

Vielfalt und Evolution der Vögel

Teil 12: Strigiformes (Telluraves 2, Afroaves 2)

In der letzten Episode behandelten wir die Greifvögel. Doch die Welt der gefiederten Jäger ist damit noch längst nicht vollständig erzählt. Neben den tagaktiven Greifvögeln gibt es eine weitere Gruppe meisterhafter Räuber, die sich vor allem in der Dunkelheit einen Namen gemacht hat: die Eulen. Auf den ersten Blick scheinen sie mit den Greifvögeln viel gemeinsam zu haben – messerscharfe Krallen, exzellentes Sehvermögen und ein nahezu perfekter Jagdapparat. Doch ein Blick in die Stammesgeschichte offenbart eine überraschende Wahrheit: Eulen und Greifvögel sind zwar funktional ähnlich und teilen viele Merkmale aufgrund konvergenter Evolution, gehören jedoch verschiedenen Zweigen im Vogelstammbaum innerhalb der Afroaves an (**Jarvis et al. 2014, Kimball et al. 2013, Kuhl et al. 2021, Mirarab et al. 2024, Prum et al. 2015, Reddy et al. 2017, Sangster et al. 2022, Stiller et al. 2024, Suh et al. 2016, Wu et al. 2024**). Damit eröffnen die Eulen ein weiteres faszinierendes Kapitel der Evolution – eines, das wir nun näher beleuchten werden.

Anatomische Besonderheiten der Eulen

Eulen gehören in die Ordnung der Strigiformes, die aus zwei Familien besteht: den Masken- und Schleiereulen mit zwei Gattungen und 18-27 Arten und den Eigentlichen Eulen mit über 230 Arten in 23 Gattungen. Eulen haben viele Anpassungen an das nächtliche Leben, sind aber nicht die einzigen nachtaktiven Vögel – bei den Strisores haben wir z. B. die Nachtschwalben und andere nachtaktive Familien kennengelernt (**Del Hoyo 2020, Del Hoyo et al. 1999, König et al. 1999, Winkler et al. 2015**).

Ein besonderes Merkmal sind die Augen der Eulen. Sie sind nach vorne gerichtet und ermöglichen so eine bessere Tiefenwahrnehmung. Sie haben eine relativ verkürzte Netzhaut und eine konvexe Linse die Skleralknöchelchen, dem Skleralring, umgeben sind. Geschützt werden die Augen durch ein oberes und ein unteres Augenlid sowie durch eine Nickhaut. Eulen sind weitsichtig und können nichts sehen, was näher als ein paar Zentimeter von ihren Augen entfernt ist. Gefangene Beute können Eulen mit Hilfe von Filoplumes - haarähnlichen Federn an Schnabel und Füßen, die als "Fühler" fungieren - ertasten. Ihre Fernsicht, insbesondere bei schwachem Licht, ist aber außergewöhnlich gut. Die Augen selbst sind unbeweglich, stattdessen können die Tiere ihren Kopf bis zu 270° drehen, wodurch das Gesichtsfeld stark erweitert wird. Ermöglicht wird den Eulen das durch ihre 14 Halswirbel. Die Öffnungen in ihren Wirbeln, durch die die Wirbelarterien verlaufen, sind etwa zehnmal so groß wie der Durchmesser der Arterie, was den Gefäßen etwas Spielraum gibt, und die Halsschlagadern vereinigen sich in einer sehr großen Anastomose, also ein

Verbindungsgang der Blutgefäße, der größten aller Vögel, die verhindert, dass die Blutversorgung unterbrochen wird, während sie ihren Hals drehen (**Del Hoyo et al. 1999, König et al. 1999, Martin 1982, Hajian & Jaworski 2017**).

Eulen haben lange schlitzförmige Ohröffnungen, die asymmetrisch am Kopf angeordnet sind, wobei die rechte Ohröffnung höher liegt (Abb. 1). Diese Asymmetrie ist je nach Eulengattung unterschiedlich stark ausgeprägt, bei allen jedoch vorhanden. Viele Eulen haben außerdem einen optisch auffallenden Gesichtsschleier, der den Schall in Richtung ihrer Ohren lenkt. Bei einigen Arten ist der Gesichtsschleier zudem ebenfalls asymmetrisch angeordnet. Gemeinsam mit den Federohren dient der Gesichtsschleier im Feind- und Sozialkontakt auch dazu, Stimmungen auszudrücken, und ist aus diesem Grunde häufig auffällig gefärbt. Bewegliche Ohrläppchen vor und hinter der Ohröffnung sind mit kurzen, harten Federn ausgestattet und unterstützen die Geräuschortung. Ebenfalls die Geräuschortung unterstützend ist der im Vergleich zu anderen Vogelarten breitere Schädel. Ein seitliches Geräusch wird dadurch von einem Ohr den Bruchteil einer Sekunde früher wahrgenommen. Der Teil des Gehirns, in dem sich das Gehörzentrum befindet, ist sehr gut entwickelt und nehmen vor allem hohe Frequenzen wahr. Der nach unten gerichtete Schnabel ermöglicht der Eule ein klares Sichtfeld und leitet den Schall in die Ohren, ohne die Schallwellen vom Gesicht abzulenken (**Del Hoyo et al. 1999, König et al. 1999, Knudsen 1981, Norberg 1977, Galeotti & Rubolini 2007**).



Abb. 1: asymmetrische Ohröffnungen bei der Schleiereule

Die Federn der Eulen sind im Allgemeinen größer als die der Durchschnittsvögel, haben weniger Strahlen, einen längeren Federkiel und einen weichen und kammförmigen Rand. Das ermöglicht den Eulen einen geräuscharmen Flug, weil aerodynamische Störungen reduziert werden. Die Oberfläche der Flugfedern ist mit einer samtigen Struktur überzogen, die das Geräusch der Flügelbewegung dämpft.

Dies optimiert die Fähigkeit der Eule, lautlos zu fliegen, um Beute zu erbeuten, ohne dass die Beute die Eule zuerst hört (**Del Hoyo et al. 1999, König et al. 1999, Bachmann et al. 2007, Neuhaus et al. 1973, Dyson et al. 1998, Webster & Fay 2012**).

Der Fuß der Eulen besitzt vier Zehen, die bei den Schleiereulen etwa gleich lang sind. Bei den Eigentlichen Eulen ist die nach hinten weisende Innenzehe etwas verkürzt. Die äußerste Zehe ist als Wendezehe ausgebildet und kann sowohl nach vorn als auch nach hinten gedreht werden. Die Eule tötet ihre Beute mit diesen Krallen, um den Schädel zu zertrümmern und den Körper zu kneten (**Del Hoyo et al. 1999, König et al. 1999, Marti 1974, Einoder & Richardson 2007**).

Revised Size Dimorphism

Weibliche Eulen sind in der Regel größer als männliche, etwas, was wir schon bei den Greifvögeln beobachten konnten (Abb. 2). Dieses Muster findet sich auch bei Regenpfeiferartigen (**Figuerola 1999; Szekely et al. 2000; Lindenfors et al., 2003, Lundberg 1986, Krüger 2005, Müller 1986**). Man spricht hierbei von reversed size dimorphism, also umgekehrten Größendimorphismus. Denn bei vielen Tiergruppen sind aufgrund der Konkurrenz der Männchen um die Weibchen, die Männchen größer. Greifvögel und Eulen, aber z. B. auch Fledermäuse, bilden hier eine Ausnahme. Es gibt mehrere Hypothesen, warum bei Eulen und Greifvögeln die Weibchen größer sind, bei dem ökologische Faktoren, Geschlechterrollen und Verhaltensweisen eine Rolle spielen (**Andersson & Norberg 1981; Cade 1982; Mueller & Meyer 1985; Jehl & Murray 1986**).



Abb. 2: Geschlechtsdimorphismus der Schnee-eule: links Männchen, rechts Weibchen

Ökologische Hypothesen betonen, dass durch den Größenunterschied die Geschlechter unterschiedliche Beute jagen und so die Konkurrenz verringern (**Reynolds 1972; Newton 1979; Temeles 1985**). Eine Schwäche dieser Hypothese ist, dass sie nicht vorhersagt, welches Geschlecht größer sein sollte. Hypothesen zu Geschlechterrollen legen nahe, dass Weibchen größer wurden, um größere Eier zu legen und Männchen kleiner geworden sind, um schneller nach Nahrung zu suchen (**Selander 1972; Snyder & Wiley 1976; Schantz & Nilsson 1981; Ydenberg & Forbes 1991, Massemin et al. 2000**). Verhaltenshypothesen deuten darauf hin, dass die Weibchen größer geworden sind, um das Männchen zu dominieren und damit die Aufrechterhaltung der Paarbindung zu fördern und die Nahrungsbeschaffung durch das Männchen durch diese weibliche Dominanz zu erhöhen (**Amadon 1975; Mueller 1986**), oder weil die Weibchen um die Männchen konkurrieren (**Olsen & Olsen 1987; Olsen & Cockburn 1993**), oder weil die Männchen so ausgewählt wurden, dass sie kleiner und wendiger werden, um akrobatische Flugvorführungen durchzuführen (**Andersson & Norberg 1981; Hakkarainen et al. 1996**).

Viele frühere Studien hatten den Mangel, dass sie sich auf wenige Arten konzentrierten, die aber kaum allgemeine Aussagen erlaubten (**Mueller 1990; Jehl & Murray 1986; Mueller & Meyer 1985**). Um eine Hypothese wirksam auf ihre Allgemeingültigkeit zu prüfen, sind sowohl ein großer Datensatz als auch die Messung vieler Variablen in mindestens zwei Gruppen erforderlich, was eine Studie aus dem Jahr 2005 entsprechend untersuchte (**Krüger 2005**).

Die Daten zeigen, dass die Eigröße keine statistische Signifikanz für die Größenunterschiede bei Männchen und Weibchen zeigt. Genauso wenig unterstützen die Daten die Hypothese, dass die Weibchen um Männchen konkurrieren, alleine schon, weil die Männchen oft auffälliger gefärbt sind (**Barraclough et al. 1995; Parker & Partridge 1998**).

Die Daten scheinen aber die Hypothese der Konkurrenz zwischen den Geschlechtern um Nahrung zu stützen (**Reynolds 1972, Newton 1979, Sigurjonsdottir 1981, Ydenberg & Forbes 1991; Tornberg et al. 1999**). Diese Ergebnisse stimmen auch mit früheren Studien bei Turmfalken (*Falco tinnunculus*), Raufußkäuzen (*Aegolius funereus*) und Habichten (*Accipiter gentilis*) überein (**Hakkarainen & Korpimäki 1995; Tornberg et al. 1999; Massemin et al. 2000**). Konkret bei Eulen spielt ihr Jagdverhalten für die Größendifferenz der Geschlechter mit größeren Weibchen eine Rolle (**Newton 1979; Ferguson-Lees & Christie 2001, Norberg 1987**).

Während bei Eulen es allgemein zu einer Spezialisierung zu größeren Beutetieren kam, wodurch die Weibchen größer wurden als ihre Vorfahren, war bei den Habichtartigen zu beobachten, dass sie sich auf kleine Beutetiere spezialisierten, wodurch im Verlauf der Evolutionsgeschichte die Männchen immer kleiner wurden, während die Weibchen sich in ihrer Größe nicht änderten.

Eine Studie aus dem Jahr 1999 zeigte, dass in einer Population von Habichten innerhalb von 40 Jahren die Körpergröße der männlichen Habichte deutlich abnahm,

als Reaktion auf eine Änderung der Ernährung hin zu beweglicheren, kleineren Beutetieren (**Tornberg et al. 1999**).

Die Bedeutung der Fähigkeit des Männchens zur Nahrungssuche ist bei Habichten, Falken und Eulen besonders groß, da das Männchen die Nahrung für das brütende Weibchen bereitstellt und bei den meisten Arten auch der einzige Jäger während der ersten Hälfte der Kükenaufzucht ist (**Del Hoyo et al. 1994, König et al. 1999**), so dass seine Fähigkeit zur Nahrungssuche den Fortpflanzungserfolg und die Fitness beider Geschlechter stark beeinflusst.

Die kleinste Eule - mit einem Gewicht von nur 31 g und einer Größe von etwa 13,5 cm - ist der Elfenkauz (*Micrathene whitneyi*). Die größten Eulen sind der Uhu (*Bubo bubo*) und der Riesenfischuhu (*Ketupa blakistoni*). Die größten Weibchen dieser Arten sind 71 cm lang, haben eine Flügelspannweite von 190 cm und wiegen über 4 kg.

Die meisten Eulen sind nachtaktiv. Sie jagen in der Nacht und schlafen am Tag. Ausnahmen sind beispielsweise die tagaktive Schnee-Eule, die Sperbereule, die Sumpfohreule oder der oft auch am Tag aktive Sperlingskauz. Waldlebende Arten praktizieren eine Ansitzjagd, bei der sie von einer Warte (Ausschauplatz) aus auf Beute lauern. Eulen, die offenere Landschaften bewohnen, jagen durch Pirschflüge, bei der sie aus dem Flug heraus ihre Beute erspähen oder hören. Beim Beutefang im Flug kommt es zu einem Abbremsen des Fluges unmittelbar vor dem Zusammentreffen mit der Beute, wobei die Beine nach vorne gestreckt und die Zehen weit gespreizt werden, und ein rascher Tötungsbiss, während gleichzeitig die Beute mit den kräftigen Fängen „gewalkt“ wird und die Flügel in der sogenannten „Fangstellung“ weit über die Beute gespreizt werden.

Schleiereulen (Tytonidae)

Schleiereulen kommen in zwei Gattungen und bis zu 30 Arten fast weltweit vor. Schleiereulen sind durch ihre auffälligen herzförmigen Gesichtsschleier gekennzeichnet. Zu den auffälligsten Kennzeichen gehört jedoch, dass die nach hinten gerichtete innere Zehe in der Länge der Mittelzehe entspricht (**Del Hoyo et al. 1999, König et al. 1999, Winkler et al. 2020a**, Abb. 3).

Die bekannteste Gattung sind die der Schleiereulen (*Tyto*). Wie viele Arten es hier gibt, ist aber Gegenstand der Debatte. Die bekannteste Art ist die eigentliche Schleiereule (*T. alba*), die eine fast weltweite Verbreitung hat. Jedoch dürfte es sich hierbei um einen Artenkomplex handeln, da die amerikanische und australische Unterart mittlerweile als eigenständige Art gilt. Gleichzeitig haben viele Unterarten, die auf Inseln vorkommen – insbesondere im indonesischen Bereich, aber auch in der Karibik, Sao Tome und Kap Verde einen eigenen Artstatus. Neben dem Schleiereulen-Komplex gehören u. a. die afrikanische Graseule und die östliche Graseule, die in Australien lebt, in diese Gattung. Die zweite Gattung stellen die Maskeneulen (*Phodilus*) dar, die 3 Arten haben. Zwei Arten leben im tropischen Asien, und über die dritte, die Kongo-

Maskeneule (*P. prigoginei*), die nur in der Nähe des Tanganjikasees vorkommt, ist fast nichts bekannt.

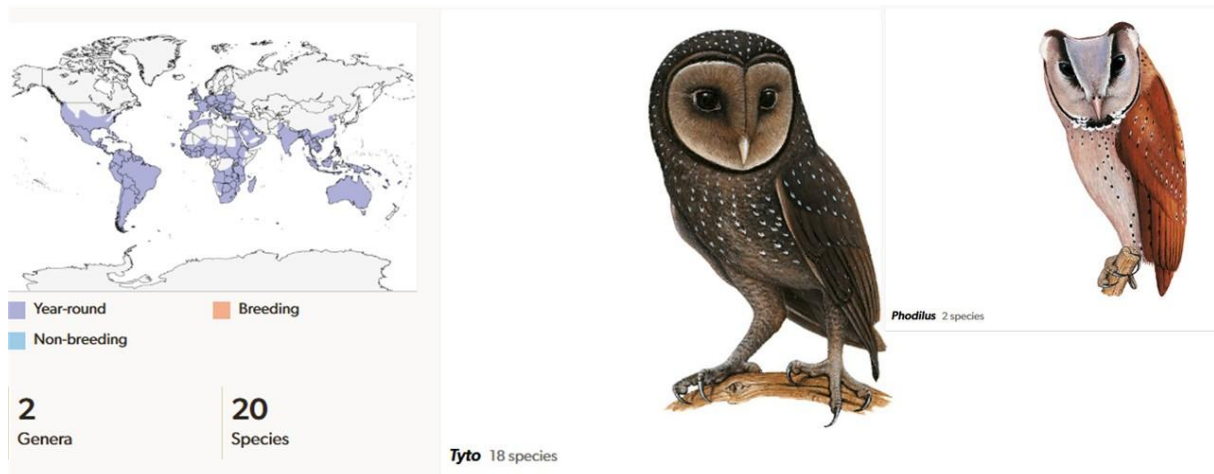


Abb. 3: Schleiereulen

Eigentlichen Eulen (Strigidae)

Die eigentlichen Eulen sind eine artenreiche Gruppe – mit über 230 Arten in 23 Gattungen. Sie sind fast weltweit verbreitet, viele Arten sind Inselendemiten. Die Eigentlichen Eulen werden in drei Unterfamilien eingeteilt: Ieraglaucinae, Surniinae und Striginae (Del Hoyo et al. 1999, König et al. 1999, Winkler et al. 2020b).

Ieraglaucinae

In die Unterfamilie Ieraglaucinae gehören zwei Gattungen. Der Rundflügelkauz (*Uroglaux dimorpha*) aus Papua-Neuguinea und die 37-41 Arten der Buschkäuze (*Ninox*). Sie kommen alle in den Tropen Asiens, Neuguineas und Australiens vor; besonders artenreich sind sie in Indonesien und auf den Philippinen, wo auf mehreren Inseln endemische Arten vorkommen (Abb. 4).

Ieraglaucinae



Rundflügelkauz (*Uroglaux dimorpha*)



Boobookkauz (*Ninox boobook*)



Abb. 4: Ieraglaucinae

Surniinae

In die Surniinae gehören acht Gattungen mit knapp 50 Arten (Abb. 5). Hierzu gehören die Steinkäuze (*Athene*), die 9 Arten haben, wobei vier Arten auf den Salomonen-Inseln vorkommen, eine auf Madagaskar. In diese Gattung zählt auch der Kaninchenkauz (*A. cunicularia*), der als Bodenbewohner in den Grassteppen Nord- und Südamerikas vorkommt und in Bodenhöhlen lebt, die entweder von Säugetieren stammen oder selbst gegraben werden. In Eurasien, inklusive Deutschland, kommt der Steinkauz (*A. noctua*) vor.

Die Gattung *Aegolius* hat vier Arten, die in Eurasien, Nord- und Südamerika vorkommen, in Mitteleuropa kommt der Raufußkauz (*A. funereus*) vor. Eine fünfte Art aus den Bermuda-Inseln starb im 17. Jahrhundert aus.

Drei Gattungen haben nur eine Art: der Elfenkauz (*Micrathene whitneyi*) aus den USA und Mexiko, die Sperbereule (*Surnia ulula*), die in den Nadelwäldern Eurasiens und Nordamerikas beheimatet ist und der Perukauz (*Xenoglaux loweryi*), eine der weltweit kleinsten Eulenarten, der nur in einem kleinen, sehr unwegsamen Bergregenwald im Nordwesten Perus, am Ostabhang der Anden in Höhen zwischen 1900 und 2200 Metern lebt.

Die Gattung der Wachtelkäuze (*Taenioptynx*) kommt mit zwei Arten in den Tropen Asiens vor. Die artenreichste Gattung dieser Unterfamilie sind die Sperlingskäuze (*Glaucidium*) mit über 30 Arten, die weltweit verbreitet sind. In Mitteleuropa lebt nur der namensgebende Sperlingskauz (*G. passerinum*). Viele Arten kommen in den Tropen Südamerikas, Afrikas und Asiens vor. Einige Vertreter mit einem beschränkten Verbreitungsgebiet sind z. B. der Kastanienmantel-Zwergkauz (*G. castanotum*) aus Sri

Lanka, der Albert-Sperlingskauz (*G. albertinum*) aus den Bergwäldern in Zentralafrika, der Bolivienzwergkauz (*G. bolivianum*) und Parkerzwergkauz (*G. parkeri*) aus den Osthängen der Anden, der Trillerzwergkauz (*G. castanopterum*) aus Java und Bali und der Sanchezzwergkauz (*G. sanchezi*), der auf ein kleines Gebiet im Nordosten Mexikos beschränkt ist. In diese Unterfamilie zählt auch die Gattung der Kubaeule (*Margarobyas lawrencii*) mit einer Art.

Surniinae

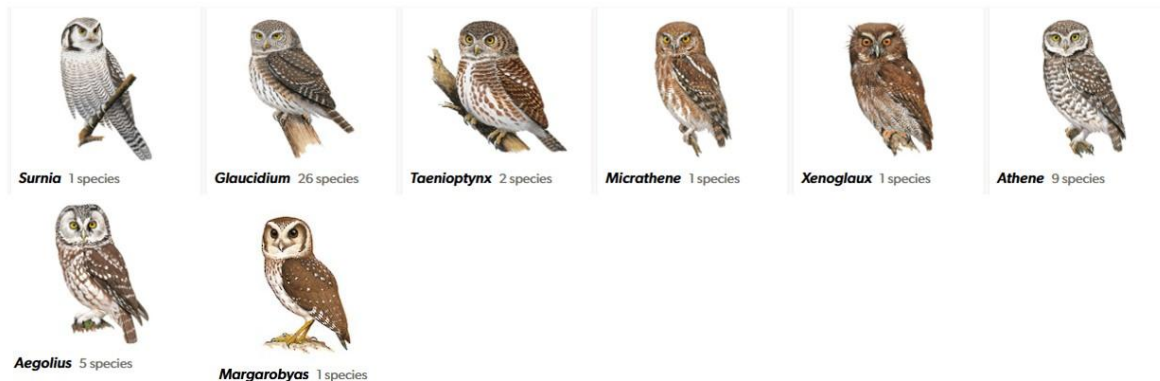


Abb. 5: Surniinae

Striginae

Die Unterfamilie Striginae hat 13 Gattungen mit etwa 150 Arten (Abb. 6). Einige kleinere Gattungen sind die Gattung Weißgesichtseulen (*Ptilopsis*) mit zwei Arten, die Fischeulen (*Scotopelia*) mit drei Arten und die Mähneneulen (*Jubula*) mit einer Art, die im tropischen Afrika vorkommen.

Die Puerto-Rico-Eule (*Gymnasio nudipes*) lebt in Puerto Rico, die Ponderosaeule (*Psilosops flammeolus*) in Nordamerika, der Haubenkauz (*Lophotrix cristata*) und die Brillenkäuze (*Pulsatrix*) mit drei Arten in Mittel- und Südamerika.

Die Gattung der Ohreulen (*Asio*) hat neun Arten. Die bekannteste ist die Waldohreule (*A. otus*), die in Eurasien und Nordamerika vorkommt. Weiterhin gehören in diese Gattung u. a. die Afrika-Waldohreule (*A. abyssinicus*) und Kap-Ohreule (*A. capensis*) aus Afrika und die Schreieule (*A. clamator*) aus Südamerika.

Die Gattung *Bubo*, die Uhus, haben 10 Arten, bei dem der eigentliche Uhu (*B. bubo*) aus Eurasien die bekannteste Art ist. In Afrika kommen der Kap-Uhu, Grau-Uhu und Fleckenuhu (*B. capensis*, *B. cinerascens*, *B. africanus*), sowie der Usamabara-Uhu (*B. vosseleri*) vor, letzterer nur in den Usambara-Bergen Tansanias. Virigina-Uhus (*B. virginianus*) leben in Nord- und Südamerika, der Bengalen-Uhu (*B. bengalensis*) in Indien und der Wüsten-Uhu (*B. ascalaphus*) in der Sahara und im Nahen Osten. Molekularbiologische Untersuchungen zeigten zudem, dass die Schneeeule (*B. scandiacus*), die früher in eine eigene Gattung gestellt wurde, ebenfalls in die Gattung der Uhus gehört. Die äußeren Unterschiede zu den Uhus, etwa die weiße

Gefiederfarbe und die dicht befiederten Füße und Zehen, können als Anpassung an den arktischen Lebensraum erklärt werden.

Verwandt mit den Uhus und den afrikanischen Fischeulen sind die Fisch-Uhus (*Ketupa*), die mit 4 Arten in Afrika und 8 Arten in Asien leben. Sie sind, wie ihr Name schon sagt, an das Fangen von Fischen spezialisiert. Das Gefieder ist weniger weich ausgebildet, da der geräuschlose Flug beim Fischfang keine Rolle spielt. Auch der Gesichtsschleier ist weniger stark ausgebildet, da eine Kanalisierung der Geräusche für die optische Orientierung keine größere Rolle spielt.

Die Gattung *Strix*, die Käuze, sind mit über 20 Arten fast weltweit verbreitet mit Ausnahme der Polargebiete, Australiens, Madagaskars und der südpazifischen Inseln. Der Waldkauz (*S. aluco*) und Habichtskauz (*S. uralensis*) kommen in Mitteleuropa vor, in Nordeuropa lebt die größte Art, der Bartkauz (*S. nebulosa*). Vögel dieser Gattung sind meist massig wirkende, mittelgroße bis sehr große Eulen mit auffallend großem, rundem Kopf und deutlich ausgeprägtem Gesichtsschleier. Federohren sind bei keiner Art ausgebildet. Einige Arten, wie der Malaienkauz (*S. leptogrammica*) oder der Bartelskauz (*S. bartelsi*), sind auffallend rötlichorangebraun gefärbt. Ein Schwerpunkt der Artenvielfalt liegt im tropischen Asien sowie in Mittel- und Südamerika. Viele Arten sind weitverbreitet, es gibt nur wenige Insel-Endemiten wie der Niaskauz (*S. niasensis*) und der Bartelskauz (*S. bartelsi*), die auf einige kleine Inseln Indonesiens beschränkt sind. Endemisch in den Bergwäldern von Sichuan kommt der große, dunkle Sichuankauz (*S. davidi*) vor. Auch der Gilbkauz (*S. fulvescens*) ist nur aus einem kleinen Gebiet Mittelamerikas bekannt.

Die Gattung der Kreischeulen (*Megascops*) mit über 25-30 Arten kommen ausschließlich in Nord- und Südamerika vor. Sie wurden früher in die Gattung *Otus*, den Zwergohreulen, gestellt. Molekularbiologische Untersuchungen bestätigten jedoch eine Stellung dieser Neuwelt-Arten als eigenständige Gattung.

Die Zwergohreulen, Gattung *Otus*, haben aber auch nach Abtrennung der Kreischeulen knapp 60 Arten und sind somit die artenreichste Eulengattung. Sie sind auf Europa, Asien, Afrika und Australien beschränkt. Die größte Artenvielfalt besteht in der indomalaiischen Region, wo sich sehr viele Inselarten herausgebildet haben; über 30 Arten kommen dort vor – viele mit einem sehr beschränkten Verbreitungsgebiet. Im Afrikanischen Raum kommen gut ein Dutzend Arten vor, wobei auch hier viele Inselendemiten anzutreffen sind, so auf Annobon, Sao Tome, Pemba, Socotra, Madagaskar, Mayotte und auf den Inseln der Seychellen und Komoren. Im südlichen Mitteleuropa lebt nur die namensgebende Zwergohreule (*O. scops*). Weitere weit verbreitete Arten sind Orient-Zwergohreule (*O. sunia*), Streifen-Zwergohreule (*O. brucei*), Halsband-Zwergohreule (*O. lettia*), Indien-Zwergohreule (*O. bakkamoena*) und Afrika-Zwergohreule (*O. senegalensis*). Diese recht kleinen 50g - 300g schweren Vögel sind unscheinbar gefärbt und die Federohren stehen weit auseinander. Soweit bekannt sind Zwergohreulen überwiegend Höhlenbrüter; sie nutzen Natur- oder Spechthöhlen als Nistgelegenheit. Einige Arten sind bereits ausgestorben, so drei Arten, die auf Mauritius, Reunion und Rodriguez lebten.

Striginae

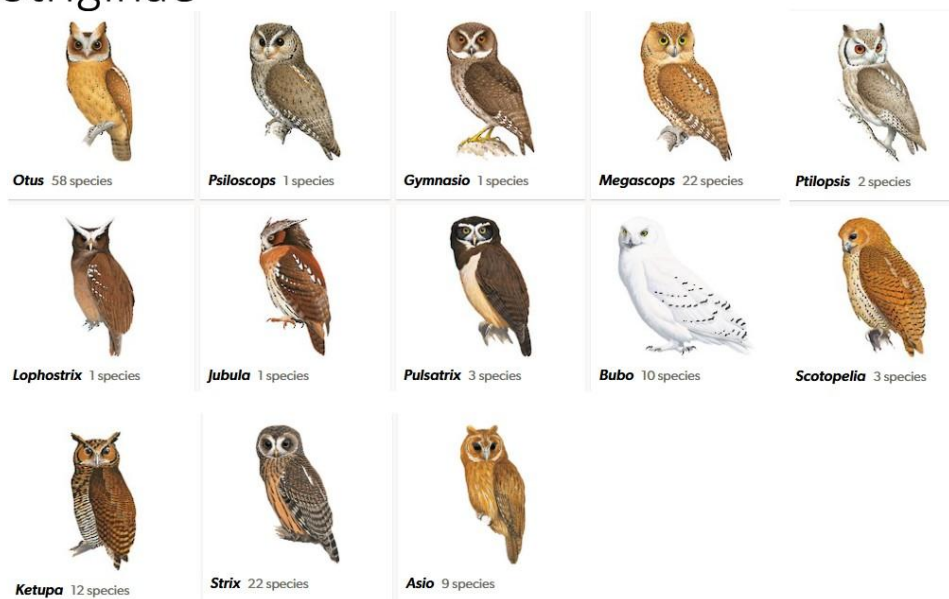


Abb. 6: Striginae

Der Fossilbericht der Eulen

Die frühesten nachgewiesenen Eulen stammen aus dem Paläozän und dem Eozän. Die älteste bekannte Art ist dabei *Ogygopteryx wetmorei* aus dem Paläozän, welcher in Colorado, USA, gefunden wurde. Diese Art ist ein früher Stammgruppenvertreter der Eulen und gehört in eine eigene Familie (Ogygoptyngidae; **Rich & Bohaska 1981**). Eine andere frühe Stammform aus dem Paläozän ist *Berruornis* aus Frankreich (**Mourer-Chauviré 1994; Mayr 2009, 2016**). Eine andere, besser dokumentierte, Stammgruppenlinie ist die Familie Protostrigidae aus dem Eozän und Oligozän Nordamerikas, Europas und Asiens. Drei Gattungen sind beschrieben worden: *Eostrix*, *Minerva* und *Oligostrix* (**Mayr 2009; Kurochkin & Dyke 2011; Mourer-Chauviré 1983**).

Die meisten Exemplare sind fragmentarisch überliefert, meist findet sich die Hinterbeine. Diese erlauben aber zum einen eine taxonomische Einordnung in die Eulenverwandtschaft, zugleich zeigen sie aber Merkmale die von den modernen Eulen abweichen. Weitere Stammgruppen-Vertreter der Eulenverwandtschaft sind *Ypresiglaux* aus dem Eozän Englands und Virginias, *Palaeoglaux* aus dem Eozän der Grube Messel und *Primoptynx* aus dem Eozän Nordamerikas. *Primoptynx* und *Ypresiglaux* erlauben einige Einblicke in die frühe Evolution der Eulen. *Primoptynx* war eine relativ große Art, etwa so groß wie eine Schneeeule. Während moderne Eulen etwa gleichgroße Klauen an ihren Zehen hatten, hatte *Primoptynx* unterschiedlich große Krallen. Diese Proportionen sind ansonsten von tagaktiven Greifvögeln, wie Adlern und Habichten, bekannt und töten ihre Beute mit diesen Krallen. Man geht davon aus, dass auch diese fossilen Eulen ihre Füße zum Töten ihrer Beute nutzten. Heutige Eulen hingegen nutzen ihren Schnabel zum Töten von Beutetieren - die

Lebensweise von *Primoptynx* scheint sich also deutlich von der ihrer modernen Verwandten zu unterscheiden und ähnelt den Greifvögeln (**Mayr 2009, 2016, Mayr et al. 2020**).

Ypresiglaux hatte hingegen die Größe eines Sperlingskauzes, der etwa 50 g wiegt. Er hat zwar eine charakteristische Morphologie moderner Eulen, weist aber am Schädel und Halswirbel einige ursprüngliche Merkmale auf. So waren die Augen nicht so stark vergrößert und sind nicht so weit nach vorne gerichtet wie bei modernen Eulen. Die Halswirbel dokumentieren, dass *Ypresiglaux* seinen Kopf nicht so weit drehen konnte und auch die Ohren unterscheiden sich von jenen moderner Eulen. Daher dokumentiert das Fossil eine mosaikartige Entwicklung des Körperbaus der Eulen, wobei Raubvogel-Anpassungen entwickelt worden, bevor sich Spezialisierungen des visuellen und akustischen Systems herausbildeten. Die Merkmalskombination deutet an, dass *Ypresiglaux* tagaktiv war. Die Nachtaktivität der Eulen könnte sich als Reaktion auf die Entstehung neuer evolutionärer Möglichkeiten entwickelt haben, die es den Eulen ermöglichten, neue ökologische Nischen zu nutzen, oder die Eulen wurden durch ökologische Konkurrenz zur Nachtaktivität gezwungen (**Mayr & Kitchener 2022**).

Die frühesten fossilen Nachweise der Schleiereulen stammen aus dem Eozän. *Necrobyas* mit vier Arten aus dem Eozän bis Oligozän, sowie *Prosybis* aus dem Oligozän bis Miozän Europas ähneln den Maskeneulen. *Miotyto* (**Mayr 2016**) aus dem Miozän Deutschlands erinnert an die modernen Schleiereulen. Die moderne Schleiereulengattung *Tyto* findet sich fossil mit mehreren Arten seit dem späten Miozän, wie *Tyto robusta* und *Tyto gigantea* aus Italien (**Ballmann 1973a,b**). Die modernen Eulen finden sich im Fossilbericht seit dem frühen Miozän von Europa, Asien und Nordamerika. Erwähnenswert sind hier *Mioglaux* und *Miosurnia* aus dem Miozän. Analysen der erhaltenen Skleraknöchelchen von *Miosurnia* zeigen, dass es einen großen äußeren Skleraknöchelchen-Ringdurchmesser mit einer großen Orbitallänge aufweist, was die Hypothese stützt, dass diese ausgestorbene Eule in ihren Gewohnheiten weitgehend tagaktiv war. Man geht davon aus, dass *Miosurnia* aus ursprünglich nachtaktiven Vorfahren abstammt und Anpassungen zu einer tagaktiven Lebensweise zeigte (**Li et al. 2022**).

Die Gattung *Oraristrix* stammt aus dem Pleistozän Kaliforniens (**Campbell & Bochenski 2010**). Von den modernen Gattungen sind die Gattung *Strix* und *Bubo* durch mehrere Arten seit dem Miozän vertreten, die Gattungen *Asio*, *Athene*, *Glaucidium* und *Surnia* seit dem Pliozän und *Pulsatrix* seit dem Pleistozän (**Mlikovsky 2002, Lo Coco et al. 2020, Weesi 1982, Pavia & Mourer-Chauvire 2002, Campbell Bochenski 2013, Janossy 1972, Pavia 2020**).

So unterschiedlich ihre Lebensweise auch sein mag, teilen Eulen und andere Afroaves eine tiefe evolutionäre Verwandtschaft. Ein bemerkenswertes Beispiel dafür sind die Nashornvögel. Diese imposanten Vögel mit ihren charakteristischen, oft spektakulär geformten Schnäbeln wirken auf den ersten Blick völlig anders als die lautlosen Jäger der Nacht. Doch auch sie gehören zur Klade der Afroaves und illustrieren eindrucksvoll

die enorme ökologische und morphologische Vielfalt dieser Vogelgruppe. Nashornvögel und ihre Verwandten werden wir in der nächsten Episode kennenlernen.

Literatur

- Amadon, D. (1975). Why are female birds of prey larger than males? *J. Raptor Res.* 9, 1–11.
- Andersson, M., Norberg, R.A. (1981). Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. *Biol. J. Linn. Soc.* 15, 105–130.
- Bachmann T.; Klän S.; Baughmgartner W.; Klaas M.; Schröder W., Wagner H. (2007). Morphometric characterisation of wing feathers of the barn owl *Tyto alba pratincola* and the pigeon *Columba livia*. *Frontiers in Zoology*. 4: 23.
- Ballmann, Peter (1973a): [Description of *Tyto robusta*]. In: Fossile Vögel aus dem Neogen der Halbinsel Gargano (Italien) [German with English abstract]. *Scripta Geologica* 17: 33–36.
- Ballmann, Peter (1973b): [Description of *Tyto gigantea*]. In: Fossile Vögel aus dem Neogen der Halbinsel Gargano (Italien) [German with English abstract]. *Scripta Geologica* 17: 37–39.
- Barracough, T.G., Harvey, P.H., Nee, S. (1995). Sexual selection and taxonomic diversity in passerine birds. *Proc. R. Soc. Lond. B* 259, 211–215.
- Cade, T.J. (1982). *The Falcons of the World*. Cornell University Press, Ithaca NY.
- Campbell, KE Jr., Bocheński ZM (2010). A new genus for the extinct Late Pleistocene owl *Strix brea* Howard (Aves: Strigiformes) from Rancho La Brea, California. *Records of the Australian Museum*. 62 (1): 123–144. doi:10.3853/j.0067-1975.62.2010.1534.
- Campbell, K.E. Jr.; Bocheński, Z.M. (2013). Two new late Pleistocene miniature owls from Rancho La Brea, California. *Acta Palaeontologica Polonica*. 58 (4): 707–721. doi:10.4202/app.2011.0125.
- Del Hoyo, J.; Elliot, A.; Sargatal, J., eds. (1999): *Handbook of the Birds of the World, volume 5, Barn-owls to Hummingbirds*, Lynx Edicions, Barcelona.
- Del Hoyo, J. (2020): *All the Birds of the World*. Lynx Nature Books
- Dyson, M. L.; Klump, G. M.; Gauger, B. (1998). Absolute hearing thresholds and critical masking ratios in the European barn owl: a comparison with other owls. *Journal of Comparative Physiology*. 182 (5): 695–702.
- Einoder, L. D., Richardson, A. M. M. (2007). Aspects of the Hindlimb Morphology of Some Australian Birds of Prey: A Comparative and Quantitative Study. *The Auk*. 124 (3): 773–788.
- Ferguson-Lees, J., Christie, D.A. (2001). *Raptors of the World*. Christopher Helm, London.
- Figuerola, J. (1999). A comparative study on the evolution of reversed size dimorphism in monogamous waders. *Biol. J. Linn Soc.* 67, 1–18
- Galeotti, P.; Rubolini, D. (2007). Head ornaments in owls: what are their functions?. *Journal of Avian Biology*. 38 (6): 731–736. doi:10.1111/j.0908-8857.2007.04143.x.
- Hajian, R., Jaworski, J. W. (2017). The steady aerodynamics of aerofoils with porosity gradients. *Proceedings of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*. 473 (2205): 20170266.

- Hakkarainen, H., Huhta, E., Lahti, K., Lundvall, P., Mappes, T., Tolonen, P., Wiehn, J. (1996). A test of male mating and hunting success in the kestrel: the advantages of smallness? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39, 375–380.
- Hakkarainen, H., Korpimäki, E. (1995). Contrasting phenotypic correlations in food provision of male Tengmalm's owls (*Aegolius funereus*) in a temporally heterogeneous environment. *Evol. Ecol.* 9, 30–37.
- Jánossy, D. (1972). Die Mittelpleistozäne Vogelfauna der Stránská Skála. *Anthropos, Studia Musei Moraviae, Brno. New Series.* 20: 35–64.
- Dénes Jánossy (1978). "Plio-Pleistocene Bird Remains from the Carpathian Basin. III. Strigiformes, Falconiformes, Caprimulgiformes, Apodiformes". *Aquila.* 84: 9–36.
- Jarvis, E. D.; et al. (2014): Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science.* 346 (6215): 1320–1331
- Jehl, J.R., Murray, B.G. (1986). The evolution of normal and reverse sexual size dimorphism in shorebirds and other birds. *Curr. Ornithol.* 3, 1–86.
- Kimball, RT et al. (2013): Identifying localized biases in large datasets: A case study using the Avian Tree of Life. *Mol Phylogenet Evol.* 69 (3): 1021–32.
- Knudsen, E. I. (1981). The Hearing of the Barn Owl. *Scientific American.*
- König, C., Weick, F., Jan-Hendrik Becking JH. (1999). *Owls: A guide to the owls of the world.* Yale Univ Press
- Krüger, O. (2005). The evolution of reversed sexual size dimorphism in hawks, falcons and owls: a comparative study. *Evolutionary Ecology.* 19 (5): 467–486.
- Kuhl, H. et al. (2021): An unbiased molecular approach using 3'UTRs resolves the avian family-level tree of life. *Molecular Biology and Evolution.* 38: 108–127.
- Kurochkin, E. N.; Dyke, G. J. (2011). The first fossil owls (Aves: Strigiformes) from the Paleogene of Asia and a review of the fossil record of Strigiformes. *Paleontological Journal.* 45 (4): 445–458.
- Li, Z.; Stidham, T.; Zheng, X.; Wang, Y.; Zhao, T.; Deng, T.; Zhou, Z. (2022). Early evolution of diurnal habits in owls (Aves, Strigiformes) documented by a new and exquisitely preserved Miocene owl fossil from China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* 119 (15): e2119217119.
- Lindfors, P., Székely, T., Reynolds, J.D. (2003). Directional change in sexual size dimorphism in shorebirds, gulls and alcids. *J. Evol. Biol.* 16, 930–938.
- Lo Coco, G.E., Agnolín, F.L., Román Carrión, J.L. (2020): Late Pleistocene owls (Aves, Strigiformes) from Ecuador, with the description of a new species. *J Ornithol* 161: 713–721
- Lundberg, A. (1986). Adaptive advantages of reversed sexual size dimorphism in European owls. *Ornis Scandinavica.* 17 (2): 133–140. doi:10.2307/3676862. JSTOR 3676862.
- Marti, C. D. (1974). Feeding Ecology of Four Sympatric Owls. *The Condor.* 76 (1): 45–61.
- Martin G.R. (1982). An owl's eye: schematic optics and visual performance in *Strix aluco* L. *J Comp Physiol.* 145 (3): 341–349. doi:10.1007/BF00619338.
- Massemin, S., Korpimäki, E., Wiehn, J. (2000). Reversed sexual size dimorphism in raptors: evaluation of the hypotheses in kestrels breeding in a temporally changing environment. *Oecologia* 124, 26–32.

Mayr, G. (2009). *Paleogene Fossil Birds*. Heidelberg: Springer

Mayr, G. (2016): *Avian Evolution: The Fossil Record of Birds and its Paleobiological Significance*. TOPA Topics in Paleobiology.

Mayr, G., Gingerich, P. D., Smith, T. (2020). Skeleton of a new owl from the early Eocene of North America (Aves, Strigiformes) with an accipitrid-like foot morphology. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 40(2). <https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1769116>

Mayr, G.; Kitchener, A. C. (2022). Early Eocene fossil illuminates the ancestral (diurnal) ecomorphology of owls and documents a mosaic evolution of the strigiform body plan. *Ibis*: 1–17. doi:10.1111/ibi.13125.

Mirarab S. et al. (2024): A region of suppressed recombination misleads neoavian phylogenomics. *Proc Natl Acad Sci U S A.*;121(15):e2319506121.

Mlíkovský, J. (2002): *Cenozoic Birds of the World, Part 1: Europe* Archived 2011-05-20 at the Wayback Machine. Ninox Press, Prague.

Mourer-Chauviré, C. (1983). *Minerva antiqua* (Aves, Strigiformes), an owl mistaken for an edentate mammal. *American Museum Novitates* 2773, 1–11.

Mourer-Chauviré, C. (1994). A large owl from the Palaeocene of France. *Palaeontology* 37, 339–348.

Mueller, H.C. (1986). The evolution of reversed sexual dimorphism in owls: an empirical analysis of possible selective factors. *Wilson Bull.* 98, 387–406

Mueller, H.C. (1990). The evolution of reversed sexual dimorphism in size in monogamous species of birds. *Biol. Rev.* 65, 553–585.

Mueller, H.C., Meyer, K. (1985). The evolution of reversed sexual dimorphism in size: a comparative analysis of the Falconiformes of the Western Palearctic. *Curr. Ornithol.* 2, 65–101.

Neuhaus W.; Bretting H., Schweizer B. (1973). Morphologische und funktionelle Untersuchungen über den, lautlosen Flug der Eulen (*Strix aluco*) im Vergleich zum Flug der Enten (*Anas platyrhynchos*). *Biologisches Zentralblatt.* 92: 495–512.

Newton, I. (1979). *Population Ecology of Raptors*. T. & A.D. Poyser, London.

Norberg, R.A. (1977). Occurrence and independent evolution of bilateral ear asymmetry in owls and implications on owl taxonomy. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences.* 280 (973): 375–408.

Norberg, R. (1987). Evolution, structure and ecology of northern forest owls. In: R.W. Nero (ed) *Biology and Conservation of Northern Forest Owls*. USDA, Fort Collins.

Olsen, P., Cockburn, A. (1993). Do large females lay small eggs? Sexual dimorphism and the allometry of egg and clutch volume. *Oikos* 66, 447–453.

Olsen, P., Olsen, J. (1987). Sexual size dimorphism in raptors: intrasexual competition in the larger sex for a scarce breeding resource, the smaller sex. *Emu* 87, 59–62.

Parker, G.A., Partridge, L. (1998). Sexual conflict and speciation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 353, 261–274.

Pavia, M. (2020). Palaeoenvironmental reconstruction of the Cradle of Humankind during the Plio-Pleistocene transition, inferred from the analysis of fossil birds from Member 2 of the hominin-bearing site of Kromdraai (Gauteng, South Africa). *Quaternary Science Reviews.* 248: 106532.

- Pavia, M., Mourer-Chauviré, C. (2002). An overview of the Genus *Athene* in the Pleistocene of the Mediterranean Islands, with the Description of *Athene trinacriae* n.sp. (Aves: Strigidae) Z. Zhou, F. Zhang (Eds.), Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution, Beijing Science Press: 13-27
- Prum, R. O. et al. (2015): A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*. 526 (7574): 569–573.
- Reddy, S. et al. (2017): Why Do Phylogenomic Data Sets Yield Conflicting Trees? Data Type Influences the Avian Tree of Life more than Taxon Sampling. *Systematic Biology*. 66 (5): 857–879.
- Reynolds, R.T. (1972). Sexual dimorphism in accipiter hawks: a new hypothesis. *Condor* 74, 191–197.
- Rich, P. V., Bohaska, D. J. (1981). The *Ogygopterygidae*, a New Family of Owls from the Paleocene of North America. *Alcheringa* 5: 95–102.
- Sangster, G; Braun, EL; Johansson, US; Kimball, RT.; Mayr, G; Suh, A (2022): Phylogenetic definitions for 25 higher-level clade names of birds. *Avian Research*. 13: 100027
- Schantz, T., von Nilsson, N.I. (1981) The reversed size dimorphism in birds of prey: a new hypothesis. *Oikos* 36, 129–132
- Selander, R.K. (1972). Sexual selection and dimorphism in birds. In: B. Campbell (ed) *Sexual Selection and the Descent of Man 1871–1971*. Aldine Press, Chicago, pp. 180–230
- Sigurjonsdottir, H. (1981). The evolution of sexual size dimorphism in gamebirds, waterfowl and raptors. *Orn. Scand* 12, 249–260.
- Snyder, N.F.R., Wiley, J.W. (1976). Sexual size dimorphism in hawks and owls of North America. *Ornithological Monograph* 30, American Ornithologist's Union.
- Stiller, J. et al. (2024): Complexity of avian evolution revealed by family-level genomes. *Nature* 629, 851–860. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07323-1>
- Suh, A. (2016): The phylogenomic forest of bird trees contains a hard polytomy at the root of Neoaves. *Zoologica Scripta*. 45: 50–62.
- Szekely, T., Reynolds, J.D., Figuerola, J. (2000). Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls, and alcids: the influence of sexual and natural selection. *Evolution* 54, 1404–1413.
- Temeles, E.J. (1985). Sexual size dimorphism of bird-eating hawks: the effect of prey vulnerability. *Am. Nat.* 125, 485–499
- Tornberg, R., Mönkkönen, M., Pakkala, M. (1999). Changes in diet and morphology of Finnish goshawks from 1960s to 1990s. *Oecologia* 121, 369–376.
- Webster, D. B.; Fay, R. R. (2012). *Hearing in Birds. The Evolutionary Biology of Hearing*. Springer Science & Business Media.
- Weesie, P.D.M. (1982). A Pleistocene endemic island form within the genus *Athene*: *Athene cretensis* n.sp. (Aves, Strigiformes) from Crete Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen B, 85 (3): 323-336
- Winkler, D. W., Billerman, S. M., Lovette, I. J. (2015): *Bird Families of the World: A Guide to the Spectacular Diversity of Birds*. Lynx Edicions, Barcelona.

Winkler, D. W., Billerman, S. M., Lovette, I. J. (2020a). Barn-Owls (Tytonidae), version 1.0. In *Birds of the World* (S. M. Billerman, B. K. Keeney, P. G. Rodewald, and T. S. Schulenberg, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.tytoni1.01>

Winkler, D. W., Billerman, S. M., Lovette, I. J. (2020b). Owls (Strigidae), version 1.0. In *Birds of the World* (S. M. Billerman, B. K. Keeney, P. G. Rodewald, and T. S. Schulenberg, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.strigi1.01>

Wu, S. et al. (2024): Genomes, fossils, and the concurrent rise of modern birds and flowering plants in the Late Cretaceous. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 121 (8).

Ydenberg, R.C., Forbes, L.S. (1991). The survival-reproduction selection equilibrium and reversed size dimorphism in raptors. *Oikos* 60, 115–120.