEVENS, G. C. (1989): The elevational gradient in altitudinal range: an extension of the Rapoport's la-

- titudinal rule to altitude. *Am. Nat.* 140: 893–911.
- SUTHERLAND, W. J. (1998): Evidence for flexibility and constraint in migration systems. *J. Avian Biol.* 29: 441–448.
- TAVERNER, P. A. (1904): A discussion of the origin of migration. *Auk* 21: 322–333.
- VOELKER, G. (1999): Dispersal, vicariance, and clocks: historical biogeography and speciation in a cosmopolitan passerine genus (*Anthus*: Motacillidae). *Evolution* 53: 1536–1552. – (2002): Systematics and historical biogeography of wagtails: dispersal versus vicariance revisited. *Condor* 104: 725–739.
- WARD, P. (1971): The migration patterns of *Quelea quelea* in Africa. *Ibis* 113: 275–297.
- WILTSCHKO, R. & W. WILTSCHKO (1999): Das Orientierungssystem der Vögel. IV. Evolution. *J. Ornithol.* 140: 393–417.
- ZINK, R. M. (2002): Towards a framework for understanding the evolution of avian migration. *J. Avian Biol.* 33: 433–436.

*Manuskript eingegangen 17. März 2008*  
*Bereinigte Fassung angenommen 8. Mai 2008*

---

## Schriftenschau

---

BAUMGARTNER, H., S. GLOOR, J.-M. WEBER & P. A. DETTLING (2008): **Der Wolf: ein Raubtier in unserer Nähe.** Haupt, Bern, 216 S., ca. 160 Farbfotos, sFr. 49.90. ISBN 978-3-258-07274-6. – An der Podiumsdiskussion zur gut besuchten Buchvernissage in der Buchhandlung Haupt in Bern vom 28. April 2008 bedauerte Reinhard Schnidrig, Leiter der Sektion Jagd und Wildtiere im Bundesamt für Umwelt, dass wir zu viel vom Wolf und vom Bären und zu wenig von den Braunkehlchen, Auerhühnern und Mittelspechten sprächen, die unsere Hilfe nötig hätten, wogegen die Grossraubtiere den Weg zurück in die Schweiz selber finden. Er plädierte auch dafür, die Sorgen und Probleme der Schafzüchter ernst zu nehmen, sich mit der Jagd auseinanderzusetzen und sich sachlich zu informieren. Dazu will das vorliegende Wolf-Buch beitragen. Der Schweizer Fotograf Peter A. Dettling hat dazu den Wolf vor allem in Kanada in freier Wildbahn porträtiert; ein Teil der Aufnahmen stammt aus grossen Wolfsgehegen in Italien und Deutschland. Die Texte stammen von den Biologen Hansjakob Baumgartner, Sandra Gloor und Jean-Marc Weber. Sie stellen nicht nur die neuesten Forschungsergebnisse über den Wolf dar, sondern auch die Probleme im Zusammenleben von Mensch und Wolf im ganzen europäischen Verbreitungsgebiet von den Alpen über Skandinavien bis Polen, einschliesslich der kulturhistorischen Aspekte. «Der Wolf» ist ein faszinierendes und spannendes Buch, auch für ornithologisch interessierte Lesende, das mithilft zu verstehen, weshalb ein paar Wölfe (und ein halbzahmer Bär) die Presse und die Amtsstellen so unverhältnismässig beschäftigen und die wirklichen Probleme im Artenschutz aus dem Bewusstsein der Öffentlichkeit verdrängen.

C. Marti

**Berichte zum Vogelschutz 43 (2006).** Schriftleitung: U. Mammen. Hrsg.: Deutscher Rat für Vogelschutz und NABU – Naturschutzbund Deutschland. 158 S.,

mehrheitlich s/w-ill., € 15.– (im Abonnement € 11.–). ISSN 0944-5730. Bezug: Landesbund für Vogelschutz (LBV), Artenschutz-Referat, Eisvogelweg 1, D-91161 Hilpoltstein, E-Mail [bzv@lbv.de](mailto:bzv@lbv.de). – Wie jedes Heft dieser Serie enthält auch Nr. 43 eine Reihe von vogelschutzrelevanten Beiträgen, von denen hier nur zwei herausgegriffen werden sollen: H.-W. Ley berichtet über experimentelle Tests zur Wahrnehmbarkeit von UV-reflektierenden «Vogelschutzgläsern» durch mitteleuropäische Singvögel, die an der Vogelwarte Radolfzell durchgeführt werden. Sie gehen von Erkenntnissen aus, dass Vögel im Gegensatz zu uns Menschen Farben im UV-A-Bereich wahrnehmen können, so dass Glassorten gesucht werden, die zwar für Vögel, aber nicht für Menschen sichtbar wären. Ähnliche Testreihen mit UV-Markierungen laufen zur Zeit auch an der Schweizerischen Vogelwarte. Der Durchbruch scheint noch nicht in Sicht, aber allein die Aussicht, das Massensterben der Glasscheibenopfer eines Tages zu eliminieren, rechtfertigt es, die Suche unvermindert weiterzuführen. In einem Übersichtsbeitrag analysiert P. Petermann aktuelle Veröffentlichungen, die sich mit Vogelgrippe und Vogelzug befassen. Dabei zeigt er, auf wie schwachen Füßen die «Wildvogel-Hypothese» weiterhin steht: Klare Beweise, dass das virulente Vogelgrippevirus H5N1 durch Zugvögel verbreitet wird, fehlen nach wie vor, wogegen die Übertragung durch Geflügelhandel gut belegt ist. Weitere Beiträge befassen sich mit dem globalen IBA-Monitoringkonzept von BirdLife International oder mit den Auswirkungen von Windparks auf Feldvögel. Wer sich nach diesen ernsten Themen etwas erholen will, kann im Orniduden Teil I von H.-G. Bauer blättern, worin fehlerhaft geschriebene Vogelnamen aus verschiedenen Quellen zusammengetragen worden sind. Brillenglasmücke, Citroen wagtail, Eiterente, Geldregenpfeifer und andere werden mit den entsprechenden wissenschaftlichen Namen versehen und beschrieben. Wie üblich sind auch in diesem Heft Tagungsberichte und Buchbesprechungen enthalten, dazu kommen ein paar Gedichte von Manfred Lieser.

C. Marti