

Neuere Erkenntnisse über die zeitliche Entstehung der rezenten Vogelarten

VON PETER BALLMANN*)

Abstract

On the basis of new paleornithological publications, the problem of the temporal origin of the living species of birds is discussed. The available data suggest that most of the recent species have originated during the lower Pleistocene.

Grundlagen

MAYR (1963) schätzt, daß zur Zeit etwa 8600 Arten, bzw. über 28 000 Unterarten von Vögeln leben. Trotz dieser großen Vielfalt, mit der sie die Säugetiere z. B. bei weitem übertreffen, sind die einzelnen Arten gut erforscht und ihre Verbreitungsgebiete, meist sogar die ihrer Unterarten, weitgehend bekannt. Über die Variationen der Formen hat man — zumindest an Bälgen — einen guten Überblick.

Das führte dazu, daß der Mechanismus der Artbildung durch geographische Isolation größtenteils anhand der Vögel erarbeitet wurde (MAYR 1942) und auch in neuerer Zeit spielen sie noch eine geradezu beispielhafte Rolle.

Freilich gibt uns die Kenntnis des Vorganges noch keine genaue Vorstellung vom zeitlichen Rahmen, in dem er stattfindet. Dazu sind erdgeschichtliche Daten notwendig, die nur in seltenen Fällen zur Verfügung stehen. Einer dieser Fälle sind die arktalpinen Disjunktionen. So sind die skandinavische und die alpine Population des Alpenschneehuhns (*Lagopus mutus*) seit dem Ende der letzten Vereisung voneinander getrennt, spezifische Unterschiede haben sich jedoch noch nicht herausgebildet. Man ist also gezwungen, sich bei der Klärung der Frage nach der zeitlichen Entstehung der rezenten Vogelarten weitgehend auf Fossilmaterial zu stützen. Glücklicherweise sind unsere Kenntnisse von der plio- und pleistozänen Vogelwelt in den letzten Jahren stark erweitert worden.

Ermöglicht wurden diese Fortschritte nicht zuletzt durch grundlegende Arbeiten auf dem Gebiet der Osteologie der rezenten Vögel. Besonders wichtig sind in diesem Zusammenhang Untersuchungen, wie sie unter der Leitung von BOESSNECK (München) durchgeführt wurden. WOELFLE (1967) beschäftigte sich mit Enten, Särgern und Halbgänsen, BACHER (1967) mit Gänsen und Schwänen, ERBERSDOBLER (1968) und KRAFT (1972) mit Hühnervögeln, FICK (1974) mit Tauben. Im Mittelpunkt steht hier die Frage der Unterscheidbarkeit der Arten, um Bestimmungen von Knochenfunden zu ermöglichen. Erfasst werden Maße, hauptsächlich des postkranialen Skeletts, unter Berücksichtigung des Geschlechtsdimorphismus. Die Aussagen werden durch statistische Methoden gesichert. Diese Fragestellung ist auch

*) Dr. P. BALLMANN, Am Botanischen Garten 68, 5000 Köln 60.

weitgehend die der Paläornithologie, wenn es darum geht, ob eine fossile Form zu einer rezenten Art zu rechnen ist oder nicht. Erstere wird dann nicht mehr zu einer lebenden Art gehören, wenn sie sich von ihr in einem oder mehreren der folgenden Kriterien unterscheiden läßt.

1. Morphologische Merkmale
2. Osteometrische Daten
 - a) Inter- oder intramembrale Proportionen
 - b) Maße an Einzelskelettelementen

Zu diesen Kriterien ist zu sagen, daß unter 1. Merkmale verstanden werden, die sich mittels der Standardmaße nicht ausdrücken lassen. Sie können nur beschrieben oder graphisch wiedergegeben werden. Unterschiede in solchen Merkmalen sind zwischen einer Art und ihrem unmittelbaren Vorfahren nicht zu erwarten.

Zum Nachweis von Proportionsunterschieden sind individuenexakte Maße am Fossilmaterial erforderlich oder aber eine so große Menge an Material, daß eine statistische Aussage erfolgen kann. Am häufigsten werden deshalb osteometrische Unterschiede an Einzelementen die Kriterien darstellen, aufgrund derer über die Zugehörigkeit von Fossilien zu rezenten Arten entschieden wird. Bei reichlichem Vorhandensein von Fossil- und Vergleichsmaterial wird man statistische Methoden anwenden, die es erlauben, Mittelwerte untereinander oder Einzelwerte mit Mittelwerten zu vergleichen.

Die einfachste Form schließlich ist es, Meßwerte in Diagrammform gegenüberzustellen, wobei man versucht, Unterschiede zwischen fossiler und rezenter Form aufzuzeigen. Diese Methode ist, wenngleich anschaulich, in ihrem Aussagewert nicht immer deutlich.

Bei jedem Vergleich zwischen einer fossilen und einer rezenten Form ergibt sich die Frage, was man als repräsentativ für eine rezente Art ansieht. In der Regel wird dies ein Querschnitt durch die verschiedenen Varianten sein, um die Variation nicht zu klein anzusetzen. Für homogene Meßreihen an rezenten Bälgen gibt MAYR (1975) s°/o als meist kleiner als 3 an, wobei s°/o die Standardabweichung s ausgedrückt in o des Mittelwertes ist. Bei rezenten Arten, die geographische Variation aufweisen, wird dieser Wert beträchtlich höher liegen, zumal auch meist ein gewisser Geschlechtsdimorphismus vorhanden ist.

Kritisch wird der Fall aber, wenn die Art ein großes oder gar disruptes Areal einnimmt und Unterarten vorhanden sind, die sich größenmäßig stark unterscheiden. Als Beispiel seien statistische Kennwerte der Flügelängen einiger australischer Eulen angeführt, wobei die Originalmaße aus MEES (1964) entnommen wurden.

Art	Vorkommen	n	Flügelänge (mm)	
			\bar{x}	s
<i>Ninox rufa rufa</i>	Nordaustralien	11	365	12.8
<i>Ninox rufa humeralis</i>	Neuguinea	14	325	12.2
<i>Tyto tenebricosa tenebricosa</i>	Neusüdwales	9	305	21.6
<i>Tyto tenebricosa multipunctata</i>	Nordaustralien	7	252	11.3

Die Bildung von Mittelwerten aus den Flügelängen der hier angeführten Unterarten von *Ninox rufa* bzw. *Tyto tenebricosa* erscheint wenig sinnvoll, da die Größenunterschiede zu groß sind.

In einem ähnlich gelagerten Fall entschied sich MOURER-CHAUVIRÉ (1975a) dafür, die kleinwüchsige Unterart *Bubo bubo ascalaphus*, die in Nordafrika und

Vorderasien heimisch ist, nicht mit in ihre Meßwerte der Art *Bubo bubo* einzureihen. Zu Recht, wie ich glaube.

Nach einer Überlegung von BRODKORB (1960) könnte man als Entstehungszeitpunkt der rezenten Arten, gemittelt gesehen den Zeitpunkt werten, an dem 50% der heute lebenden Arten bereits vorkamen. In einer fossilen Avifauna aus dieser Zeit, müßte demnach die Hälfte der vorgefundenen Formen, rezenten Arten entsprechen.

Ob das Vorkommen fossiler Unterarten einer rezenten Art als Hinweis auf den Zeitpunkt der Entstehung der Art gewertet werden darf, ist fraglich. Zwar sind in der letzten Zeit fossile Unterarten rezenter Arten in zunehmendem Maße aus dem Pleistozän beschrieben worden. Welcher Wert allerdings diesen Taxa zukommt, ist m. E. noch unsicher. Rein methodisch dürften solche Formen ja nicht mit einem Querschnitt durch die gesamte rezente Art verglichen werden, sondern mit der Nominatunterart und ebenso, gesondert, mit allen anderen Unterarten, um auf diesem Niveau eine Verschiedenheit nachzuweisen. Dies würde — wenn man das Problem der Beschaffung des rezenten Vergleichsmaterials wirklich lösen könnte — dazu führen, daß man sehr häufig eine fossile Population als gesonderte Unterart ansprechen müßte, was aber nicht immer konsequent durchgeführt wird.

Beispiel seien die Schneehühner bei MOURER-CHAUVIRÉ (1975a):

Art	La Fage	La Colombière	Gigny	Rezent	Maße am Tmt	
	38,1	37,9	39,7	38,7	L	(mm)
<i>Lagopus lagopus</i>	3,7	3,6	3,6	3,4	m. B.	(mm)
	33,6	31,4	33,7	33,1	L	(mm)
<i>Lagopus mutus</i>	3,2	3,2	3,4	3,0	m. B.	(mm)

Hier sind lediglich die Mittelwerte aufgeführt, wobei die erste Dezimale gerundet wurde. L ist die Länge, m. B. die Breite in der Mitte des Tarsometatarsus. Von den Fundorten ist La Fage Riss, die beiden anderen Würm. Der von MOURER-CHAUVIRÉ unter Berücksichtigung der hier nicht angeführten Individuenanzahl und der Standardabweichung durchgeführte t-Test zeigt folgendes: innerhalb der beiden Arten unterscheiden sich die einzelnen Gruppen großenteils signifikant. Für die beiden Fundorte aus dem Würm, La Colombière und Gigny, unterscheiden sich beide Arten jeweils in beiden Maßen signifikant vom rezenten Vergleichsmaterial, bei einer Sicherheit von 99%. Die Schneehühner des Fundortes La Fage unterscheiden sich beide nur in der Breite des Tmt signifikant mit 99% Sicherheit, von den entsprechenden rezenten Formen. Dennoch werden sie, im Gegensatz zu den Formen aus der Würmeiszeit, als gesonderte fossile Unterarten betrachtet.

Paläornithologische Daten

Aus dem Oberpliozän Nordamerikas sind zwei wichtige Faunen bekannt, die größere Mengen an fossilen Vögeln geliefert haben. Es handelt sich um die Faunen von Rexroad (Idaho) und die von Hagerman (Kansas). FEDUCCIA (1975) gibt einen Überblick über die bisher aus diesen Fundorten bekannt gewordenen Vögel. Er weist darauf hin, daß früher eine Reihe rezenter Arten darunter waren, die aber weitgehend inzwischen überarbeitet wurden. Dabei zeigte es sich, daß die rezenten Arten in ausgestorbene unbestimmt werden mußten, wie z. B. die Taube *Zenaidura macroura*, für die BRODKORB (1969) die Art *Zenaidura prior* aufstellte. Heute kennt

man aus beiden Faunen zusammen rd. 35 ausgestorbene Arten, neben einer Reihe von Formen, die bis zur Gattung bestimmt werden konnten. Die wenigen rezenten Arten, die in den Faunenlisten noch geblieben sind, werden von FEDUCCIA (1975) als fragwürdig angesehen. Er schließt sich damit der von BRODKORB (1966) und MURRAY (1967) geäußerten Ansicht an, daß die zeitliche Entstehung der rezenten Arten nicht im Pliozän lag.

Aus dem östlichen Mitteleuropa sind in den letzten Jahren von JÁNOSSY (1974a, 1976) Vogelfaunen neubeschrieben oder überarbeitet worden, von denen einige zum Obersten Pliozän (Csarnota 2, Weže), andere zum Altpleistozän gerechnet werden (Rębielice, Osztramos 7). Besonders reichlich sind Hühnervögel (Galliformes) in den Fundorten vertreten, davon sind die Rauhußhühner (Tetraonidae) bereits eingehend bearbeitet und auch im Hinblick auf Evolution gedeutet worden (JÁNOSSY 1976).

Aus einem der oben genannten Fundorte (Rębielice) ist eine rezente Art genannt worden, u. zw. *Lagopus lagopus* mit einer fossilen Unterart *atavus* JAN. 1974. Die Maßangaben lassen Bedenken aufkommen, da ein proximaler Humerus einem männlichen *Lagopus lagopus* entspricht, während ein distaler Humerus den kleinsten weiblichen *Lagopus mutus* bei KRAFT (1972) gleichkommt. Diese Merkwürdigkeit weist *Lagopus lagopus atavus* allerdings nicht als gemeinsamen Vorfahren der beiden heutigen Schneehühner aus, wie JÁNOSSY (1976: Fig. 6) andeutet.

Aus Weže und Osztramos 7 ist ein Vertreter der Gattung *Tetrao* beschrieben worden. Diese Form, *Tetrao conjugens* JAN. 1974, soll morphologische Merkmale, sowohl von *Tetrao urogallus* als auch von *Lyrurus tetrrix* aufweisen, wie JÁNOSSY (1976: 15, 16) am Humerus darlegt. Dieser Humerus aus Osztramos 7 gehört aber, wie aus Maßangaben, Beschreibung und Abbildung hervorgeht, sicher nicht zu den Tetraoniden, sondern wahrscheinlich zu den Phasianiden.

Art		Meßwerte am Humerus in mm			
		n	prox. Breite	dist. Breite	Q = dB/pB
<i>Tetrao urogallus</i>	♂	11	33,6	24,3	0,72
	♀	10	25,5	18,9	0,74
<i>Lyrurus tetrrix</i>	♂	7	22,0	16,0	0,73
	♀	13	18,2	13,6	0,75
<i>Dendragapus obscurus</i>		1	20,0	14,5	0,72
<i>Centrocercus urophasianus</i>		1	23,5	17,0	0,72
<i>Canachites canadensis</i>		1	15,0	10,0	0,67
<i>Tympanuchus cupido</i>		1	21,0	14,2	0,68
<i>Lagopus lagopus</i>	♂	17	16,1	11,8	0,73
	♀	17	15,4	11,4	0,74
<i>Lagopus mutus</i>	♂	11	14,9	11,1	0,74
	♀	17	15,0	11,1	0,74
<i>Tetrastes bonasia</i>	♂	13	13,4	10,0	0,75
	♀	9	13,3	9,9	0,74
<i>Bonasa umbellus</i>		1	16,0	12,0	0,75
„ <i>Tetrao</i> “ <i>conjugens</i>		1	24,5	20,5	0,84

Die Maßangaben der mit mehreren Individuen vertretenen Arten stammen von ERBERSDOBLER (1968) bzw. KRAFT (1972) und sind Mittelwerte, die übrigen stammen von JÁNOSSY 1974a, 1976) und sind Einzelangaben. Der distale Humerus

der morphologisch stark geschlossenen Tetraonidae ist, wie aus der Aufstellung hervorgeht, wesentlich schlanker als bei der fossilen Art „*Tetrao conjugens*“.

Der ebenfalls aus dem östlichen Mitteleuropa bekannt gewordene *Francolinus capeki* war bereits von LAMBRECHT (1933) beschrieben worden. Inzwischen haben bessere Funde das Bild dieses Hühnervogels vervollständigt (JÁNOSSY 1974a) und auch der Tmt ist jetzt bekannt. Da dieser keine Ansätze von Sporen erkennen läßt, wäre hier die Frage zu prüfen, ob es sich nicht eher um ein Relikt aus der Verwandtschaft von *Palaeocryptonyx* handelt.

Aus den Untersuchungen von JÁNOSSY geht somit hervor, daß an der Pliopleistozängrenze die Galliformes in Europa mit heute hier ausgestorbenen Gattungen vertreten waren, neben denen vielleicht bereits Vertreter rezenter Gattungen von Rauhfußhühnern vorkamen. Im jüngeren Altpleistozän treten letztere stärker in den Vordergrund, mit Arten wie *Tetrao praeurogallus* JÁN. 1969 oder *Lyrurus partium* KRETZOI 1962.

Für den Fundort Les Valerots (Frankreich) nennt MOURER-CHAUVIRÉ (1975a) bereits aus der Günzkaltzeit die rezente Art *Lagopus lagopus*. Noch älter ist ein von JUNGE (1953) aus Tegelen beschriebener Seeadler, den er zur Art *Haliaeetus albicilla* stellt.

Wesentlich besser sind unsere Kenntnisse von der Vogelwelt aus dem Mittelpleistozän und der Risseiszeit. Besonders in Europa sind in den letzten Jahren umfangreiche Faunen aus diesem Zeitraum bearbeitet worden, in denen die rezenten Arten bereits stark in den Vordergrund treten. Aus der Mindeleiszeit wurde von MOURER-CHAUVIRÉ (1975b) ein individuenechtes Skelett eines Adlerbussards, mit einer Reihe gut erhaltener Einzelknochen beschrieben. Diese Form wird als fossile Unterart *Buteo rufinus jansoni* genannt und zeigt gegenüber den verglichenen rezenten Exemplaren der Art *Buteo rufinus*, nur geringe osteometrisch faßbare Abweichungen.

Obwohl ein zahlenmäßiger Vergleich schon aufgrund der schwierigen stratigraphischen Vergleichbarkeit problematisch ist, sei doch versucht einige quantitative Angaben zu machen.

Fundort	Hundsheim	La Fage	Arredondo
Bearbeiter	JÁNOSSY (1974b)	MOURER- CHAUVIRÉ (1975c)	BRODKORB (1959)
Alter	Mittelpleistozän	Risskaltzeit	Illinoian
Artenzahl	32	105	43
ausgestorbene Arten	4	4	7 ¹⁾
davon zu ausgestorbenen Gattungen gehörig	—	—	2
Passeriformes (außer Corvidae)	13	30	11
davon ausgestorben	—	—	2
zu ausgest. Gattung gehörig	—	—	1

¹⁾ Von BRODKORB (1959) waren ursprünglich 8 ausgestorbene Arten genannt worden. Nach der Revision von STORER (1976) sind es noch 7.

Es fällt auf, daß die nicht-corviden Passeriformes einen sehr geringen Anteil an fossilen Arten aufweisen. Dabei ist dies aber gerade die systematische Gruppe, die aufgrund ihrer hohen Entwicklungsstufe und ihrer großen rezenten Artenzahl, ein jüngeres Alter ihrer Arten erwarten ließe. Daß hier das Gegenteil der Fall ist, dürfte an der Schwierigkeit der Bestimmung liegen. Ich halte es für richtig, mich der Meinung von JÁNOSSY anzuschließen, der die Frage nach der Artzugehörigkeit von Passeriformes vielfach offen läßt.

Auf alle Fälle wird aber deutlich, daß in dem zuletzt betrachteten Zeitraum die rezenten Arten bereits stark überwiegen.

In die gleiche Richtung zielt eine Untersuchung von STORER (1976), der bei einer Revision des pleistozänen Materials von *Podilymbus* (Podicipedidae), unter Verwendung einer umfangreichen Vergleichssammlung und statistischer Methoden zu dem Schluß gelangt, daß die meisten fossilen Stücke der rezenten Art *Podilymbus podilymbus* angehören.

Ergebnisse

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß in den letzten Jahren bedeutende fossile Vogelfaunen aus dem Pleistozän, vor allem Europas, bearbeitet worden sind. Als weitere Fortschritte sind zu werten: grundlegende osteologische Arbeiten, zunehmend vollständigere rezente Vergleichssammlungen und die Verwendung statistischer Methoden.

In den Faunen aus der Riss- und der Mindelzeit überwiegen bereits die rezenten Arten. Einige von ihnen sind sogar wesentlich früher schon belegt (Günzeit, Tegelen-Warmzeit).

Auf der anderen Seite haben rezente Arten, die aus dem Oberen Pliozän Nordamerikas genannt worden waren, der Überprüfung nicht standgehalten. Auch aus dem Oberen Pliozän des östlichen Mitteleuropas sind keine rezenten Arten bekannt, sondern Endformen tertiärer Gattungen scheinen hier neben fossilen Vertretern rezenter Gattungen vorzukommen. Die Entstehung der rezenten Arten der Vögel dürfte also hauptsächlich im Altpleistozän stattgefunden haben.

Schriftenverzeichnis

- BACHER, A. (1967): Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postkranialen Skeletts in Mitteleuropa vorkommender Schwäne und Gänse. — Dissertation, München.
- BRODKORB, P. (1959): The Pleistocene avifauna of Arredondo, Florida. — Bull. Fla. State Mus., 4: 269—291.
- BRODKORB, P. (1960): How many species of birds have existed? — Bull. Fla. State Mus., 5: 41—53.
- BRODKORB, P. (1966): Did living species of birds arise in the Pliocene? — XIV. Congr. Internat. Ornith., Abstracts, 43—44.
- BRODKORB, P. (1969): An ancestral mourning dove from Rexroad fauna of the upper Pliocene of Kansas. — Quart. J. Fla. Acad. Sci., 31: 173—176.
- ERBERSDOBLER, K. (1968): Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postkranialen Skeletts in Mitteleuropa vorkommender mittelgroßer Hühnervögel. — Dissertation, München.

- FEDUCCIA, A. (1975): Professor Hibbard's fossil birds. — Univ. Michigan Mus. Paleont., Pap. Paleont., 12: 67—70.
- FICK, O. (1974): Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen europäischer Taubenarten. — Dissertation, München.
- JÁNOSSY, D. (1974a): Upper Pliocene and Lower Pleistocene Bird Remains from Poland. — Acta Zool. Cracoviensis, 19: 21, 531—564, Taf. 23, 24.
- JÁNOSSY, D. (1974b): Die mittelpleistozäne Vogelfauna von Hundsheim (Niederösterreich). — Sitz-Ber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., Abt. I, 182: 211—257.
- JÁNOSSY, D. (1976): Plio-Pleistocene Bird remains from the Carpathian Basin I. Galliformes. 1. Tetraonidae. — Aquila, 82: 13—36.
- JUNGE, G. C. A. (1953): Fossil bones of a white-tailed Eagle, *Haliaeetus albicilla* (L.) from the Tegelen clay. — Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch., Proc. Ser. B, 56 (3): 285—290.
- KRAFT, E. (1972): Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen nord- und mitteleuropäischer kleinerer Hühnervögel. — Dissertation, München.
- LAMBRECHT, K. (1933): Handbuch der Palaeornithologie. — 1024 S.; (Borntraeger) Berlin.
- MAYR, E. (1942): Systematics and the origin of species. — New York.
- MAYR, E. (1963): Animal species and evolution. — 797 S.; (Harvard Univ. Press), Cambridge (Mass.) und London.
- MAYR, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. — 370 S.; (Parey), Hamburg.
- MEES, G. F. (1964): A revision of the Australian Owls (Strigidae and Tytonidae). — Zool. Verh. Leiden, 65: 3—62, 1 Taf.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. (1975a): Les oiseaux du pléistocène moyen et supérieur de la France. — 2 Bde., Thèse, Lyon.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. (1975b): Un exemple d'évolution chez les oiseaux au quaternaire: *Buteo rufinus jansoni* nov. subsp. (Aves, Falconida, Accipitridae) du Pléistocène moyen de Saint-Estève-Janson (Bouches-du-Rhône, France). — Coll. internat. C. N. R. S., 218: 533—542, 1 Taf.; Paris.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. (1975c): Les oiseaux (Aves) du gisement pléistocène moyen des abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze). — Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon, 13: 89—112, Taf. 10—12.
- MURRAY, B. G. (1967): Grebes from the late Pliocene of North America. — Condor, 69: 277—288.
- STORER, R. W. (1976): The pleistocene pied-billed Grebes (Aves: Podicipedidae). — Smiths. Contr. Palaeobiol., 27: 147—153.
- WOELFLE, E. (1967): Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skeletts in Mitteleuropa vorkommender Enten, Halbgänse und Säger. — Dissertation, München.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Histor. Geologie](#)

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [17](#)

Autor(en)/Author(s): Ballmann Peter

Artikel/Article: [Neuere Erkenntnisse über die zeitliche Entstehung der rezenten Vogelarten 169-175](#)