

Die Herkunft der eurasiatischen Steppenvögel

Von

BORIS STEGMANN, Leningrad

Die Trockenzone der südlichen Paläarktis läßt sich zwanglos in zwei deutlich verschiedene Unterzonen teilen, diejenige der Wüsten und der Steppen. Der Unterschied zwischen Wüsten und Steppen wird zwar hauptsächlich durch verschiedene Niederschlagsmengen bedingt, kann aber doch nicht als rein quantitativ angesehen werden, da er landschaftlich gut ausgeprägt ist. Die Steppen kann man als waldlose Flächen bezeichnen, für die mehr oder weniger dichter Graswuchs charakteristisch ist, welcher zum großen Teil aus rasenbildenden Gramineen besteht. Der Boden ist humushaltig. Die Wüsten besitzen eine unvollständige Pflanzendecke, in welcher die Gramineen schwach vertreten sind. Der Boden tritt größtenteils nackt zutage und ist nicht humushaltig. Die Botaniker bezeichnen den Unterschied zwischen Steppen und Wüsten als tiefgreifend und prinzipiell (3), und man darf folgern, daß in der Tierwelt dieser Unterschied nicht geringer ist. Im folgenden soll ein Versuch gemacht werden, die Vogelwelt unserer Steppen zu charakterisieren und den Grad ihrer Verwandtschaft mit derjenigen benachbarter Zonen zu ermitteln.

Die Westgrenze des Steppengebietes liegt in der Ungarischen Ebene. Von dort ziehen sich die Steppen in einem Streifen von wechselnder Breite nach Osten über Südrußland, Nordkasachstan, Südwestsibirien bis zum Altai; weiter ostwärts liegen einzelne Steppeninseln verstreut bis Krassnojarsk, Minussinsk und bis zu den Quellflüssen des Jenissei. Letztere Steppeninsel stößt fast an die nordmongolischen Steppen, die sich von der Dzungarei bis zur südlichen Mandschurei und Nordchina ausdehnen und einen großen Flächenraum in Süd-Transbaikalien einnehmen.

Vom Kaspisee nach Osten hin grenzen die Steppen im Süden an die Wüsten, mit welchen sie durch verschiedene Übergänge eng verbunden sind. Das Ineinandergreifen der Steppen- und Wüstenlandschaft ist sehr stark und wird hauptsächlich durch die Höhengliederung der betreffenden Länder bedingt. So kommt es, daß einzelne Steppenflecken weit nach Süden in Central- und West-Asien verfolgt werden können und selbst in Nordafrika vorkommen, während Wüstenflecken weit nach Norden in die Steppenlandschaft vordringen, besonders in Gegenden mit salzhaltigem oder steinigem Boden. Im Norden grenzen die Steppen an die Waldzone und hier zieht sich in wechselnder Breite die Übergangszone der Waldsteppen als ein Gemisch von Wald- und Steppenflecken hin. Hier aber findet ein allmählicher Übergang der Grassteppen zu Wiesenflächen statt und letztere ziehen sich durch die Waldzone weit nach Norden hin. Auch von Westen nach Osten gesehen sind die Steppen landschaftlich nicht ganz gleich. Die eigentlichen Grassteppen mit schwarzem Humusboden sind hauptsächlich für den westlichen Teil bis zum Altai charakteri-

stisch, während bei den mongolischen Steppen im allgemeinen größere Trockenheit und steiniger Boden vorherrschen. Das Plateau des zentralen Kasachstan nördlich des Balchasch-Sees vermittelt einen Übergang von den westlichen zu den östlichen Steppen, da es landschaftlich an die nördliche Mongolei erinnert, klimatisch aber den westlichen Steppen nähersteht.

Wir sehen also, daß die Steppen landschaftlich recht eigentümlich sind, eine eigene Pflanzenformation bilden und eine große Flächenausdehnung besitzen. Deshalb darf man schließen, daß die Vogelfauna des Steppengebietes eigenartig und reich an endemischen Arten ist. Ob diese Annahme zutrifft, wird sich zeigen. Vorerst sollen die für das Steppengebiet charakteristischen Vögel aufgezählt werden. Als solche bezeichnen wir alle Arten, welche ökologisch an Steppen gebunden oder hier streng endemisch sind. Es sind demnach aus dem Verzeichnis alle eurytopen und weit verbreiteten Arten gestrichen, welche verschiedene Zonen bewohnen, außerdem alle Arten, die an Baumwuchs gebunden sind, da letzterer in den Steppen eine azonale Erscheinung ist, und endlich alle Wasservögel. Auf diese Weise erhalten wir folgendes Verzeichnis:

Würgel falke — *Falco cherrug* Gray.

Rotfußfalke — *Erythropus*. Zwei Arten — eine westliche (*E. vespertinus* L.) und eine östliche (*E. amurensis* Radde). Nächstverwandte sind die Baumfalken (Gattung *Hypotriorchis*).

Merlin — *Aesalon columbarius pallidus* Suschk.

Rötelfalke — *Cerchneis naumanni* Fleisch. *)

*) *Erythropus*, *Hypotriorchis*, *Aesalon* und *Cerchneis* werden von den meisten Autoren nur als Untergattungen von *Falco* betrachtet.

Kaiseradler — *Aquila heliaca* Sav.

Steppenadler — *Aquila nipalensis* Hodgs.

Adlerbussard — *Buteo rufinus* Cretzschm.

Steppenbussard — *Buteo hemilasius* Temm. et Schleg.

Steppenweihe — *Circus macrourus* Gmel.

Kornweihe — *Circus cyaneus* L.

Wiesenweihe — *Circus pygargus* L.

Schwarzweihe — *Circus melanoleucus* Forst.

Rebhuhn — *Perdix perdix* L.

Barthuhn — *Perdix daurica* Pall.

Wachtel — *Coturnix coturnix* L.

Japanische Wachtel — *Coturnix japonica* Temm. et Schleg.

Schneehuhn — *Lagopus lagopus major* Lorenz

Daurischer Kranich — *Grus vipio* Pall.

Mönchskranich — *Grus monachus* Temm.

Jungfernkranich — *Anthropoides virgo* L.

Großtrappe — *Otis tarda* L.

Zwergtrappe — *Otis tetrax* L.

Brachschwalbe — *Glareola pratincola* L.

Schwarzflügelige Brachschwalbe — *Glareola nordmanni* Nordm.

Östliche Brachschwalbe — *Glareola maldivarum* Forst.

Triel — *Burhinus oedicephalus* L.

Kaspischer Regenpfeifer — *Charadrius asiaticus* Pall.

Steppenkiebitz — *Chettusia gregaria* Pall.

Bekassinen-Pfuhlschnepfe — *Macrorhamphus semipalmatus* Blyth.

Dünnschnabel-Brachvogel — *Numenius tenuirostris* Vieill.

Steinkauz — *Athene noctua* Scop.

Erdsperling — *Pyrgilauda davidiana* Verr.

Haubenlerche — *Galerida cristata* L.

Feldlerche — *Alauda arvensis* L.

Rotkappenlerche — *Calandrella cinerea* Gmel.

Kurzzehenlerche — *Calandrella pispoletta* Pall.
 Kalanderlerche — *Melanocorypha calandra* L.
 Mohrenlerche — *Melanocorypha yeltoniensis* Forst.
 Weißflügellerche — *Melanocorypha leucoptera* Pall.
 Mongolenlerche — *Melanocorypha mongolica* Pall.
 Ohrenlerche — *Eremophila alpestris brandti* Dress.
 Spornpieper — *Anthus richardi* Vieill.
 Brachpieper — *Anthus campestris* L.

In diesem Verzeichnisse fehlen alle Arten, welche für die Wüstenzone charakteristisch sind und die Grenze der Steppen nur wenig überschreiten, wie z. B. die Flug- und Fausthühner (*Pterocles* und *Syrnhaptes*), da sie für die Geschichte der Steppenfauna bedeutungslos sind.

Aber auch von den angeführten Arten besitzt ein großer Teil mehr oder weniger enge Beziehungen zur Wüstenzone. Die Verbreitung dieser Arten wollen wir zunächst einer vergleichenden Betrachtung unterziehen.

Der Würgfalke (*Falco cherrug*) ist weit über Central- und Vorderasien verbreitet, wo er die Wüsten und das Hochland von Tibet bewohnt. Außerdem ist er über die ganze Steppenzone von der Mandchurei bis zu den Donautiefländern verbreitet. Er brütet auf Felsen und wo keine solchen vorhanden sind, auf Bäumen. Daß der Würgfalke eine Vorliebe für Felsen hat, sieht man gut an Brutvögeln in Gegenden, die sowohl Baumwuchs wie Felsen haben, z. B. in Transbaikalien. In Afrika und Südeuropa wird diese Art durch *F. biarmicus* vertreten. Es scheint danach am wahrscheinlichsten, daß der Würgfalke ursprünglich die asiatischen Wüsten bewohnte und erst später die Steppenzone besiedelte. In den europäischen Steppen muß er als östliches Element angesehen werden.

Der Rötelfalke (*Cerchneis naumanni*) ist auch hauptsächlich Wüstenvogel, der auf Felsen und in steilen Lößwänden brütet. Das Verbreitungsgebiet umfaßt Nordafrika, Südeuropa, Vorderasien und Teile der Mongolei bis Nordchina, wo diese Art aber nur sporadisch und in getrennten kleinen Arealen vorkommt. Der Rötelfalke ist zudem wärmeliebend, so daß seine eigentliche Heimat wohl im südwestlichen Teile des heutigen Verbreitungsgebietes liegt.

Adler- und Steppenbussard sind zwei nahverwandte, fast ganz vikariierende Arten. Sie sind in den asiatischen Wüsten weit verbreitet und bewohnen auch die Steppen, doch kommt die westliche Art in den europäischen Steppen nicht überall vor und ist dort nicht häufig. Aber das Vorkommen einer besonderen Unterart (*B. rufinus cirtensis*) in Kleinafrika deutet mit Sicherheit darauf hin, daß der Steppenbussard früher weit nach Westen verbreitet war. Diese Annahme wird durch fossile Funde des Steppenbussards aus dem Quartär Westeuropas gestützt. Im Hauptareal bildeten sich zwei Formen aus, eine westliche und eine mongolische, welche sich allmählich in verschiedene Arten differenzierten und zuletzt in ihrer Verbreitung teilweise übereinanderschoben.

Der Steppenadler (*Aquila nipalensis*) bewohnt das gesamte Steppengebiet und die Mongolei bis nach Nordtibet, während er sich in Turkestan auf die höher gelegenen Steppen der Vorgebirge beschränkt. Diese Eigenheit in der Verbreitung des Steppenadlers ist höchstwahrscheinlich da-

durch bedingt, daß er an das rauhe Klima der zentralasiatischen Wüsten gewöhnt ist und in den weit wärmeren turkestanischen Wüsten nicht leben kann. Die von ihm besiedelten Vorgebirge besitzen aber ein Klima, das demjenigen der Mongolei ähnlich ist, und auch die Steppenzone konnte von ihm aus demselben Grunde besiedelt werden. Dieser Adler horstet auf Felsen, in flachen Gegenden auf ebener Erde. Es ist wohl kaum zu bezweifeln, daß letztere Brutweise ein Notbehelf und infolge weiterer Ausbreitung der Art eine Anpassung an neue Lebensbedingungen ist. Bekanntlich horsten alle Adler entweder auf Bäumen oder auf Felsen, und so müssen letztere auch für den Steppenadler als die ursprünglichen Horstplätze angesehen werden. Daraufhin kann man deshalb annehmen, daß diese Art sich in der Mongolei und Centralasien entwickelt hat und erst später die westlichen Steppen besiedelte.

Die nächstverwandte Art (*Aquila rapax*) ist über Afrika und Südasien verbreitet, bewohnt Savannen und horstet auf Bäumen.

Der Triel (*Burhinus oediconemus*) ist der einzige paläarktische Vertreter einer alten Gruppe, welche eine eigene Familie mit einer Gattung und sieben Arten vorstellt, die über die eurasiatische Trockenzone, den größten Teil Afrikas, Central- und Südamerika verbreitet sind. Das Brutgebiet unserer Art umfaßt die paläarktischen Wüsten und Steppen und erstreckt sich in Europa weit nach Norden in das Waldgebiet, wo der Vogel waldfreie trockene Flächen bewohnt. Aber auch im Gebiet der Steppen findet sich der Triel nicht überall, sondern nur in Gegenden mit spärlichem Pflanzenwuchs, die schon an Wüsten erinnern; letztere sind die eigentliche Heimat dieses Vogels.

Der Kaspische Regenpfeifer (*Charadrius asiaticus*) brütet in der Steppenzone stellenweise in Kasachstan, in der Mongolei und Transbaikalien während der größte Teil des Brutgebietes in der Wüstenzone liegt. Als Vertreter einer Gruppe, die im allgemeinen an Wasser gebunden ist, erscheint dieser Vogel ebenso wie sein nächster Verwandter (*Charadrius leschenaultii*) in der trockenen Wüste als ein Fremdling. Höchstwahrscheinlich waren die Vorfahren beider Arten ursprünglich Küstenbewohner der großen Binnenseen, die als Relikte des Tethysmeeres in Vorderasien noch während langer Zeiträume bestanden haben (8). Der Tausch von vegetationslosen sandigen oder steinigen Küsten gegen vegetationslose Wüsten scheint aber für diese Vögel nicht so schwer zu sein.

Die eigenartig spezialisierte Gruppe der Brachschwalben (*Glareola*) ist über Südeuropa, Asien, Afrika und Australien verbreitet. Von den paläarktischen Arten bewohnt *G. maldivarum* den ostasiatischen Teil der Trockenzone, nach Westen und Norden bis Transbaikalien, *G. pratincola* Afrika, Südeuropa, Vorderasien und Turkestan, außerdem den westlichen Teil der europäischen Steppen nach Osten bis zum Bug, *G. nordmanni* die Steppenzone von der unteren Donau bis zum Altai. Letztere Art ist nahverwandt mit der vorigen, vikariiert im allgemeinen mit ihr in der Verbreitung und kann als veränderte Form von *G. pratincola* angesehen werden. Es ist wahrscheinlich, daß *G. melanoptera* sich durch Anpassung

an das verhältnismäßig rauhe Klima der Steppen entwickelt hat, während die wärmeliebende Ausgangsform in ihrer Verbreitung dieses Areal von Westen und Süden umfaßt.

Der Steinkauz (*Athene noctua*) ist über die ganze Trockenzone der Paläarktis verbreitet. Er bewohnt felsige Gegenden, Steinhänge an Flüssen, Schluchten und altes Gemäuer. Er kommt in den Steppen nicht überall vor und ist in den Wüsten überhaupt zahlreicher, weshalb die Annahme gerechtfertigt erscheint, daß sich diese Art ursprünglich in den Wüsten entwickelt hat und erst später die Steppen besiedelte.

Der eigenartige Erdsperling (*Pyrgilauda davidiana*) ist in seiner Verbreitung auf die Mongolei und den Nordrand von Tibet beschränkt und ein Bewohner von Trockensteppen und Wüsten. Bis zum Nordrande der Mongolei und nach Transbaikalien dringt er nicht vor. Die nächstverwandten Arten (*P. ruficollis* Blanf., *P. blanfordi* Hume, *P. theresae* Meinertzh.), welche das zentralasiatische Hochland bewohnen, sind morphologisch weiterentwickelt, was augenscheinlich eine Anpassung an veränderte Lebensbedingungen in ihren Brutgebieten (gegenüber der primitiveren *P. davidiana*) darstellt. Letztere Art stammt aber von den eigentlichen Sperlingen ab, was sowohl in ihrem Aussehen als auch in ihrer Gewohnheit, zwar in Erdbauen von Nagern zu nisten, aber doch unter der Erde echte runde Sperlingsnester mit seitlichem Eingange zu bauen, deutlich wird. Dieser Fall zeigt uns sehr instruktiv, wie sich Bodenvögel aus dendrophilen Ahnen entwickeln konnten.

Sehr charakteristisch für die Trockenzone ist die Familie der Lerchen. Diese Vögel sind für die Alte Welt eigentümlich und besonders zahlreich in Afrika vertreten. In die Neue Welt ist nur eine Art *Eremophila alpestris* eingedrungen; sie hatte sich über die Arktis verbreitet, um von dort aus in südlichere Breiten Nordamerikas zu gelangen.

Im Steppengebiet Eurasiens brüten 9 Lerchenarten. Die Feldlerche (*Alauda arvensis*) ist von der arktischen Grenze bis Klein-Afrika und den Gebirgen Zentralasiens verbreitet. Am zahlreichsten ist sie wohl in den Steppen und im nördlichen Teile des Wüstengürtels. Die nächstverwandte vikariierende Form (*A. gulgula*) bewohnt die südlicheren Wüsten Asiens und Südchina; in den Waldgebieten Europas findet sich eine weitere nahverwandte Art, die Heidelerche (*Lullula arborea*), welche ganz ohne Grund als Vertreterin einer eigenen Gattung angesehen wird. Aus Obengesagtem läßt sich schließen, daß sich die Feldlerche in Eurasien entwickelte und Nordafrika erst später besiedelt hat, möglicherweise zur Eiszeit, als die Grenzen der geographischen Zonen nach Süden verschoben wurden. Die Frage nach der Herkunft dieser Art wie auch der *Alauda gulgula* bleibt offen, und es steht nur fest, daß die Gruppe sowohl in den Steppen als auch in den Wüsten weit verbreitet ist.

Die Haubenlerche (*Galerida cristata*) ist über Nordafrika, einen großen Teil Europas, Vorderasien, Turkestan, nach Norden bis zum Balchasch-See und über die Mongolei verbreitet. Sehr eigentümlich ist ihre nördliche Verbreitungsgrenze. Während sie in Europa weit nördlich der Steppen-

grenze verläuft und sogar an den Finnischen Meerbusen stößt, wendet sie sich weiterhin nach Süden, schneidet östlich der Wolga die Steppenzone, um sich noch weiter östlich, in Kasachstan, an der Nordgrenze des Wüstengebietes hinzuziehen. Vermutlich werden diese eigenartigen Verbreitungsgrenzen durch die Temperatur bestimmt. Die Haubenlerche ist eine wärmeliebende Art, und das Klima der transuralischen Steppen ist für sie zu rauh.

Man sieht also, daß die Haubenlerche in den Wüsten weit verbreitet ist, aber nur in einem kleineren Teil der Steppenzone vorkommt und hier nur die ödesten Stellen bewohnt, die in ihrem mangelhaften Pflanzenwuchs an die Wüsten erinnern. Das Vorhandensein einer zweiten Art in Nordafrika (*G. theklae*) legt den Gedanken nahe, daß sich die Haubenlerche ursprünglich in den Mittelmeerländern entwickelt hat und erst später über die asiatischen Wüsten und die europäischen Steppen verbreiten konnte.

Die zwei kleinen Lerchen (*Calandrella cinerea* und *C. pispolella*) besitzen in Eurasien eine ähnliche Verbreitung, doch kommt erstere außerdem in ganz Afrika vor, während letztere auf die Paläarktis beschränkt ist. Beide Arten sind sowohl Wüsten- als auch Steppenvögel, doch bewohnen sie in der Steppenzone nur trockene und vegetationsarme Strecken, die an Wüsten erinnern, und kommen nördlich der Steppen nirgends vor. Fügt man noch hinzu, daß die Gattung *Calandrella* weitere Arten in Afrika und Südasien hat, so wird es klar, daß unsere beiden Arten sich ursprünglich in den südlichen Teilen ihres Areales entwickelten und die nördlich von ihnen gelegenen Steppen erst später besiedelten. Interessant ist es zu vermerken, daß auch diese beiden Arten östlich des Ural-Gebirges in den Steppen fehlen. Während sie östlich der Wolga noch die Steppenzone bewohnen, kommen sie weiter nach Osten nur bis zum Unterlaufe der Syr-Darja und bis zum Balchasch-See vor, sind also auf die Wüstenzone beschränkt.

Als besonders interessantes Beispiel einer Verbreitung über die gesamte eurasiatische Trockenzone kann die Gattung *Melanocorypha* angesehen werden. Alle sechs Arten dieser Gattung sind rein paläarktische Vögel. Von ihnen kann die Kalandrlerche (*M. calandra*) als mediterrane Art angesehen werden, da sie Nordafrika, Südeuropa, die europäischen Steppen, Vorderasien, Turkestan und die Wüsten Kasachstans bis zum Balchasch bewohnt. Auch in diesem Falle sehen wir einen eigentümlichen Verlauf der Nordgrenze, wie er schon bei den vorigen Arten beschrieben wurde: in Südrußland bis östlich der Wolga bewohnt die Kalandrlerche noch die Steppen, während sie östlich des Uralgebirges nur noch in der Wüstenzone vorkommt.

Die nächstverwandte Art *M. bimaculata* bewohnt Vorderasien und Turkestan, nach Norden bis zum Balchasch-See, also die Wüste bis zu ihrer Nordgrenze, ohne in die Steppen einzudringen. Das Areal dieser Art fällt mit dem östlichen Teil desjenigen von *M. calandra* zusammen, doch haben beide Lerchen verschiedene Brutplätze. *M. bimaculata* bewohnt hauptsächlich wüste Gegenden mit steinigem Boden und sehr wenig Vegetation

während die Kalandlerlerche als eigentlicher Steppenvogel auch in den Wüsten möglichst vegetationsreiche Inseln aufsucht (z. B. in Gebirgen in größerer Höhe steppenartige Plateaus) und auch auf sandigen Strecken vorkommt. *M. bimaculata* stammt zweifellos von *M. calandra* ab, der sie sehr nahesteht. Sie hat aber ihr jetziges Areal schon längst besiedelt, da sie an die Wüste aufs beste angepaßt ist, die kalten Winter ihrer rauen Heimat gut übersteht und sogar an der Nordgrenze kaum wegzieht. Die Kalandlerlerche ist dagegen eine wärmeliebende Art und dort, wo sie zusammen mit *M. bimaculata* vorkommt, überall Zugvogel.

Die dritte Art, *M. maxima*, bewohnt das Hochland von Tibet. Sie ist in der Färbung der gewöhnlichen Kalandlerlerche sehr ähnlich, unterscheidet sich aber durch sehr große Dimensionen und auffallend langen Schnabel von allen übrigen Vertretern der Gattung. Immerhin stammt auch diese Form höchstwahrscheinlich unmittelbar von den Vorfahren der Kalandlerlerche ab, welche schon seit langem sich sehr weit verbreitet hatten. Als Folge der Hebung des Plateaus von Tibet änderten sich die Lebensbedingungen für die Lerchen stark und in Anpassung an die neuen Biotope entstand die eigentümliche Form *M. maxima*.

Die folgenden zwei Arten bilden eine Gruppe, welche sich durch die Eigentümlichkeit der Färbung von den vorigen gut unterscheidet. Diese Arten vikariieren in ihrer Verbreitung derart, daß *M. mongolica* die Steppen, teilweise auch die Wüsten der Mongolei bewohnt und nach Norden bis Transbaikalien vordringt, wogegen *M. leucoptera* vom Altai bis östlich der Wolga verbreitet ist. Letztere Art bewohnt trockene Steppen und Halbwüsten, unter anderem auch solche mit salzhaltigem Boden. *M. mongolica* unterscheidet sich sehr stark vom Färbungstyp der eigentlichen Kalandlerlerchen, während *M. leucoptera* in dieser Hinsicht weniger stark verändert ist. Diese Eigentümlichkeit ist nicht weiter verwunderlich, da *M. leucoptera* auch in der Verbreitung eine Mittelstellung einnimmt und sowohl an *M. mongolica* als auch an *M. calandra* grenzt.

Die Verbreitung der *Melanocorypha*-Arten wäre somit leicht verständlich. Die meisten Arten vertreten einander, und ihre Entstehung ist einfach durch Anpassung an verschiedene Lebensbedingungen zu erklären. Augenscheinlich vikariierte auch *M. bimaculata* in früheren Zeiten mit *M. calandra* und erst neuerdings breitete sich letztere wieder nach Osten aus und überdeckte das Areal der ersteren. Nun aber ist noch eine Art vorhanden, die Mohrenlerche (*M. yeltoniensis*), welche ungefähr ebenso verbreitet ist wie *M. leucoptera*, das heißt von der Wolga bis zum Altai, und auch die trockenen Steppen und Halbwüsten bewohnt. Innerhalb dieses Gebietes scheinen zwar die Arten nirgends zusammen zu brüten, und die Mohrenlerche bekundet weniger Sympathie für salzhaltigen Boden, doch immerhin bewohnen diese beiden Arten ein gemeinsames Areal.

Von Bedeutung ist der Umstand, daß die Mohrenlerche von *M. leucoptera* ganz verschieden ist. Von allen übrigen Vertretern der Gattung unterscheidet sie sich auffällig durch ausgeprägten Sexualdimorphismus in der Färbung: Die Männchen sind im Frühjahr einfarbig schwarz, während

die Weibchen in ihrer Färbung an die Kalanderlerche (und nicht an *M. leucoptera*) erinnern. An das rauhe Klima ihrer Heimat ist diese Art augenscheinlich gut angepaßt. Sie streicht zwar im Winter, doch gelangt sie dabei wenig über ihr Brutgebiet hinaus und wird zu dieser Zeit sogar nördlich ihrer Heimat gefunden.

Wie kann man sich das Vorkommen dieser zwei Arten in einem Areal erklären? Diese Frage ist schwierig zu beantworten. Die Entstehung zweier verschiedener Arten in demselben Gebiet und unter sehr ähnlichen Lebensbedingungen ist gänzlich unwahrscheinlich, wenn es auch auf den ersten Blick so scheint, da an das Areal der obengenannten Arten auf allen Seiten andere Arten der Gattung grenzen. Wenn wir uns aber erinnern, daß auch *M. calandra* und *M. bimaculata* in einem großen Gebiete nebeneinander vorkommen, so können wir dies Beispiel wohl zur Klärung des vorliegenden Falles heranziehen.

Wie schon erwähnt, ist es kaum zu bezweifeln, daß *M. calandra* und *M. bimaculata* einst geographische Vertreter einer Art waren, sich aber allmählich in zwei Arten differenzierten, bis schließlich *M. calandra* in das Gebiet von *M. bimaculata* eindrang. Ähnliches darf man auch für das Artenpaar *M. yeltoniensis* und *M. leucoptera* annehmen, wenn dieser Fall auch komplizierter ist. Vorerst fragt es sich, welche von den zwei Arten autochthon ist und welche später erschien. Da *M. leucoptera* und *M. mongolica* zu einer morphologischen Gruppe gehören und auch zur Zeit noch einander geographisch vertreten, so scheint es wahrscheinlich, daß sie sich in ihren heutigen Gebieten entwickelt haben und daß folglich *M. leucoptera* für die Gegend zwischen dem Uralgebirge und Altai autochthon ist. Diese Annahme wird noch wahrscheinlicher, wenn wir uns erinnern, daß das Hügelland von Kasachstan, welches einen großen Teil des obengenannten Gebietes einnimmt, sich in landschaftlicher Hinsicht an die nördliche Mongolei anschließt. Deshalb muß man schließen, daß die Mohrenlerche in ihr heutiges Verbreitungsgebiet eingewandert ist.

Nun bleibt noch die zweite Frage: Von wo aus hat die Mohrenlerche ihr heutiges Brutgebiet besiedelt? Nach dem, was oben gesagt war, scheint es ganz unwahrscheinlich, daß sie von Osten kommen konnte. Der Weg von Süden ist ausgeschlossen, da die Mohrenlerche ausgesprochen kälteliebend ist und sogar im Winter nicht in Turkestan erscheint. Es bleibt also zur Einwanderung nur der Weg von Westen, wo aber gegenwärtig die Kalanderlerche weit verbreitet ist.

Die heutige westliche Verbreitungsgrenze von *M. yeltoniensis* ist ökologisch bedingt, denn weiterhin herrschen Grassteppen mit reicher Vegetation vor, welche der Mohrenlerche wahrscheinlich ebenso wenig zusaßen wie das verhältnismäßig milde und weniger kontinentale Klima.

Es ist aber bekannt, daß in der Eiszeit das Klima Südrußlands bedeutend kälter und auch kontinentaler als heute war. Damals herrschten dort kalte Steppen vor. Wenn zu dieser Zeit der Steppenbussard weit bis nach Westeuropa verbreitet war, die Schmalköpfige Feldmaus (*Stenocranius gregalis*), welche heutzutage nur in den Steppen östlich des Uralgebirges

verbreitet ist, damals bis Kijev vorkam, so kann man sich unschwer vorstellen, daß auch die Mohrenlerche sich dort, westlich von ihrem heutigen Brutgebiet, entwickeln konnte. Die eiszeitlichen kalten Steppen oder Halbwüsten nördlich des Schwarzen Meeres waren klimatisch und landschaftlich durchaus geeignet, eine wetterfeste, harte Vogelart entstehen zu lassen, während dort gleichzeitig eine wärmeliebende Art wie *M. calandra* gewiß nicht leben konnte.

Wir lassen es dahingestellt sein, welche Form als Ahn für die Entwicklung der Mohrenlerche angenommen werden kann, doch ist es wahrscheinlich, daß zu der eben besprochenen Zeit alle Arten der Gattung *Melanocorypha* noch einander geographisch vertraten. Späterhin, als das Klima wärmer wurde und die westlichen Steppen ihr jetziges landschaftliches Gepräge erhielten, mußte die Mohrenlerche mit verschiedenen anderen Arten, die sich nicht an die neue Umgebung anpassen konnten, nach Osten ausweichen, und zwar auf die Weise, daß sie dort neue Gebiete besiedelte und im Westen verschwand. Das von dieser Art freigewordene Gebiet konnte aber neuerdings von der wärmeliebenden Kalandarlerche besiedelt werden, was schließlich zur heutigen Verbreitung der genannten Arten führte. Das heutige Verbreitungsgebiet der Mohrenlerche muß demnach als ganz neu angesehen werden und stellt ein Beispiel für die Möglichkeit dar, daß endemische Formen nicht immer autochthon für ihre Gebiete zu sein brauchen.

Die Gattung *Melanocorypha* ist für uns besonders interessant als rein paläarktische Gruppe von Lerchen, die schon in der Sahara und erst recht im tropischen Afrika fehlt. Es ist möglich, daß die Vorfahren dieser Lerchen sich in den Küstenländern der großen tertiären Seen entwickelt haben, welche wir schon Gelegenheit hatten zu erwähnen, oder aber in den spätereitären Savannen Südeuropas.

Die Ohrenlerche (*Eremophila alpestris*) bewohnt Zentralasien bis Süd-Transbaikalien, Vorderasien, Nordafrika, die Arktische Zone und die westlichen Teile von Nordamerika, nach Süden bis zu den nördlichen Anden und bildet eine Reihe von gut unterschiedenen Unterarten. Die Mongolei samt den Steppen Nordkasachstans bewohnt die Unterart *E. a. brandti*, welche sich vornehmlich in trockenen steinigen Steppen und Wüsten aufhält. Die Entwicklung und Ausbreitung der Ohrenlerche läßt sich in großen Zügen folgendermaßen wiedergeben: Die am stärksten veränderten Formen finden sich an der Peripherie des Verbreitungsgebietes — einerseits in Nordafrika, andererseits in der Arktis und in Amerika. *E. a. brandti* kann in der Entwicklung der Zeichnung und Färbung als neutrale Form betrachtet werden, während die Hochgebirge Zentralasiens, Turkestans und des Kaukasus wieder von stärker veränderten Formen bewohnt werden. Letztere sind ziemlich zahlreich und so gut von einander verschieden, daß sie zweifellos schon seit langer Zeit ihre heutigen Areale innehaben. Die Urform wird sich also in Centralasien entwickelt haben. Ein Teil dieser ersten Population wurde bei der Erhebung der centralasiatischen Gebirge in die Alpenzone emporgeführt, von wo sie sich später über andere Hoch-

gebirge bis zum Kaukasus und Balkangebirge verbreitete. Die in den Wüsten verbliebene centralasiatische Population breitete sich auch nach Westen bis zur Sahara aus, wo sich eine stark veränderte Form ausbildete. Außerdem breitete sich die mongolische Population während der Eiszeit nach Norden aus, wahrscheinlich über Transbaikalien und Ostsibirien, besiedelte die Tundrazone, von wo aus sie längs der Gebirgszüge als Alpenform abermals nach Süden bis zum Atlasgebirge und bis zum nördlichen Teil Südamerikas vordrang. So kann man die Ohrenlerche als Mitglied der für das Trockengebiet Centralasiens charakteristischen Vogelfauna ansehen, welche sich dort seit alten Zeiten entwickelt hatte.

Der Brachpieper (*Anthus campestris*) ist im Westen von Nordafrika bis Südkandinavien verbreitet, weiter östlich über die ganze Trockenzone bis Nordchina und Süd-Transbaikalien. Er bewohnt öde Gegenden, möglichst mit von Pflanzenwuchs entblößtem Boden und ist charakteristisch für die Wüsten, während er in den Steppen nicht überall vorkommt. Es ist deshalb anzunehmen, daß dieser Vogel die Steppen von den Wüsten her besiedelt hat. Die Art gliedert sich in zwei sehr gut unterschiedene Unterarten, von denen die westliche den Brennpunkt ihrer Verbreitung in den Mittelmeerländern hat, während die östliche zur mongolischen Fauna gehört. Die östliche Form ist in der Zeichnung des Gefieders weniger fortschrittlich als die westliche.

Der Spornpieper (*Anthus richardi*) ist weit über die Mongolei verbreitet und dringt nach Norden bis Transbaikalien, nach Süden bis zur Grenze des Tibetischen Hochlands vor. Er bewohnt zwar hauptsächlich feuchte Wiesenflächen in den Flußtälern, welche als Biotop für die Trockenzone nicht charakteristisch sind, kommt aber doch am häufigsten in den Steppen und Wüsten vor, so daß er als Steppen- und Wüstenvogel angesehen werden muß. Es ist möglich, daß *A. richardi* sich ursprünglich im mongolisch-sibirischen Waldsteppengebiet entwickelt hat, um erst später die ganze östliche Trockenzone zu besiedeln.

Eine andere Gruppe von Arten ist zwar für die Steppen charakteristisch, hat aber mit den Wüsten nichts gemein. Und wenn die eine oder andere Art auch im nördlichen Teile der Wüsten gefunden wird, so sieht man doch deutlich, daß sie sich nur später bis hierher verbreitet hatte.

Sehr instruktiv ist in dieser Hinsicht das Studium von *Circus*, da man hier verschiedene Stadien der Anpassung an die waldlose Landschaft verfolgen kann. Die Gruppe der Rohrweihen ist in verschiedener Hinsicht am primitivsten und hat in der Alten Welt eine sehr weite Verbreitung, wobei der Umstand Beachtung verdient, daß in den Tropen nur diese Gruppe vertreten ist. Die westpaläarktische Wiesenweihe *C. pygargus* ist schon in ökologischer Hinsicht verändert und auch morphologisch im Vergleich zu den Rohrweihen weiter entwickelt. Ein Gegenstück zur Wiesenweihe bildet die ostpaläarktische *C. melanoleucus*, welche im Färbungstyp der alten Männchen zwar weit fortgeschritten ist, aber im Jugendkleid noch sehr an die Rohrweihen erinnert. Weiter von diesen entfernt ist die Kornweihe (*C. cyaneus*), die bereits trockene waldlose

Flächen bewohnt, aber nicht spezieller Steppenvogel ist, sondern sehr weit nach Norden vorkommt und sich als einzige Art der Gattung bis nach Amerika verbreitet hat. Als letztes Glied dieser Gruppe kann man die Steppenweihe (*C. macrourus*) ansehen, welche den westlichen Teil der Steppenzone bewohnt und ihrem Namen vollständig entspricht. Auch morphologisch ist sie am stärksten verändert, so daß die vorerwähnte Reihe wirklich in jeder Beziehung eingehalten wird.

Die Evolution dieser Reihe muß während langer Zeiträume vor sich gegangen sein, da die verschiedenen Arten sehr gut differenziert sind. Man ersieht hieraus, daß in diesem Falle die „gerichtete“ Evolution schon vor dem Quartär eingesetzt haben muß. Aber noch wichtiger ist, daß man an diesem Beispiele sehen kann, wie aus Sumpfbewohnern allmählich Arten hervorgehen können, welche feuchte Wiesen und endlich trockenes Grasland bewohnen. Die Annahme einer solchen Evolutionsrichtung setzt aber das Vorhandensein von Steppen oder Savannen für diese Anpassung voraus.

Eigenartig in ihrer Verbreitung sind die Rotfußfalken (*Erythropus*) und der Kaiseradler (*Aquila heliaca*), da sie für die Waldsteppe bezeichnend sind. Zwar kann man sie nicht als endemisch für dieses Übergangsgebiet bezeichnen; die Rotfußfalken kommen auch weit nach Norden vor (sind aber dort sporadisch verbreitet), und der Kaiseradler brütet in den Saxaulwäldern Kasachstans. Letztere Tatsache zeigt deutlich, daß die genannten Arten weder an die klimatischen Eigenheiten der Waldsteppen noch an die Besonderheiten des Graswuchses dieser Gegenden gebunden sind. Sie sind nur Baumbrüter, die auf baumfreien Flächen jagen. So ist es selbstverständlich, daß sie in den Waldsteppen die ihnen am meisten zusagenden Bedingungen finden und sich wahrscheinlich speziell an sie angepaßt haben.

Die Evolution dieser Gruppe in der obenerwähnten Richtung wird wohl schon im Tertiär begonnen haben. Der Kaiseradler stellt eine gut charakterisierte Art dar, die Rotfußfalken bilden sogar eine eigene Gattung. Die ganze Gruppe stammt sicher aus dem Westen der Paläarktis. Der Kaiseradler ist zur Zeit nach Osten nur bis Transbaikalien verbreitet und im östlichen Teile seines Areales überhaupt selten. Ein zur Zeit getrenntes Areal in Spanien zeigt uns, daß die Art früher in Westeuropa weit verbreitet war. Da zudem die spanische Form sich gut von der Nominatform unterscheiden läßt, muß man annehmen, daß der Kaiseradler den westlichen Teil seines Areales schon seit langem bewohnt. Die Rotfußfalken überwintern in Afrika, wohin sogar die Brutvögel vom Amur gelangen. Außerdem steht der Afrikanische Baumfalk (*Hypotriorchis concolor*) den Rotfußfalken am nächsten. Es scheint deshalb am wahrscheinlichsten, daß die obenerwähnten Arten westlicher Herkunft und in Anpassung an die spätertertiären europäischen Savannen entstanden sind. Auf diese Weise wird es begreiflich, warum diese Arten zur Zeit die ihnen am besten zusagenden Lebensbedingungen in den Waldsteppen finden.

Ganz in den Steppen endemisch ist der Steppenkiebitz (*Chettusia gregaria*), welcher etwa von der Wolga bis zum Altai verbreitet ist und in einzelnen Fällen auch weiter westlich, bis Poltava gebrütet haben soll. Die zweite Art der Gattung *Chettusia* bewohnt Wiesenflächen in den Flußtälern Vorderasiens und Turkestans. Da *C. gregaria* von unserm nördlichen Kiebitz sehr verschieden ist und mehr an die tropischen Sporenkiebitze erinnert, die im allgemeinen die Savannen bewohnen, so ist die Annahme wahrscheinlich, daß auch der Steppenkiebitz sich vormals in der Savannenlandschaft entwickelt hat und erst später, nach dem Verschwinden derselben in Europa, sich an trockene Steppen anpassen mußte. Die heutige Verbreitung dieses Vogels ist wahrscheinlich im Westen stark durch die im Kapitel über die Kalandlerlerchen schon beschriebenen Klimaänderungen eingeengt.

Die Familie der Trappen (*Otididae*) muß sich schon seit langer Zeit in der Trockenzone entwickelt haben. Alle Arten bewohnen waldlose Gegenden und zeigen morphologisch eine längst erworbene Anpassung an das Bodenleben. Die weite Verbreitung der Gruppe (Europa, Asien, Afrika, Australien) deutet auch auf ihr hohes Alter hin. Einige Arten bewohnen Steppen, andere Wüsten, doch sind die meisten von ihnen für die tropischen Savannen charakteristisch.

In den eurasischen Steppen kommen zwei Arten vor, die Großtrappe (*Otis tarda*) und die Zwergtrappe (*O. tetrax*). Erstere ist über die ganze Zone verbreitet und überschreitet ihre Grenzen, besonders in südlicher Richtung. Zwar ist die Trappe in den Wüsten sporadisch verbreitet und bewohnt in ihnen nur eingesprengte, durch das Relief der Erdoberfläche gebildete Steppenflecken, aber das Gesamtareal der Art übertrifft das Gebiet der eigentlichen Steppen mindestens um das Doppelte an Fläche. Das ungeheure Verbreitungsgebiet der Trappe (von Portugal bis zum Ussuri) erschwert es, Schlüsse über ihre Herkunft zu ziehen. Wenn man aber bedenkt, daß in China Trappen fehlen und daß sie im Westen, besonders in Afrika, verhältnismäßig zahlreich sind, so erscheint ihre westliche Herkunft wahrscheinlich. Vermutlich hat sie sich erst später nach Osten bis in die Mongolei und Mandschurei verbreitet.

Die Zwergtrappe ist enger an die Steppenzone gebunden, aber auch diese Art überschreitet deren Grenzen und kommt auf der Pyrenäen-Halbinsel, in Nordafrika und in Kaschgarien vor. Besonders charakteristisch ist sie für die Stipa-Steppen. Ihre Verbreitung erstreckt sich von der atlantischen Küste bis zur nordwestlichen Mongolei, wo diese Art aber selten ist. Es ist anzunehmen, daß sich beide Trappen in demselben Gebiet und unter ähnlichen Verhältnissen entwickelt haben. Die Großtrappe verbreitete sich aber später bis zum Stillen Ozean, während es die Zwergtrappe in der Anpassung an veränderte Lebensbedingungen nicht so weit brachte und im westlichen Teile der Trockenzone verblieb.

Es muß bemerkt werden, daß die Kragentrappe (*Chlamydotis undulata*), die als einzige Art die paläarktischen Wüsten bewohnt, wenig Ähnlichkeit mit den beiden Steppenformen besitzt, so daß an irgendwelche direkte Ver-

bindungen zwischen den Trappen der Steppen und Wüsten nicht zu denken ist. Da aber die meisten der außerpaläarktischen Trappenarten Savannen bewohnen, ist es wahrscheinlich, daß auch unsere beiden Arten sich ursprünglich unter ähnlichen Lebensbedingungen entwickelt hatten.

Der Jungfernkranich (*Anthropoides virgo*) bewohnt die ganze Steppenzone und überschreitet deren Grenze in der Mongolei, Turkestan, Spanien und Nordafrika. Dennoch kann als eigentliche Heimat dieses Vogels die trockene Steppe angesehen werden. Der Jungfernkranich ist morphologisch gut an das Steppenleben, insbesondere an vegetabilische Nahrung angepaßt (5) und wird schon seit langem das Leben der Vorfahren in Sümpfen aufgegeben haben. Es ist möglich, daß auch er seine heutige Anpassung auf dem Wege über das Savannenleben erreicht hat, um so mehr, als es auch jetzt noch savannenbewohnende Kraniche gibt (Gattung *Balearica*). Die nächstverwandten Formen bewohnen Afrika. Es läßt sich deshalb folgern, daß auch der Jungfernkranich sich ursprünglich im Westen entwickelt hat und erst später nach Osten verbreitete.

Die soeben aufgezählten Vögel sind für die Steppen charakteristisch und besitzen keinerlei Verwandtschaft mit Wüstenvögeln. Man muß aber gestehen, daß solche Arten nicht zahlreich sind. Es gibt aber noch einige Arten, die auch mit den Wüsten keine Gemeinschaft haben, jedoch nach Norden weiter verbreitet sind als die vorigen. Hierher gehören einige Hühnervögel. Das Rebhuhn (*Perdix perdix*) bewohnt die westlichen Steppen und ist nach Norden bis Südsandinavien und Leningrad verbreitet und lebt hier auf Wiesenflächen, hauptsächlich in Flußtälern, außerdem in Feldern. Weiter östlich, vom Tian-Shan und Altai an, wird das Rebhuhn durch das nahverwandte Barthuhn (*P. daurica*) ersetzt. Die dritte Art der Gattung (*P. hodgsoniae*) bewohnt den östlichen Teil des Hochlandes von Tibet. Die Eigenschaft der Flügelform dieser Vögel (7) deutet darauf hin, daß sie sich schon seit langer Zeit an das Leben in waldlosen Gebieten angepaßt haben. Da die Hühnervögel im allgemeinen Dickicht und Gestrüpp lieben, konnte die Anpassung der Rebhühner an Steppen am wahrscheinlichsten über Waldsteppen oder Savannen vor sich gehen.

Zwei Wachtelarten — *Coturnix coturnix* und *C. japonica* — bewohnen, einander vertretend, die westlichen und östlichen Steppen und sind auch weit über die Grenze der Steppen hinaus nach Norden verbreitet. Der Flugapparat dieser Vögel ist im Vergleich mit dem typischen Hühnerflügel noch stärker verändert als beim Rebhuhn und befähigt sie, zum Winter ihre Brutgebiete zu verlassen und weit nach Süden zu ziehen. Das Vorhandensein von verwandten Formen in den Tropen macht es wahrscheinlich, daß auch unsere Wachteln sich in viel wärmerem Klima entwickelt haben, aber schon seit langer Zeit offene Landschaft bewohnten.

Ganz andere verwandtschaftliche Beziehungen besitzen die folgenden Arten: Der Merlin (*Aesalon columbarius*), das Schneehuhn (*Lagopus lagopus*) und der Raubwürger (*Lanius excubitor*) sind boreale Arten, welche in den Waldsteppen von Kasachstan in eigenen Unterarten gesonderte

Areale innehaben. Sie bewohnen zwar Buschdickichte, die für die Steppen nicht charakteristisch sind, doch sind sie für die Geschichte der Steppenlandschaft von einigem Interesse, weshalb sie hier erwähnt seien.

Es ist wohl kaum zu bezweifeln, daß diese drei Arten auf dem Gebiet der jetzigen Steppen zur Eiszeit erschienen, als alle Zonen nach Süden verschoben waren. Sehr wahrscheinlich waren damals noch andere nördliche Arten weit südlich verbreitet. Mit dem Wärmerwerden des Klimas veränderten sich die Lebensbedingungen und wurden für die nördlichen Formen ungünstig, weshalb einige von ihnen wieder nach Norden zogen, andere ausstarben, einige sich aber an die neuen Bedingungen anpaßten.

Es bleiben noch 4 Arten unseres Verzeichnisses, welche für das Gebiet der Steppen streng endemisch sind, aber sehr begrenzte Verbreitungsgebiete besitzen und, was besonders bezeichnend ist, keine eigentlichen Steppenbiotope bewohnen, somit also kaum etwas zur Geschichte der Steppenfauna beitragen können. Hierher gehören zwei Kraniche — *Grus vipio* und *Grus monachus*, von denen der erste ein seltener Vogel der Nord-Mongolei und Süd-Transbaikaliens ist, der zweite nur an einem Platz Transbaikaliens und vielleicht in Südwest-Sibirien brütet. Aber der Endemismus dieser aussterbenden Arten ist historisch stumm, und folgender Umstand mahnt überdies zur Vorsicht: Der weiße Kranich (*G. leucogeranus*) galt lange Zeit hindurch als äußerst seltene endemische Art der Steppen Südwest-Sibiriens und Transbaikaliens, bis er am Unterlaufe der Kolyma als Brutvogel aufgefunden wurde!

Die beiden letzten Arten gehören zu den Schnepfenvögeln. Die Bekasinen-Pfuhlschnepfe (*Macrorhamphus semipalmatus*), ein äußerst seltener Brutvogel Südwest-Sibiriens und Transbaikaliens, besitzt ihre einzigen Verwandten in Amerika und Nordost-Sibirien.

Der Dünnschnabel-Brachvogel (*Numenius tenuirostris*) ist seltener Brutvogel zwischen Ural und Altai. Vermutlich hat er sich an Ort und Stelle entwickelt. Die nächstverwandte Art ist *N. arquatus*; sie hat ein mächtiges Verbreitungsgebiet, das unter anderem auch das Areal von *N. tenuirostris* einschließt. Wahrscheinlich vikariierten diese Vögel anfangs und der Große Brachvogel hat erst späterhin das Areal des kleinen überdeckt. Trotzdem aber hier ein Stück Verbreitungsgeschichte ersichtlich wird, tragen sowohl diese als auch die drei früher erwähnten Arten nichts Wesentliches zur Geschichte der Steppenfauna bei.

Wenn man die oben besprochene Vogelfauna des Steppengebietes vom rein geographischen Standpunkt betrachtet, so kommt man zu folgendem Resultat: Für eine Landstrecke, die sich in wechselnder Breite über ganz Eurasien vom Atlantischen bis zum Stillen Ozean erstreckt, ist ein Verzeichnis von 44 charakteristischen Arten recht bescheiden. Aber in dieses Verzeichnis sind auch die eben besprochenen 4 Arten aufgenommen, welche ökologisch nicht an die Steppenlandschaft gebunden sind und für uns keine Bedeutung haben. Von den übrigen 40 Arten verbinden folgende die Steppen mit den Wüsten:

Falco cherrug
Cerchneis naumanni
Aquila nipalensis
Buteo rufinus
 — *hemilasius*
Glareola pratincola
 — *maldivarum*
Burhinus oedicnemus
Charadrius asiaticus
Athene noctua
Pyrgilauda davidiana
Galerida cristata
Alauda arvensis (gulgula)
Calandrella cinerea
 — *pispoletta*
Melanocorypha calandra
 — *mongolica*
Eremophila alpestris brandti
Anthus campestris
 — *richardi*

Von diesen 20 Arten sind zum mindesten 2 vornehmlich Wüstenvögel, die sich erst später über die Steppen verbreitet haben. Die übrigen sind gleichermaßen bezeichnend für beide Zonen, und nur von den Kalanderlerchen und *Anthus richardi* kann man mit einiger Gewißheit vermuten, daß sie die Wüsten von den Steppen aus besiedelt haben. Von den anderen 20 Arten ohne alle Beziehungen zu den Wüsten sind zwei als Relikte einer nördlichen Fauna zu bezeichnen, drei sind Charaktervögel der Waldsteppen, zwei (*Circus pygargus*, *C. melanoleucus*) bewohnen in den Steppen nicht charakteristische Biotope und eine (*C. cyaneus*) ist so weitverbreitet, daß sie kaum als hauptsächlich an die Steppen gebunden angesehen werden kann. Von den übrigen 12 Arten kann man als wirklich endemisch für die Steppenzone nur die 5 folgenden ansehen: *Circus macrourus*, *Glareola nordmanni*, *Chettusia gregaria*, *Melanocorypha yeltoniensis*, *M. leucoptera*.

Es ist interessant zu vermerken, daß die angeführten Arten für die westlichen Steppen charakteristisch sind; die mongolischen Steppen besitzen keine endemischen Arten. Außerdem gibt es keine einzige Art, welche über die ganze Steppenzone verbreitet und für dieselbe streng endemisch wäre. Zwei Arten, *Otis tarda* und *Anthropoides virgo*, bewohnen zwar die ganze Steppenzone, doch überschreiten sie deren Grenzen und sind weit über die Wüstenzone verbreitet, obgleich sie ökologisch im allgemeinen an die Steppenlandschaft gebunden sind. *Otis tetrax* ist zwar enger an die Steppen gebunden, aber nur über den westlichen Teil der Zone verbreitet. Die beiden Feldhühner ebenso wie die beiden Wachteln gehen aber außerdem sehr weit nach Norden, wenn sie auch in den Steppen am zahlreichsten sind.

So sieht man also, daß die Zahl der für die Steppen bezeichnenden und in den angrenzenden Zonen tatsächlich fehlenden Vogelarten ganz gering ist. Der Umstand, daß in der Steppenzone weit verbreitete, streng endemische Arten fehlen, macht es deutlich, daß in jedem Teile der Zone die

Zahl der endemischen Arten verschwindend klein ist: Für den europäischen Teil beträgt sie 2-3, für den transuralischen oder kasachstanischen 5, für den mongolischen 0. Für die gesamte Steppenzone sind charakteristisch 2 Arten, *Anthropoides virgo* und *Otis tarda*, die vornehmlich Steppenvögel sind, und außerdem 7 Arten, welche in ihrer Verbreitung die gesamte Trockenzone umfassen: *Falco cherrug*, *Aquila nipalensis*, *Athene noctua*, *Alauda arvensis*, *Calandrella cinerea*, *C. pispolella*, *Anthus campestris*. Das sind im ganzen 9 Arten in der ganzen Steppenzone von der westlichen bis zur östlichen Grenze.

Auf die Einheitlichkeit der Steppenzone deutet einigermaßen auch der Umstand hin, daß die vikariierenden Artenpaare *Perdix perdix* — *P. dau-rica* und *Coturnix coturnix* — *C. japonica* untereinander nahe verwandt sind. Aber es sind doch verschiedene Arten, so daß sie gleichzeitig einen Unterschied zwischen Westen und Osten unterstreichen. Dieser Unterschied ist auch an den obenerwähnten weitverbreiteten Arten ersichtlich, da sie, außer *Anthropoides virgo*, alle in den östlichen und westlichen Teilen der Steppenzone durch verschiedene geographische Rassen vertreten sind. Aber viel mehr noch wird der Unterschied zwischen den östlichen und westlichen Steppen dadurch unterstrichen, daß die Verbindung mit der Wüstenfauna hier und dort durch verschiedene Arten hergestellt wird. Denn außer den oben angeführten über die ganze Trockenzone verbreiteten 7 Arten gibt es noch 6 Arten (*Cerchneis naumanni*, *Buteo rufinus*, *Glareola pratincola*, *Burhinus oedicephalus*, *Galerida cristata*, *Melanocorypha calandra*), die den westlichen Wüsten und Steppen eigentümlich sind, und 6 Arten (*Buteo hemilasius*, *Glareola maldivarum*, *Melanocorypha mongolica*, *Eremophila alpestris brandti*, *Anthus richardi*, *Pyrgilauda davidiana*), die in den östlichen Wüsten und Steppen weit verbreitet sind. Dieser Umstand macht es ziemlich schwierig, die Steppen ihrer Vogelwelt nach als Ganzes den Wüsten gegenüberzustellen.

In den Steppen und Halbwüsten von Kasachstan herrschen im allgemeinen westliche Formen vor, doch findet sich auch eine östliche (*Eremophila alpestris brandti*). Die Verbindung mit dem Osten wird dadurch verstärkt, daß *Melanocorypha leucoptera* mit der mongolischen Lerche nahverwandt ist. Im ganzen sind für die europäischen Steppen 20 Vogelarten charakteristisch, für die kasachstanischen 21, für die mongolischen 17. Auf diese Weise ist der Unterschied in der Artenzahl zwischen Osten und Westen nicht so groß, aber das westliche Zentrum ist für die Artenbildung viel intensiver, während das östliche kaum vom zentralasiatischen Wüstenzentrum getrennt werden kann. Man kann nur vermuten, daß *Melanocorypha mongolica*, *Eremophila alpestris brandti* und *Anthus richardi* sich vornehmlich in den östlichen Steppen entwickelten, um sich dann in den Wüsten auszubreiten. Es muß aber dabei unterstrichen werden, daß sich die mongolisch-transbaikalischen Steppen landschaftlich von den westlichen unterscheiden und auch in ihrem Klima mehr den Halbwüsten nähern.

Am Ende dieses Kapitels sei nochmals erwähnt, daß die Vogelfauna der eurasischen Steppe sehr arm an charakteristischen Formen ist und eine ganz geringe Anzahl von endemischen Arten aufweist. Dieses Resultat unserer Untersuchung war in Anbetracht der großen Ausdehnung der Steppenzone nicht zu erwarten. Man hatte voraussetzen müssen, daß die in landschaftlicher Hinsicht so eigenartigen Steppen auch faunistisch gut gekennzeichnet sein müßten. Wie läßt sich dieser scheinbare Widerspruch erklären?

Die Gesetzmäßigkeiten in der heutigen Verbreitung aller Lebewesen sind in der Hauptsache durch zwei Faktoren bedingt, nämlich die heutigen Lebensbedingungen und die vergangener Epochen, die von den heutigen mehr oder weniger verschieden sein konnten. Zunächst die heutigen ökologischen Eigenheiten der Steppen: Wie schon in der Einleitung zu dieser Arbeit erwähnt, unterscheiden sich die Steppen in der Bodenformation und in der Vegetation prinzipiell von den Wüsten. Dabei sind aber die Steppen selbst nicht einheitlich. Die Gramineenflora wird in allen Teilen des Steppengebietes nach Norden hin reicher, verschiedene Arten lösen einander ab, bis zuletzt ein gleitender Übergang zu den Wiesen nördlich gelegener Zonen einsetzt. Nach Süden hin werden die Steppen trockener, der Humusgehalt des Bodens nimmt ab, die Gramineen werden durch andere Pflanzen, zum großen Teil durch verschiedene Wermut-Arten abgelöst, es erscheinen einzelne vegetationsfreie Flecken, und die Steppen gehen allmählich in die sogenannten Halbwüsten über, die sich schon eng an die von den russischen Geobotanikern unterschiedenen „nördlichen Wüsten“ anschließen lassen.

Die Wüsten selbst sind auch durchaus nicht einheitlich, was nicht nur von der Bodenbeschaffenheit abhängt, sondern in hohem Grade von der geographischen Lage, d. h. von der Temperatur. So bietet z. B. die Sandwüste am Balchasch-See, im südlichen Turkestan und in der Sahara ein ganz verschiedenes Bild. Am Nordrande des Wüstengürtels sind die Sanddünen mit ziemlich reicher Vegetation bewachsen und können stellenweise einen steppenartigen Eindruck machen. In Süd-Turkestan ist die Vegetation sehr viel spärlicher, und die Sanddünen in Nordafrika und Arabien können auf weite Strecken ganz vegetationslos sein. Es ist daher begreiflich, daß der klimatische und landschaftliche Unterschied zwischen den nördlichen und südlichen Teilen des Wüstengürtels größer ist als zwischen den aneinandergrenzenden Flächen von Wüste und Steppe, und es muß deshalb als selbstverständlich erscheinen, daß ein Teil der charakteristischen Wüstenfauna die Steppen zu besiedeln und vielleicht auch Steppenvögel in Teile der Wüsten einzudringen vermochten. Tatsächlich haben wir gesehen, daß fast die Hälfte der Steppenvögel aus den Wüsten stammt, und auch einige Arten aus den Steppen heraus die Wüsten besiedelt haben.

Die Artenarmut der Steppenfauna steht zweifellos mit der landschaftlichen Einförmigkeit der Steppen im Einklang. Wer die Steppen aus eigener Anschauung kennt, muß als erstes ihre Einförmigkeit erwähnen, so auffallend ist sie im Vergleich mit anderen Zonen. Natürlich bietet eine

wenig abwechslungsreiche Landschaft annehmbare Lebensbedingungen nur für eine geringe Anzahl von Arten, wenn diese auch in großer Individuenzahl vertreten sein können. Dies gilt besonders für die mit dichter Vegetationsdecke bewachsenen Grassteppen. Baumwuchs ist für die Steppen ganz untypisch und eine fremde Pflanzenassoziation, die durch die Eigenart der Bodenreliefs (Flußtäler, Schluchten, Gebirge) bedingt ist und ihre Vogelwelt aus der Waldzone bezieht. Deshalb gehört auch keine einzige dendrophile Vogelart zur Steppenfauna.

Für die Wüstenlandschaft sind im Gegensatz zu den Steppen verschiedene Halbsträucher, Sträucher und sogar richtige Bäume charakteristisch, welche stellenweise ganze Dickichte bilden. Dieser eigenartige, ziemlich abwechslungsreiche „Baumwuchs“ ist für alle Wüsten bezeichnend. In den nördlichen Wüsten gehören hierher verschiedene Wermut-Arten, *Eurotia*, *Caragana*, *Tamarix*, *Calligonum*, *Nitraria*, verschiedene Salzpflanzen, von ganz niedrigen, kriechenden Arten bis zu baumförmigen Saxaul-Formen usw. In den Wüsten Vorderasiens und Nord-Afrikas ist der Baumwuchs durch andere Arten vertreten, welche nicht weniger verschiedenartig sind als die eben erwähnten. Der Baumwuchs ist für die Wüsten ökologisch bedingt, sozusagen durch Sparsamkeit, da es gewiß ökonomischer ist, alljährlich nur einige Blättchen zu bilden als ganze Grashalme oder hohe Stauden emporschießen zu lassen. Außerdem finden in den Wüsten Bäume mit langen Wurzeln, die in große Tiefen reichen, leichter Wasser. Mir selbst gelang es einmal, die Wurzel eines *Calligonum*-Strauchs von einem halben Meter Höhe auszugraben: Sie war 15 Meter lang! So ist es ganz verständlich, daß die Wüste ihre eigenartigen endemischen strauch- und baumförmigen Pflanzen besitzt.

Dieser Baumflora der Wüsten entspricht eine eigenartige dendrophile Tierwelt, welche besonders unter den Invertebraten großen Artenreichtum besitzt und, zum Beispiel bei den Insekten, einzigartige Anpassungen aufweist. Aber auch unter den Vögeln finden wir dendrophile Wüstenformen, welche sich nicht nur von den dortigen Bodenformen scharf unterscheiden, sondern auch größtenteils die Grenzen der Wüstenzone nicht überschreiten. Für die paläarktischen Wüsten sind folgende dendrophile Vögel endemisch: *Podoces* (4 Arten), *Rhodospiza obsoleta*, *Erythrura syriaca*, *Carpodacus brachydactyla*, *Passer ammodendri*, *P. simplex*, *P. griseogularis*, *P. moabiticus*, *Emberiza striolata*, *Hippolais caligata* — *rama*, *H. pallida*, *Sylvia nana*, *Agrobates galaciotis*, *Scotocerca inquieta*, *Prinia gracilis*, *Cisticola* (mehrere Arten), *Rhopophilus pekinensis*, *Diplopterus moussieri*. Das sind über 20 Arten, so daß diese eine Gruppe von Wüstenvögeln die Zahl aller für die Steppen endemischen Vögel erheblich übersteigt. Einige von den aufgeführten Arten gehören ferner eigenen Gattungen an, so daß die an Baumwuchs gebundene Avifauna der Wüsten 9 endemische Gattungen aufweist: *Podoces*, *Rhodospiza*, *Carpodacus*, *Agrobates*, *Scotocerca*, *Prinia*, *Cisticola*, *Rhopophilus*, *Diplopterus*. Es ist also klar, daß diese Gruppe von Vögeln sich schon seit sehr langer Zeit in den Wüsten entwickelt hat.

Einige Vögel der dendrophilen Gruppe paßten sich in den Wüsten allmählich an das Bodenleben an. So sind zum Beispiel die Saxaul-Häher, obgleich von Waldvögeln abstammend doch zur Zeit schon zum großen Teil bodenbewohnend geworden. Von den eigentümlichen Wüstenfinken ist *Rhodospiza obsoleta* noch ein wahrer Baumvogel, der sich in Saxaul-Dickichten aufhält und seine eigentümlichen Nester nur auf Saxaul-Bäumen baut. Der nahverwandte Wüstengimpel (*Erythropsiza gythaginea*) ist zum Bodenbewohner geworden und baut seine Nester zwischen Steinen oder auf niedrigen Felsen, oft in unmittelbarer Nähe von Gebüsch. Der Saxaul-sperling (*Passer ammodendri*) brütet in Baumhöhlen (von *Populus diversifolia*) und hält sich im Saxaul-Wald auf, wo er sich zeitweise von Saxaul-Samen nährt. Die von den Sperlingen abstammende *Pyrgilauda davidiana* ist zum Bodenbewohner geworden und brütet in den Bauen von Nagern. Es ist deshalb sehr wahrscheinlich, daß die Erdsperlinge ursprünglich Wüstenvögel waren und sich erst später über die mongolischen Steppen verbreitet hatten. Wenn wir die oben erwähnten Fälle im Auge behalten, so scheint die Annahme logisch, daß die Steinschmätzer (*Oenanthe*) in den Wüsten der Mittelmeergegenden ursprünglich dendrophil waren, um sich allmählich vollständig an das Bodenleben anzupassen. Das konnte aber nur in den Wüsten vor sich gehen, wo es Sträucher und Bäume gibt, aber für das Bodenleben viel größere Möglichkeiten vorhanden sind. Immerhin sind verschiedene Wüstenvögel streng dendrophil geblieben. So halten sich z. B. die Wüstengrasmücken (*Sylvia nana*) auf Sanddünen mit einzelstehenden kaum 1 Meter hohen Büschen von *Calligonum* streng an diesen „Baumwuchs“ und steigen nicht auf den Boden herab.

Dieser prinzipielle Unterschied zwischen Wüsten und Steppen hat bis jetzt kaum Erwähnung gefunden, ist aber sehr wichtig. Während in den Wüsten eigene dendrophile Vögel vorhanden sind, müssen alle an Baumwuchs gebundenen Vögel, die in den Steppen vorkommen, als Fremdlinge angesehen werden. In den westlichen Steppen gehören sie dem „europäischen“ Faunentyp an und sind an Laubwald gebunden, in den östlichen Steppen sind sie Elemente der Taiga-Fauna. Nur ein einziger Buschvogel ist in den Steppen anderer Herkunft, nämlich *Hippolais caligata*. Dieser kleine Spötter hat sich zweifellos aus den Wüsten über einen Teil der Steppen verbreitet, zusammen mit einigen Sträuchern (*Caragana*, *Amygdalus nana*), die er vornehmlich bewohnt.

Wenden wir uns nun zur Geschichte der Steppenfauna. Wie schon früher erwähnt war, lassen sich die für die Steppen charakteristischen Vögel in zwei Hauptgruppen teilen. Zur ersten gehören die Arten, welche sowohl über die Steppen als auch über die Wüsten verbreitet sind und auf diese Weise beide Zonen verbinden. Diese Arten sind schon besprochen worden und für die Geschichte der Steppen von untergeordneter Bedeutung. Die andere Gruppe besitzt keinerlei Beziehungen zur Wüstenfauna und hat sich unabhängig von dieser entwickelt. Hierher gehören die Rotfußfalken, der Kaiseradler, die Weißen, die Rebhühner, Wachteln, der Jungfernkranich, die beiden Trappen und der Steppenkiebitz. Es wurde

oben schon erwähnt, daß sich diese Vögel wahrscheinlich mehr oder weniger an Ort und Stelle entwickelten, in Lebensbedingungen, welche am meisten den jetzigen Savannen Afrikas entsprachen; später mußten sie sich dann an die eigentlichen Steppen angepaßt haben. Der Grund zu dieser Annahme war folgender: Einige dieser Art besitzen zur Zeit nahverwandte Formen in den Savannen (Jungfernkranich, Trappen, Steppenkiebitz), bei anderen läßt sich die Anpassung vom Dickicht bis zur offenen Steppe verfolgen (Weihen). Schließlich sind einige von ihnen auch heutzutage besonders charakteristisch für die Waldsteppe.

Es ergibt sich also die notwendige Folgerung, daß vor der quartären Temperaturdepression in Südeuropa und Südwest-Sibirien oder Nord-Kasachstan Savannen vorhanden waren. Diese Annahme wird durch paläontologische Befunde gestützt. Schon das Vorhandensein des *Indricotherium* im Oligocän Nord-Kasachstans bedingte in diesen Gegenden Parkwälder, die mit waldlosen Strecken abwechselten. Im Miocän und Pliocän waren Giraffen vom Irtysh in Westsibirien bis zur Westgrenze der heutigen Steppen verbreitet, und die Giraffen sind Charaktertiere der Savannen. Das *Hipparion*, nach dem die südeuropäische Säugetierfauna vom oberen Tertiär benannt wurde, stellte noch das Anfangsstadium einer Anpassung der Einhufer zum schnellen Lauf dar und war wohl auch Charaktertier der Savannen. So erhalten wir ein Bild von der jungtertiären Landschaft Südeuropas und Westsibiriens, das unserer Annahme vollständig entspricht. Es war übrigens nicht notwendig, daß die Savannen damals ganz Südeuropa bedeckten. Höchstwahrscheinlich wechselten sie mit größeren Waldflächen ab, so daß sich auch die Fauna der Wälder dort entwickeln konnte. Aber das Vorhandensein von Savannen in der Ukraine und in Westsibirien zu Ende des Tertiärs wird von russischen Paläontologen allgemein angenommen, was in der Übersicht von Pidoplitschko (4) gut zum Ausdruck gekommen ist.

Leider sind paläornithologische Befunde bis jetzt recht selten und können nur in Ausnahmefällen zur Klärung der Geschichte der Vogelfauna herangezogen werden. Aber zuweilen werfen sie doch ein Licht auf frühere Zusammenhänge. So wissen wir zum Beispiel von tertiären Trappen aus Westeuropa: *Palaeotis weigelli* Lambrecht vom Eocän Deutschlands, *Otis agilis* Milne-Edwards vom Oberoligocän Frankreichs und *Otis affinis* Lydekker vom oberen Miocän Deutschlands (2). Inwiefern *Palaeotis* im Eocän den eigentlichen Trappen nahestand, sei zwar dahingestellt, aber die Funde vom Oligocän und Miocän gehören schon unverkennbar zu den eigentlichen Trappen, welche zweifellos zusammen mit Giraffen und Dreizehenpferden die europäischen Savannen bewohnten.

Im oberen Tertiär wurde das Klima in Europa allmählich kühler und arider; infolgedessen verschwanden zu Beginn des Quartär die Savannen und wandelten sich in Steppen und Waldsteppen der gemäßigten Zone um. Die Tierwelt der Savannen starb zum großen Teil aus, während einzelne besonders lebensfähige Arten sich an die neuen Lebensbedingungen anzupassen vermochten. So entstanden die endemischen Formen der Step-

penfauna, welche keinerlei Beziehungen zur Wüstenfauna besitzen. Daß die Arten dieser Gruppe nicht zahlreich sein konnten, ist nach Obengesagtem verständlich und entspricht auch den Tatsachen. Die Geschichte der östlichen Steppen war im allgemeinen wohl dieselbe, doch hat es den Anschein, als hätten die Savannen weniger Anteil an der Bildung ihrer Fauna. Alle Arten, deren Geschichte mit den tertiären Savannen verbunden war, sind westlicher Herkunft. Es scheint, als wäre in der östlichen Paläarktis das Klima schon im Tertiär weniger warm gewesen als unter gleichen Breiten in Europa, weshalb dort auch keine eigentlichen Savannen bestanden hatten, sondern schon früher gemäßigte Steppen sich entwickelt haben mußten. Dennoch war auch im Osten das Klima weniger rauh als heutzutage, was durch verschiedene Funde von Straußen vom oberen Tertiär und unteren Quartär der Mongolei und Süd-Transbaikaliens hinreichend bewiesen wird.

Die quartäre Klimaverschlechterung, die in der Eiszeit ihren Höhepunkt erreichte, hatte auch große Veränderungen in der Steppenlandschaft zur Folge. Da das Klima in Südeuropa nicht nur kälter, sondern auch, wenigstens zeitweise, arider wurde, so dehnten sich in dieser Zeit kalte Steppen und Halbwüsten weit bis nach Westeuropa aus mit einer Fauna, die aus einem Gemisch von Steppen-, Wüsten- und Tundrenformen bestand, was man gut aus zahlreichen fossilen Säugetierbefunden ersehen kann. Um diese Zeit kamen in der Krim Schneehühner vor (6), woraus hervorgeht, daß auch unter den Vögeln nördliche Formen weit nach Süden gelangten. Höchstwahrscheinlich fehlten in diesen Steppen mediterrane wärmeliebende Formen wie z. B. *Melanocorypha calandra*, doch mußten sich in Anpassung an die neuen Lebensbedingungen neue kälteliebende Formen bilden (*M. yellowi*), welche sich zur Zeit nur in den trockenen und rauhen Steppen östlich der Wolga erhalten haben. Zu dieser Zeit mußten auch die Steppen Kasachstans ihre nördlichen Elemente (*Falco columbarius*, *Lagopus lagopus*, *Lanius excubitor*) erhalten haben. Nach dem Ende der Eiszeit, als das Klima wieder wärmer wurde, erhielt die Steppenzone ihr heutiges Gepräge. Verschiedene Arten, die in der Eiszeit weit nach Westen verbreitet waren, mußten sich infolge einer Änderung der Lebensbedingungen wieder nach Osten zurückziehen oder starben aus, während die wärmeliebenden mediterranen Arten sich neuerdings wieder ausbreiten konnten.

Natürlich muß man auch mit den postglazialen Klimaschwankungen rechnen, welche auf die Lebensbedingungen sämtlicher Zonen einen Einfluß ausüben mußten. Aber in der jetzigen Verbreitung der Steppenvögel können wir nur die Einwirkung der postglazialen Wärmeperiode bemerken. Wahrscheinlich verbreiteten sich zu dieser Zeit verschiedene Arten von Steppenvögeln weit nach Norden, wo sie heutzutage selten und sporadisch vorkommen oder isolierte kleine Areale bilden (*Anthus richardi* bei Jakutsk, *Coturnix coturnix*, *Perdix perdix* und *Galerida cristata* in Nordeuropa). So können diese Arten als Relikte aus einer wärmeren Zeit gelten. Doch darf man nicht vergessen, daß die Einwirkung

der menschlichen Kultur durch Ausroden der Wälder und Urbarmachen des Bodens den Steppenvögeln in letzter Zeit wieder die Möglichkeit gegeben hat, sich nach Norden auszubreiten. Auf diese Weise ist in Europa nicht jeder Fund eines Steppenvogels nördlich der Steppenzone als Relikt zu deuten.

Als Resultat aller unserer Ausführungen sei nochmals betont, daß die Avifauna der eurasischen Steppen sich erst vom Ende des Tertiärs an auszubilden begann, und zwar aus wärmeliebenden Formen der vormaligen in denselben Gegenden verbreiteten Savannen. In der Hauptsache aber ging die Differenzierung der Steppenvögel im Quartär vor sich. Dieses geringe Alter der Steppenfauna ist eine der Ursachen ihrer geringen Eigenart: Die Elemente der Wüstenfauna, welche die Steppe besiedelt haben, konnten sich bis jetzt noch nicht von den Ausgangsformen differenzieren, obgleich eine Ausbildung eigener Formen in der Steppe erwartet werden konnte.

Wie ist es aber zu erklären, daß die Fauna der Wüsten älter ist als diejenige der Steppen? Logischerweise müßte sich immer zwischen der Wüsten- und Waldzone eine Steppenzone finden. Aber die oben angeführten Tatsachen scheinen das nicht zu bestätigen. Auch die Botaniker sind der Meinung, daß die eurasiatischen Steppen eine neue Formation bilden. Der bekannte Paläobotaniker A. N. Kristofovitsch (1) sprach eine gut begründete Annahme aus, nach welcher die Gramineen zwar ein hohes geologisches Alter besitzen, aber während langer Perioden sich nicht als Charakterpflanzen entwickelten, sondern nur in geringer Zahl unter anderen Arten vorkamen. Erst in geologisch später Zeit wurden die Lebensbedingungen in bestimmten Gegenden für die Gramineen so günstig, daß sie dort die Herrschaft zu erringen vermochten und eigentliche Steppen bildeten. Worin die Eigenart dieser Lebensbedingungen bestand, ist zur Zeit schwer zu sagen, doch verdient der Umstand Beachtung, daß auch heutzutage die eigentlichen Gramineensteppen auf Schwarzerde große ununterbrochene Flächen nur bis zum Altai bilden. Die mongolisch-transbaikalischen Steppen sind viel weniger typisch, da sie zum großen Teil hügeliges oder gebirgiges Gelände mit steinigem Boden bedecken, mit Wüstenstrecken abwechseln und überhaupt einen mehr wüstenartigen Eindruck machen als die westlichen Steppen. Man sieht ja auch, daß die Fauna dieser „Steppen“ sich eng an diejenige der mongolischen Wüsten anschließt und sich wahrscheinlich seit langer Zeit gemeinsam mit ihr entwickelt hat. Es ist deshalb auch möglich, daß früher die Savannen der westlichen Paläarktis unmittelbar an die Wüsten grenzten.

Das verhältnismäßig geringe Alter der Vogelwelt des paläarktischen Steppengebietes läßt sich auch daraus erschließen, daß zwischen der Avifauna der eurasischen und amerikanischen Steppen keine Ähnlichkeit besteht. Abgesehen von der Ohrenlerche, die sich erst kürzlich aus der Alten Welt in die Neue verbreitet hat, haben die eurasischen und nordamerikanischen Steppen keine einzige Art, keine einzige Gattung, ja sogar nur wenige Familien gemein! In der südlich von den Steppen ge-

legenden Wüstenzone der Alten und Neuen Welt finden sich aber gemeinschaftliche Gattungen, sogar mit nahverwandten Arten, zum Beispiel die Würgfalken (*Falco cherrug* — *F. mexicanus*), der Triel (*Oedicnemus*). Daraus kann man ersehen, daß die Wüsten mit der ihnen eigentümlichen Vogelfauna schon existierten, bevor die Landverbindung zwischen der Alten und Neuen Welt abbrach, während die Steppen erst später entstanden. In landschaftlicher Hinsicht sind die Steppen schon gut ausgebildet, während ihre Avifauna noch arm an Arten und so wenig charakteristisch ist, daß es sich fragt, ob sie der eigenartigen und artenreichen Vogelwelt der Wüsten, von der sie sich zum großen Teil herleitet, als ebenbürtige zoogeographische Einheit gegenübergestellt werden darf.

Literatur

- (1) Kristofovitsch, A. N. (1950): Die Evolution der Pflanzen in paläobotanischer Beleuchtung. — Problemi botaniki (Die Probleme der Botanik), Akad. Wiss. U.S.S.R. I.
- (2) Lambrecht, K. (1933): Handbuch der Paläornithologie, Berlin.
- (3) Lavrenko, E. M. (1950): Grundzüge der phytogeographischen Gliederung der U.S.S.R. und benachbarter Länder. — Problemi botaniki, I.
- (4) Pidoplitschko, I. G. (1950): Die Geschichte der Steppenfauna. — Jivotny Mir SSSR. III, Akad. Wiss. U.S.S.R.
- (5) Sudilovskaja, A. M. (1948): Die Morphologie von Oberschnabel und Stirnknochen bei den Vögeln im Vergleich mit der Nahrung derselben. — „Ochrana Prirody“. — N 6, Moskau.
- (6) Tugarinov, A. J. (1932): „Die Vögel der Krim aus der Würmzeit.“ — Trudy po Isutscheniju tsetvertitschnogo Perioda, I, Leningrad.
- (7) Stegmann, B. C. (1950): „Untersuchungen über den Vogelflug.“ — Akad. Wiss. U.S.S.R., Denkschrift für Peter Suschkin.
- (8) — Relikte der Tethys in der Avifauna von Kasachstan und des Mittelmeergebietes.

Anschrift des Verfassers: Dr. B. Stegmann, Zoologisches Museum der Akademie der Wissenschaften, Leningrad, U.S.S.R.