

Literatur

- AUSTIN SA (1991) Mount St. Helens: A slide collection for Educators. Geological Education Materials, ICR, El Cajon.
- CHRISTIANSEN RL & PETERSON DW (1981) Chronology of the 1980 eruptive activity. US Geological Survey Professional Paper 1250, 17-30.
- COFFIN HG (1983) Erect floating stumps in Spirit Lake, Washington. *Geology* 11, 298-299.
- COFFIN HG (1987) Sonar and scuba survey of a submerged allochthonous „forest“ in Spirit Lake, Washington. *Palaos* 2, 178-180.
- CRANDELL DR (1987) Deposits of pre-1980 pyroclastic flows and lahars from Mount St. Helens volcano, Washington. US Geological Survey Professional Paper 1444, Washington.
- CRANDELL DR, MULLINEUX DR & RUBIN M (1975) Mount St. Helens volcano: recent and future behavior. *Science* 187, 438-441.
- CRISWELL CW (1987) Chronology and pyroclastic stratigraphy of the May 18, 1980, eruption of Mount St. Helens, Washington. *J. Geophys. Res.* 92, 10237-10266.
- DECKER R & DECKER B (1981) Die Ausbrüche des Mount St. Helens. *Spektrum der Wissenschaft* (Mai), S. 32-46.
- FOXWORTHY BL & HILL M (1982) Volcanic eruptions of 1980 at Mount St. Helens. The first 100 days. US Geological Survey Professional Paper 1249, Washington.
- FRITZ WJ (1980a) Reinterpretation of the depositional environment of the Yellowstone „fossil forests“. *Geology* 8, 309-313.
- FRITZ WJ (1980b) Stumps transported and deposited upright by Mount St. Helens mud flows. *Geology* 8, 586-588.
- HUGHES JM, STOIBER RE & CARR MJ (1980) Segmentation of the Cascade volcanic chain. *Geology* 8, 15-17.
- KAROWE AL & JEFFERSON TH (1987) Burial of trees by eruptions of Mount St Helens, Washington: implications for the interpretation of fossil forests. *Geol. Mag.* 124, 191-204.
- KIEFER SW & STURTEVANT B (1988) Erosional furrows formed during the lateral blast at Mount St. Helens, May 18, 1980. *J. Geophys. Res.* 93, 14793-14816.
- LARSON D (1993) The recovery of Spirit Lake. *American Scientist* 81, 166-177.
- LIPMAN PW & MULLINEUX DR (eds, 1981) The eruptions of Mount St. Helens, Washington. US Geological Survey Professional Paper 1250, Washington.
- MOORE JG & Sisson TW (1981) Deposits and effects of the May 18 pyroclastic surge. US Geological Survey Professional Paper 1250, 421-438.
- PAPALE P & DOBRAN F (1994) Magma flow along the volcanic conduit during the Plinian and pyroclastic flow phases of the May 18, 1980, Mount St. Helens eruption. *J. Geophys. Res.* 99, 4355-4373.
- ROSENBAUM JG & WAITT RB (1981) Summary of eyewitness accounts of the May 18 eruption. US Geological Survey Professional Paper 1250, 53-67.
- SCHMINCKE H-U (1986) Vulkanismus. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- SCOTT KM (1988) Origins, behavior, and sedimentology of lahars and lahar-runout flows in the Toutle-Cowlitz River system. US Geological Survey Professional Paper 1447-A, Washington.
- SMITH DR & LEEMAN WP (1993) The origin of Mount St. Helens andesites. *J. Volcanol. Geotherm. Res.* 55, 271-303.
- TUCKER ME (1985) Einführung in die Sedimentpetrologie. Enke, Stuttgart.
- VOLPE AM & HAMMOND PE (1991) ^{238}U - ^{230}Th - ^{226}Ra disequilibrium in young Mount St. Helens rocks: time constraint for magma formation and crystallization. *Earth Plan. Sci. Lett.* 107, 475-486.
- WAITT RB, PIERSON TC, MACLEOD NS, JANDA RJ, VOIGHT B & HOLCOMB RT (1983) Eruption-triggered avalanche, flood, and lahar at Mount St. Helens – effects of winter snowpack. *Science* 221, 1394-1397.
- WALKER GPL & MCBROOME LA (1983) Mount St. Helens 1980 and Mount Pelée 1902 – Flow or surge? *Geology* 11, 571-574.
- Berichte im Nachrichtenmagazin TIME vom 2. 6., 9. 6. und 22. 9. 1980.

Strategien und mikroevolutionäre Entwicklungen des Zugverhaltens von Singvögeln

André-Alexander Weller, Kupferbergstraße 41,
67292 Kirchheimbolanden

Zusammenfassung: In den vergangenen Jahren führten umfangreiche Untersuchungen zum Vogelzug zu neuen Erkenntnissen über allgemeine und artspezifische Strategien und deren Ursachen bei verschiedenen Singvögeln. Studien an Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*) haben beispielsweise gezeigt, daß das Orientierungsverhalten stark von Genen beeinflusst wird, welche offensichtlich die Zugrichtung, aber

auch die Zugaktivität zu bestimmen scheinen. Obwohl diese Ergebnisse teilweise widersprüchlich gedeutet werden, weisen sie auf mikroevolutionäre Entwicklungen im Zuggeschehen hin. Sie könnten Teilpopulationen bestimmter Arten erlauben, in relativ kurzer Zeit auf Umweltveränderungen zu reagieren bzw. günstigere Flugrouten und Überwinterungs-orte auszuwählen.

Wie nur wenige andere Vertreter des Tierreichs sind die Vögel aufgrund ihrer morphologischen

Anpassung befähigt, negativen Veränderungen in ihrer Umwelt rasch auszuweichen und Regionen mit günstigeren Lebensbedingungen aufzusuchen. Mit diesem für die einzelne Art mit Vorteilen, für das Individuum aber mit Risiken verbundenen Phänomen des Vogelzuges (Migration) beschäftigt sich heute vor allem die sog. Ursachenforschung (vgl. CREUTZ 1989). Die Interpretationsansätze sind hierbei verschieden. Sie beinhalten sowohl generelle Fragen nach der Evolution des Zuggeschehens als auch die Untersuchung von Teilaspekten, z.B. des Einflusses von steuernden Faktoren. Die Problematik, daraus allgemein gültige Theorien abzuleiten, wird exemplarisch an der Frage nach dem Auslöser für das Zugverhalten ersichtlich. So scheint unter den klimatischen Gegebenheiten in Gebieten mit starken jahreszeitlichen Schwankungen der Änderung der Tageslänge eine entscheidende Bedeutung zuzukommen. Andererseits ist bekannt, daß auch unter tropischen, weniger extremen Bedingungen Vogelzug in beträchtlichem Maße stattfindet (CURRY-LINDAHL 1981).

Entwicklung der Zugsysteme

Für die Entwicklung der Zugsysteme im eurasischen Raum ziehen einige Autoren vor allem die eiszeitliche Klimaverschlechterung in Betracht, die eine reversible Verdrängung von weiter nördlich lebenden Populationen zur Folge hatte (u.a. BERTHOLD 1990). Demnach wurden ehemalige Verbreitungsgebiete nach dem Rückzug des Eises z.T. über gleiche Routen, auf denen sie verlassen wurden, wiederbesiedelt. Dies könnte heutige, umständlich erscheinende Zugwege wie bei den ibेरischen Neuntöttern (*Lanius collurio*) erklären (BIEBACH et al. 1983). Außerdem erfolgte eine Brutgebietserweiterung von eisfrei gebliebenen Rückzugsgebieten aus, wo es zudem unter den Bedingungen räumlicher Isolation von Teilen gleicher Populationen auch zur Aufspaltung in Zwillingarten (Fitis und Zilpzalp, Garten- und Waldbaumläufer u.a.) kam. Vergleichbare rezente Entwicklungen führten, teilweise unter anthropogenem Einfluß, in jüngerer Vergangenheit sowohl zur Eroberung neuer Brutareale (z.B. Girlitz, Karmingimpel, Orpheusspötter, Türkentaube) als auch zur Verlagerung von Ruhezielen. Was die zweitgenannte Beobachtung betrifft, wurde in den letzten Jahren für eine Reihe von Singvögeln die genetische Determination des Migrationsverhaltens nachgewiesen, die populationsintern zu rasch sich etablierenden Zugmustern führen kann. Am Beispiel der Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*, Abb. 1) sollen in diesem Zusammenhang zwei Aspekte näher betrachtet werden: Zugaktivität und Orientierungsverhalten. Diese Vogelart hat sich in mancher Hinsicht als geeignetes Untersuchungsobjekt der ornithologischen Forschung erwiesen, da sie u.a. in Gefan-

genschaft leicht zu halten als auch problemlos nachzuzüchten ist. Als Brutvogel bewohnt die Mönchsgrasmücke die westliche Paläarktis. Ihr Verbreitungsgebiet reicht von den Britischen Inseln im Westen über Teile Skandinaviens ostwärts bis nach Sibirien; im Süden verläuft die Grenze vom nordwestlichsten Afrika über die Türkei bis in den Iran. Entsprechend der Vielgestaltigkeit der besiedelten Lebensräume zeigt die Art ein breites Spektrum von Verhaltensanpassungen, beispielsweise hinsichtlich der Zugmuster. Auf den Kapverden und einigen Mittelmeerinseln haben sich eigene Rassen entwickelt und zum Teil zu Standvögeln etabliert, während der überwiegende Teil der zentraleuropäischen Populationen aus Kurz- bis Weitstreckenziehern besteht. Individuen aus dem westeuropäischen Raum überwintern vor allem an den Mittelmeerküsten und im westlichen Afrika, osteuropäische Vögel hingegen in Ostafrika, was mit der Kanalisierung der Zugwege über der Straße von Gibraltar und dem Bosphorus zusammenhängt. Im Mittelmeerraum existieren schließlich teilziehende Populationen, also Mischpopulationen aus Ziehern und Standvögeln.

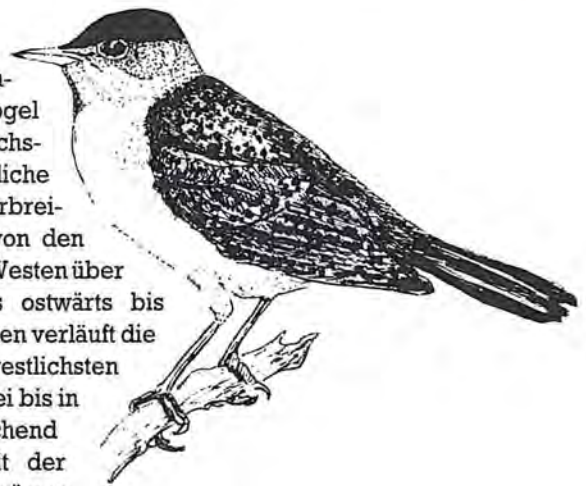


Abb. 1: Männchen der Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*) (Zeichnung: Friedemann Beck)

Änderungen des Zugverhaltens

An der Vogelwarte Radolfzell wurden umfangreiche populationsgenetische Studien zur Untersuchung der Zugaktivität anhand der Steuerung des Teilzugverhaltens durchgeführt (z.B. BERTHOLD et al. 1990). Entsprechende Experimente an südfranzösischen Vertretern ergaben, daß sich bei selektivem Brüten von zugaktiven bzw. nichtziehenden Individuen bereits nach wenigen Generationen (Eltern-generation: 75% Zieher) deutlich die Anteile der Nachkommen unterschieden (Abb. 2). Eine adäquate Situation, wie sie im Versuch durch assortatives Verpaaren (gezieltes Verpaaren, hier der Zieher bzw. Nichtzieher untereinander) simuliert wurde, könnte im Freiland das Auftreten von Selektionsfaktoren darstellen. Denkbar wäre dies z.B. im Fall eines plötzlichen Kälteeinbruchs, der die überwintrende Standvogelpopulation auslöschen, ziehende Artgenossen aber begünstigen würde; letztere würden sich dann zwangsläufig selektiv verpaaren. Dabei wäre eine sehr rasche Änderung des Zugverhaltens innerhalb weniger Generationen zu erwarten.

Aktuelle Studien zum Orientierungsverhalten befassen sich u.a. mit dem erst seit den sechziger

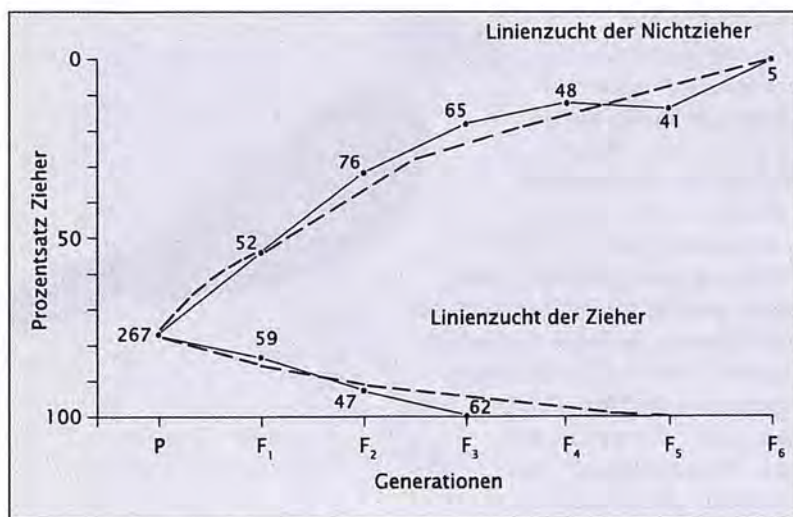


Abb. 2: Zweiweg-Selektion mit teilziehenden französischen Mönchsgrasmücken. Zucht bis F₆ (Nichtzieher) bzw. F₃ (Zieher). Zahlen: Anzahl der Individuen pro Generation. Gestrichelte Linien: an die Selektionserfolge am besten angepasste mathematische Funktionen. (Nach BERTHOLD et al. 1990)

Jahren zu beobachtenden und in jüngster Zeit expandierenden Nordwestzug mitteleuropäischer Mönchsgrasmücken auf die Britischen Inseln (LEACH 1981) sowie vereinzelt auch nach Südsandinavien. Wie die Auswertung von Ringfunden ergab, stammen diese Individuen überwiegend aus einem Gebiet, das sich von den Benelux-Staaten bis Österreich erstreckt (ZINK 1973, SCHLENKER 1981). Mittlerweile bevorzugt ungefähr ein Zehntel der in Mittel- und Süddeutschland ansässigen Population das neue Winterquartier. Um festzustellen, inwieweit möglicherweise genetische Faktoren die Richtungswahl beeinflussen, wurden Mönchsgrasmücken in England gefangen und anschließend selektiv verpaart (BERTHOLD et al. 1992). Handelte es sich – ungeachtet der auffälligen quantitativen

Zunahme – um eine eher zufällige Migrationsbewegung, so würden sich die Nachkommen in ihrem Orientierungsverhalten von den Eltern mehr oder weniger unterscheiden und verstärkt herkömmliche Richtungspräferenzen (SW-Ausrichtung) zeigen. Falls sich das Merkmal „Nordwestzug“ dagegen bei der Elterngeneration genetisch etabliert hätte, würde es an die Jungvögel direkt vererbt werden. Die Versuchsergebnisse untermauern die zweite Hypothese: die neue Route wird offenbar bereits im Erbgut der F₁-Generation vorprogrammiert (Abb. 3). Obwohl die bisherigen Vorstellungen, wie die Navigation in die nordwestlichen Winterquartiere überhaupt erfolgt, umstritten sind – denkbar wäre neben einer geringen Abweichung über den bisherigen Zugwinkel hinaus (Fächerzug, Abb. 4) auch eine (fehlgesteuerte) Umkehrung der eigentlichen Zugrichtung (reverse migration model, BUSSE 1992) – so scheint dieses Verhalten den Individuen doch eher Selektionsvorteile zu bringen. Aufgrund des rascheren Übergangs vom Kurz- in den Langtag in nördlicheren Breiten kommen sie im Frühjahr eher in Zugdisposition und erlangen früher den reproduktiven Status als Vögel aus den traditionellen Überwinterungsgebieten (Mittelmeerraum). In Verbindung mit der um ein Drittel kürzeren Flugstrecke sind diese Individuen somit in der Lage, die besten Brutreviere zuerst zu besetzen. Ein weiterer möglicher Vorteil könnte die bessere physiologische Akklimatisierung an die heimatischen Witterungsbedingungen, insbesondere an Nachwintereinbrüche, sein. Innerhalb weniger Jahrzehnte konnte sich somit bei der Mönchsgrasmücke eine Änderung des Migrationsverhaltens

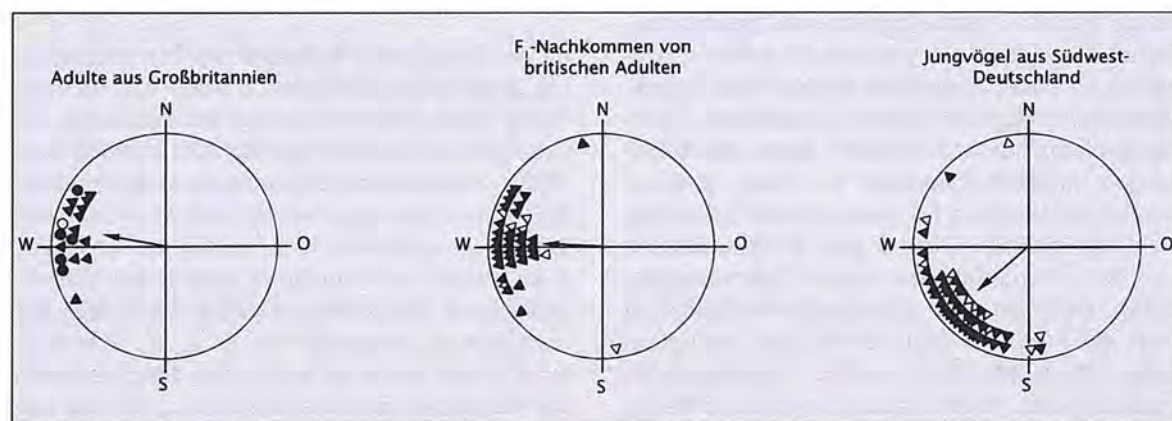


Abb. 3: Orientierung gefangener britischer Mönchsgrasmücken („Adulte“) und ihrer Nachkommen („F₁-Nachkommen“) gegenüber einer Kontrollgruppe handaufgezogener südwestdeutscher Vögel („Jungvögel“) in Radolfzell. Allg. Symbol: Haupttrichtung eines Vogels in 15-20 Tests im Orientierungskäfig (gefüllt: $P < 0.05$, offen: $P > 0.05$, Rayleigh-Test). P entspricht der statistischen Wahrscheinlichkeit, daß das Individuum die experimentell ermittelte Richtung tatsächlich bevorzugen würde ($P < 0.05$) oder nicht (d. h. Mittelwert wäre nur zufällig, $P > 0.05$). Dreiecke bei „Adulte“: Elternvögel von F₁-Nachkommen, Kreise: Vögel ohne Reproduktionserfolg bezüglich F₁. Pfeile: Hauptvektoren je Versuchsgruppe. (Nach BERTHOLD et al. 1992)

Die Tests erfolgten im sog. „Emlen-Käfig“. Hierzu belegt man den Boden der trichterförmig ausgestalteten, nach oben plexiverglasten Käfige mit Korrekturpapier und stellt diese nachts an einem ruhigen Ort im Freien auf. Die Vögel, die sich nur anhand des Himmelsausschnitts orientieren können, hinterlassen bevorzugt in dem Sektor Kratzspuren, der ihrer angeborenen Zugrichtung entspricht. Mittels eines Photodetektors können selbst kleinste Kratzer aufgespürt und direkt in den Computer eingelesen werden. Führt man Kreuzungsversuche mit Vertretern verschiedener migrierender Populationen durch und testet die Nachkommen, erhält man auf diese Weise Aufschluß über deren phänotypisches Verhalten.

durch mikroevolutive Prozesse herauskristallisieren, die Teilen einer bestimmten Population einen allgemeinen Fitneßgewinn einbringt. Dies stellt den bislang schnellsten nachgewiesenen Fall von Verhaltensanpassungen bei Wirbeltieren dar.

Die Änderung des Zugverhaltens stellt den bislang schnellsten nachgewiesenen Fall von Verhaltensanpassungen bei Wirbeltieren dar.

Die Untersuchung der sehr komplexen Steuerung von für das Individuum bedeutsamen Verhaltensvorgängen wie der Migration im allgemeinen und Teilzug im besonderen bedarf aber weiterer Feldforschungen und Simulationsexperimente, um noch ungeklärte grundlegende Fragen nach den dabei involvierten Mechanismen beantworten zu können.

Literatur

- BERTHOLD P (1990) Vogelzug. Darmstadt, Wiss. Buchgesellschaft.
 BERTHOLD P & TERRILL SB (1988) Migratory behaviour and population growth of Blackcaps wintering in Britain. Ring. & Migr. 9, 153-159.
 BERTHOLD P, MOHR G & QUERNER U (1990) Steuerung und potentielle Evolutionsgeschwindigkeit des obligaten Teilziehverhaltens: Ergebnisse eines Zweiweg-

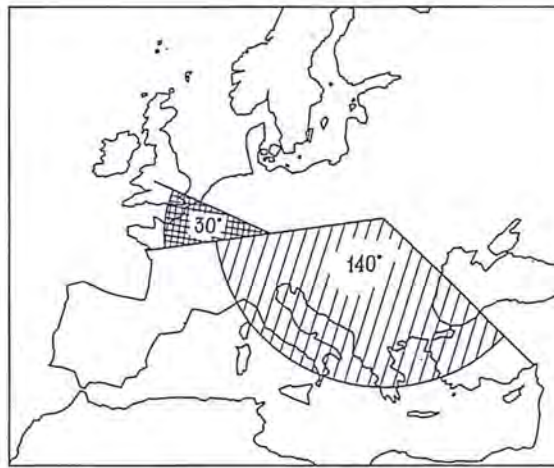


Abb. 4: Zugwinkel kontinentaler europäischer Mönchsgrasmücken. Gestrichelt: „Normaler“ Zugwinkel (nach ZINK 1973), kariert: denkbare Abweichung an der westlichen Zuggrenze, die den Vögeln das Erreichen der Britischen Inseln ermöglicht. (Nach BERTHOLD & TERRILL 1988)

Selektionsexperiments mit der Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*). J. Orn. 131, 33-45.

- BERTHOLD P, HELBIG AJ, MOHR G & QUERNER U (1992) Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. Nature 360, 668-670.
 BIEBACH H, DALLMANN M, SCHUY W & SIEBENROCK K-H (1983) Die Herbstzugrichtung von Neuntöttern (*Lanius collurio*) auf Karpathos (Griechenland). J. Orn. 124, 251-257.
 BUSSE P (1992) Migratory behaviour of Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) wintering in Britain and Ireland: contradictory hypotheses. Ring & Migr. 14, 1-2, 51-75.
 CREUTZ G (1989) Geheimnisse des Vogelzuges. N. Brehm-Büch. 75, Wittenberg.
 CURRY-LINDAHL K (1981): Bird Migration in Africa. Vol. 1-2, London, N.Y.
 LEACH IH (1981) Wintering Blackcaps in Britain and Ireland. Bird Study 28, 5-14.
 SCHLENKER R (1981) Verlagerung der Zugwege von Teilen der südwestdeutschen und österreichischen Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*)-Population. Ökol. Vögel 3, 314-318.
 ZINK G (1973) Der Zug europäischer Singvögel. Ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel. Bd. 1, Möggingen, Vogelzug-Verlag.

Die Familie der Bromeliaceae – ein oder mehrere Grundtypen?

Klaus Neuhaus, Lotzstr. 54, D-65934 Frankfurt a.M.

Zusammenfassung: Die Bromeliaceae sind eine einheitliche Pflanzenfamilie, die sich z.B. durch besondere Saugschuppen auszeichnet. Daher hat sich die Frage gestellt, ob es sich hierbei um einen Grundtyp handeln könnte. Bisher sind jedoch zwischen den Unterfamilien keine Kreuzungen bekannt und die Unterfamilien sind hinsichtlich des Frucht- und Samenbaus deutlich verschieden. Möglicherweise bilden also die drei Unterfamilien je einen Grundtyp, obwohl sich morphologische, anatomische und ökologische Merkmale stark überschneiden.

Übersicht über die Familie der Bromeliaceae

Die Bromelien, Ananasgewächse, bilden im Pflanzenreich eine relativ geschlossene Gruppe, und die meisten Bromelien lassen sich an ihrem typischen Wuchs gut erkennen. Bei der einzigen Familie innerhalb der Ordnung Bromeliales (Unterklasse Liliidae, Klasse Monocotyledoneae) handelt es sich um schmalblättrige Rosettenpflanzen der amerikanischen Tropen. Der Rosettendurchmesser kann einige mm bis zu 2m betragen. Die Blüten werden teilweise von Vögeln bestäubt und sind in der für