

DNA-Forschung erlaubt neue Einblicke in die Systematik und Evolution der Artenkomplexe von Schleiereulen (Gattung *Tyto*) und Steinkäuzen (Gattung *Athene*)

Von Michael Wink

Taxonomie, Schleiereulen, Steinkäuze, DNA-Analysen, neue Erkenntnisse. – Taxonomy, Barn Owls, Little Owls, DNA analyses, new results.

Zusammenfassung

Aufgrund von Sequenzierung mitochondrialer DNA aus Markergenen oder aus Zellkernen sowie von Genomen konnten neue Ergebnisse in der Taxonomie innerhalb der Ordnung der Eulen (Strigiformes) gewonnen werden. Sowohl die Gattung Schleiereule (*Tyto*) als auch die Gattung Steinkäuz (*Athene*) wurde deshalb neu geordnet.

Abstract

Based on the sequencing of mitochondrial DNA from marker genes or from cell nuclei as well as from genomes, new results were obtained in the taxonomy within the order of owls (Strigiformes). As a result both the genus Barn Owl (*Tyto*) and Little Owl (*Athene*) have therefore been reorganised.

Einleitung

Die DNA-Forschung hat in den letzten 35 Jahren die Systematik und Taxonomie von Tieren und Pflanzen grundlegend modifiziert (STORCH et al. 2013; WINK 2021). Davon war auch die Vogelsystematik betroffen (KRAUS & WINK 2015; JAX et al. 2018; WINK 2019, 2021, 2025). Durch Sequenzierung der DNA von Markergenen aus Mitochondrien oder dem Zellkern sowie von Genomen durch Next-Generation-Sequencing hat sich die Großsystematik der Familien und Ordnungen aber auch die Kleinsystematik der Gattungen und Arten zum Teil erheblich verändert (HACKETT et al. 2008; JARVIS et al. 2014; PRUM et al. 2015; FJELDSÅ et al. 2020; FENG et al. 2020; STILLER et al. 2024; WINK 2021, 2025). Die Analyse der Beziehungen zwischen den Familien der Passeres (Singvögel) und Non-Passeres ist weit fortgeschritten, aber sicher noch nicht am Ende angekommen. Wie veränderte sich die Vogelsystematik in den letzten 280 Jahren?

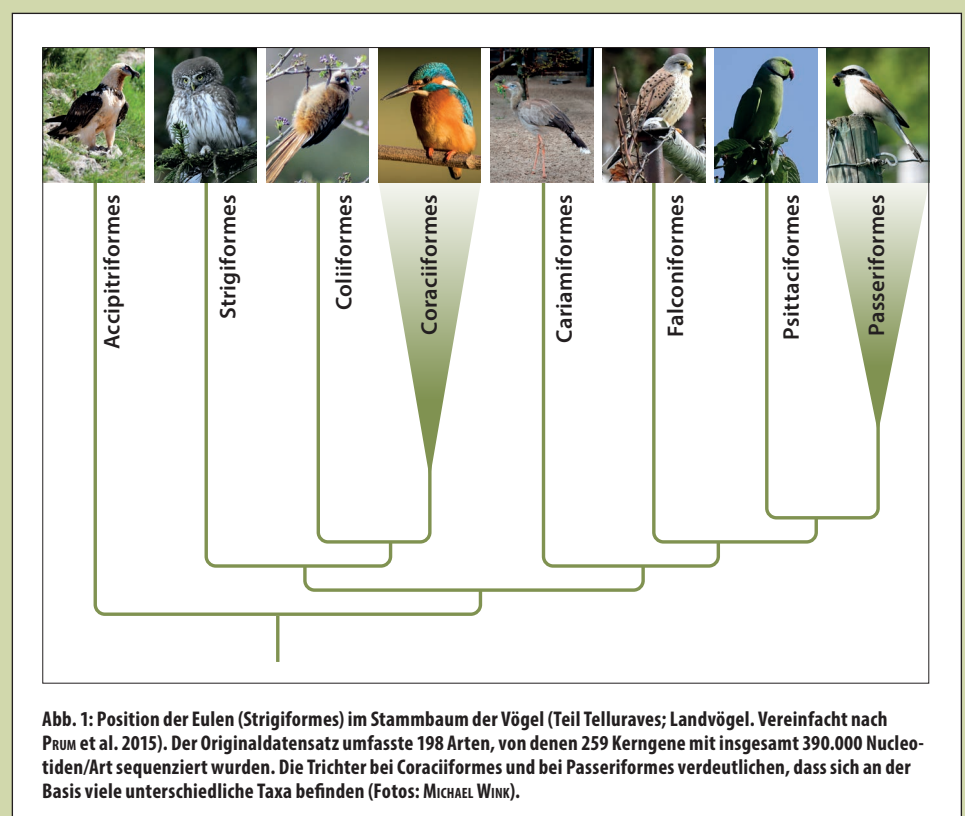
Die Grundlagen einer modernen Systematik legte der schwedische Naturforscher CARL VON LINNÉ (1707-1778). Er begründete die binäre Nomenklatur, in der jedes Tier durch einen einzigartigen Doppelnamen klassifiziert werden kann. So nannte LINNÉ den Steinkäuz *Athene noctua*, wobei *Athene* den Gattungsnamen und *noctua* den einmaligen Artnamen liefert. LINNÉ beschrieb nicht nur alle damals bekannten 14.000 Arten, sondern ordnete sie bereits in ein System von Gattungen, Familien und Ordnungen aufgrund ihrer morpho-

logischen Ähnlichkeit. Forschungsreisen-de entdeckten neue Arten in allen Regionen der Welt; daher vergrößerte sich die Anzahl der Arten ständig. Als Konsequenz musste LINNÉ mit jeder neuen Auflage der *Systema Naturæ* neue Arten hinzufügen. LINNÉ wagte die Prognose, dass die Anzahl aller Pflanzenarten auf 10.000, die der Insektenarten ebenso auf 10.000, Amphibienarten auf 300 und Fische auf

2.000 ansteigen würde. Insgesamt ging er von 26.500 Arten aus. Aktuell kennt die Taxonomie rund 400.000 Pflanzenarten, ca. 1 Million Insektenarten, 8.600 Amphibienarten, über 20.000 Fischarten (WINK 2024b).

Aufgrund von Schnabel- und Fußmerkmalen gliederte LINNÉ die Vögel in sechs Vogelordnungen (Accipitres, Picae, Anseres, Scolopaces, Gallinae und Passeres). Die Eulen stellte er zu den Accipitres, in denen er alle Greifvögel, Falken und Eulen zusammenfasste. Mit der Annahme, dass Eulen und Greifvögel verwandt sind, lag er gar nicht so falsch, wie die Genomuntersuchungen der letzten 20 Jahre zeigten (HACKETT et al. 2008; JARVIS et al. 2014; PRUM et al. 2015; FENG et al. 2020; STILLER et al. 2024). Die Linnésche Systematik wurde und wird fortgeschrieben. Über 40 weitere Klassifikationssysteme wurden seit dem 19. Jahrhundert publiziert (STORCH et al. 2013; WINK 2019, 2021, 2025), von denen die meisten heute als überholt gelten. Die Systeme von WETMORE (1960) und PETERS (1931-1986) wurden viele Jahre lang für die Reihenfolge der Vogelfamilien in Handbüchern und Feldführern verwendet; aktuell gilt jedoch eine Systematik, die sich auf DNA-Analysen stützt. In Deutschland orientieren wir uns an der Systematik der IOC World Bird List, die aktuell in der Version 15.1 vorliegt (<https://www.worldbirdnames.org/new/>).

Ein Problem der klassischen Systematik sind konvergente Merkmale (man denke



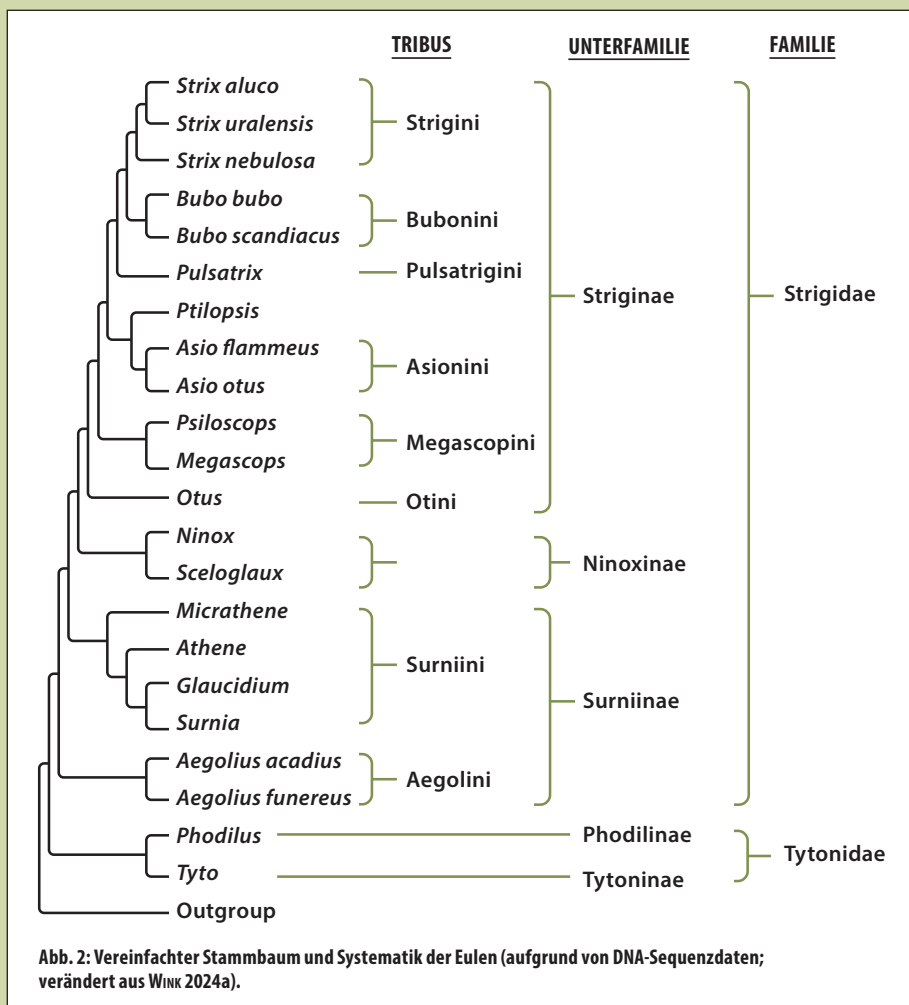
an Schnabel- oder Fußformen), die Ähnlichkeiten vortäuschen, aber nicht auf gemeinsamer Phylogenie, sondern auf Anpassungen an ähnliche Umwelt- und Lebensbedingungen beruhen (STORCH et al. 2013). Der große Vorteil der DNA-Analysen besteht darin, dass konvergente Merkmale kaum eine Rolle spielen, sodass diese Analysen verlässlichere Phylogenien und Stammbäume liefern (WINK 2019, 2021). Der erste Versuch von CHARLES SIBLEY,

über DNA-DNA-Hybridisierung zu einer neuen Vogelsystematik zu gelangen, war jedoch ein methodischer Fehlschlag; die Systematik von SIBLEY & MONROE (1990) gilt heute als überholt. In dieser Systematik wurden die Eulen richtig in zwei Familien (Tytonidae und Strigidae) unterschieden, aber zusammen mit Nachtschwalben (Caprimulgidae und Verwandte) in die gemeinsame Ordnung Strigiformes gestellt, während die Greifvögel als Infraorder zu

der Ordnung Ciconiiformes (Schreitvögel) gerechnet wurden (SIBLEY & MONROE 1990). Die Sequenzierungen von Markergenen und Genomen haben diese Vorstellungen weitgehend revidiert (HACKETT et al. 2008; JARVIS et al. 2014; PRUM et al. 2015; FENG et al. 2020; STILLER et al. 2024): Nachtschwalben (Ordnung Caprimulgiformes) zählen neben Kolibris und Seglern (Apodiformes) zu den früheren Entwicklungslinien der Neoaves and teilen sich mit Eulen keinerlei Verwandtschaft. Die Greifvögel wurden ebenfalls modifiziert: Während SIBLEY die Neuweltgeier noch zu den Störchen zählte, gelten sie heute eindeutig als Mitglieder der Accipitriformes (266 Arten), die nah mit den Eulen (256 Arten; Strigiformes) verwandt sind. Die Falken (65 Arten; heute Falconiformes), die traditionell zu den Greifvögeln gerechnet wurden, bilden heute eine eigene Entwicklungslinie mit Papageien (403 Arten; Psittaciformes) und Singvögeln (6533 Arten; Passeriformes) (Abb. 1; DEL HOYO 2020). Die Systematik ist eine formalistische Wissenschaft; heute folgt sie den Regeln der Kladistik. Eine Grundforderung der Kladistik besagt, dass alle Taxa (Arten, Gattungen, Familien, Ordnungen) monophyletisch sein müssen (STORCH et al. 2013). Monophylien bezeichnet man auch als Kladen. Im Sinne der Kladistik müssen alle Mitglieder einer Klade denselben gemeinsamen Vorfahren aufweisen. Das ist bei der traditionellen Systematik aber nicht immer der Fall: Über DNA-Analysen können sogenannte para- und polyphyletische Gruppen leicht erkannt werden. Um Monophylien zu schaffen, können para- und polyphyletische Gattungen zu einer neuen gemeinsamen Gattung zusammengefügt („lumping“) oder in neue Gattungen aufgeteilt („splitting“) werden (STORCH et al. 2013; WINK 2021). Als Konsequenz des Splittings ergaben sich viele neue Art- und Gattungsnamen, auch in der europäischen Vogelwelt (BARTHEL & KRÜGER 2018). Auch für die Eulensystematik treffen wir viele Veränderungen an, an denen unsere eigene Forschung vielfach beteiligt war (WINK et al. 2004, 2008, 2009; WINK & HEIDRICH 1999, 2000a; WINK 2024a; WINK & SAUER-GÜRTH 2021; siehe unten). Vor allem durch Splitting hat sich die Anzahl der Vogelarten von 8.700 um 1980 auf aktuell 10.900 Arten erhöht (www.worldbirdnames.org; DEL HOYO 2020). Es wird postuliert, dass wir in einigen Jahren vermutlich rund 18.000 Arten vorliegen haben, wenn das Splitting von Arten so weitergeht wie bisher und viele Unterarten Artstatus erhalten (BARROWCLOUGH et al. 2016).

| Familie | Unterfamilie | Tribus | Gattungen | Anzahl Arten |
|-----------|--------------|--------------|--|---|
| Tytonidae | Tytoninae | | Tyto | 19 |
| | Phodilinae | | Phodilus | 3 |
| Strigidae | Striginae | Bubonini | <i>Bubo</i> (einschließlich der früheren Gattungen <i>Nyctea</i> , <i>Ketupa</i> , <i>Scotopelia</i>) | 25 |
| | | Strigini | <i>Strix</i> , <i>Ciccaba</i> | 23 |
| | | Pulsatrigini | <i>Pulsatrix</i> , <i>Lophostrix</i> | 4 |
| | | Megascopini | <i>Megascops</i> , <i>Psilosops</i> | 26 |
| | | Asionini | <i>Asio</i> , <i>Ptilopsis</i> , <i>Pseudoscops</i> , <i>Nesasio</i> | 11 |
| | | Otini | <i>Otus</i> , <i>Pyrroglaux</i> | 56 |
| | | Surniinae | Surniini | <i>Surnia</i> , <i>Glaucidium</i> , <i>Athene</i> , <i>Micrathene</i> , <i>Margarobyas</i> , <i>Xenoglaux</i> |
| | | Aegolini | <i>Aegolius</i> | 4 |
| | Ninoxinae | | <i>Ninox</i> , <i>Uroglaux</i> , <i>Sceloglaux</i> | 42 |

Tab. 1: Systematische Gliederung der Eulen aufgrund von DNA-Untersuchungen (WINK et al. 2009; WINK 2024a; SALTER et al. 2020).



Neue Vogelarten werden dagegen in Eurasien nur in geringerem Ausmaß entdeckt, da die Eiszeiten der letzten zwei Millionen Jahre zu einer intensiven Durchmischung der genetischen Linien (Panmixie) der meisten eurasischen Arten führten (PARRAU & WINK 2021). Eine Ausnahme stellen Vogelarten dar, die besonders sesshaft sind und kaum wandern. Dazu zählen auch die meist standorttreuen Eulen, die vielerorts geographisch unterschiedliche Entwicklungslinien und manchmal sogar Arten ausgebildet haben. In diesem Artikel wird dies am Beispiel der Artenkomplexe von Schleiereulen und Steinkäuzen erläutert, die in den letzten Jahren zumindest teilweise überarbeitet wurden.

Neue Arten kann man auch heute noch auf ozeanischen Inseln (Galapagos-Archipel, Hawai'i), in tropischen Regenwäldern und Gebirgen (z. B. Anden) entdecken, da dort die Gelegenheit zur allopatrischen Artbildung (also Artbildung durch geographische Isolation) besonders hoch ist. In Europa gelten die Makaronesischen Inseln (Kapverden, Kanaren, Madeira, Azoren) als Hotspot der Evolution; auf ihnen wurden viele endemische Inselarten nachgewiesen (WINK 2018).

Stammbaum der Eulen

Durch DNA-Untersuchungen konnte die Phylogenie der Eulen in den letzten 25 Jahren aufgeklärt und etliche neue Arten entdeckt werden (KÖNIG et al. 1999; WEICK 2006, 2013; KÖNIG & WEICK 2008; MIKKOLA 2013; DEL HOYO & COLLAR 2014; SCHERZINGER & MEBS 2020; DEL HOYO 2020). Ein vereinfachter Stammbaum ist in Abbildung 2 dargestellt. Detaillierte Stammbäume mit genaueren Angaben zu den einzelnen Arten finden sich in weiteren Quellen (WINK et al. 2004, 2008, 2009; WINK & HEIDRICH 1999, 2000a; WINK 2024a; WINK & SAUER-GÜRTH 2021; GWEE et al. 2017; UVA et al. 2018; SUN et al. 2020; SUAREZ & OLSON 2020; ROULIN 2022; SALTER et al. 2020).

Die DNA-Daten haben geholfen, einige para- und polyphyletische Taxa zu identifizieren: Die Schneeeule wurde früher als eigene Gattung *Nyctea* geführt; sie ist phylogenetisch jedoch eindeutig ein Uhu der Gattung *Bubo*; daher wird sie heute als *Bubo scandiacus* bezeichnet (WINK & HEIDRICH 1999). Ähnliches gilt für die Eulengattungen *Ketupa* und *Scotopelia*, die phylogenetisch in den *Bubo*-Komplex gehören (WINK & SAUER-GÜRTH 2021). Die Ohreulen der früheren Gattung *Otus* sind polyphyletisch; sie wurden in die Gattungen *Otus*, *Megascops*, *Psilosops* und *Ptilopsis* gesplittet (Tab. 1; KÖNIG et al. 1999; WEICK 2006, 2013; KÖNIG & WEICK 2008; MIKKOLA

| Art | Anzahl Unterarten | Vorkommen | Inselendemit |
|--|-------------------|------------------------------------|--------------|
| AUSTRALASIEN | | | |
| <i>Tyto javanica</i> (ehem. <i>delicatula</i>) Australerschleiereule | 7 | Indien, SO-Asien, Australien | |
| <i>Tyto longimembris</i> Graseule | 5 | Indien, SO-Asien, Australien | |
| <i>Tyto tenebricosa</i> Rußeule | 2 | Papua-Neuguinea, östl. Australien | |
| <i>Tyto multipunctata</i> Fleckenrußeule | 0 | NO-Queensland (Australien) | |
| <i>Tyto novaehollandiae</i> Neuhollandeule | 5 | Australien, südl. Papua-Neuguinea | |
| <i>Tyto castanops</i> Tasmanienschleiereule | 0 | Tasmanien | x |
| <i>Tyto aurantia</i> Goldeule | 0 | Neu-Britannien (Bismarck-Archipel) | x |
| <i>Tyto almae</i> Serameule | 0 | Molukkeninsel Seram | x |
| <i>Tyto sororcula</i> Molukkeneule | 2 | Tanimbarinseln, Buru | x |
| <i>Tyto manusi</i> Manuseule | 0 | Insel Manus | x |
| <i>Tyto nigrobrunnea</i> Taliabueule | 0 | Insel Taliabu | x |
| <i>Tyto inexpectata</i> Minahassaeule | 0 | Sulawesi | x |
| <i>Tyto rosenbergii</i> Sulawesieule | 2 | Sulawesi | x |
| <i>Tyto deroepstorfi</i> Andamanenschleiereule | 0 | Andamanen-Insel | x |
| EUROPA, VORDERASIEN, AFRIKA | | | |
| <i>Tyto alba</i> Schleiereule | 10 | Europa, westliches Asien, Afrika | |
| <i>Tyto capensis</i> Kapgraseule | 2 | südliches Afrika | |
| <i>Tyto soumagnei</i> Malegasseneule | 0 | Madagaskar | x |
| AMERIKA | | | |
| <i>Tyto furcata</i> Amerikaschleiereule | 12 | Nord-, Mittel- und Südamerika | |
| <i>Tyto glaucops</i> Hispaniolaschleiereule | 3 | Hispaniola | x |

Tab. 2: Übersicht über die derzeit anerkannten Schleiereulenarten (DEL HOYO 2020) und ihre Verbreitung; deutsche Namen nach BARTHEL et al. 2020. Inselendemiten sind mit „x“ markiert.

2013; DEL HOYO & COLLAR 2014; DEL HOYO 2020; WINK et al. 2004, 2008, 2009; WINK & HEIDRICH 1999, 2000a; WINK 2024a; WINK & SAUER-GÜRTH 2021).

Eulen weisen angeborene Rufe auf, die arttypisch sind und zur Erkennung von Partnern der eigenen Art helfen. Aufgrund von unterschiedlichen Rufen hatte CLAUS KÖNIG neue geographisch getrennte Arten in den Gattungen *Megascops* und *Glaucidium* in Südamerika postuliert (KÖNIG et al. 1994a, b; HEIDRICH et al. 1995a, b). Über DNA-Untersuchungen konnten wir die Eigenständigkeit der postulierten Arten bestätigen. Neue Arten wurden auch in den Artkomplexen von *Tyto*, *Bubo*, *Megascops*, *Ptilopsis*, *Ninox* und *Athene* entdeckt (KÖNIG et al. 1999; WEICK 2006, 2013; KÖNIG & WEICK 2008; MIKKOLA 2013; DEL HOYO & COLLAR 2014; DEL HOYO 2020).

Systematik des Schleiereulen-Komplexes

Da Schleiereulen in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet sehr ähnlich aussehen, hatte CARL VON LINNÉ sie nur als eine einzige kosmopolitische Art, *Tyto alba*, klassifiziert. Durch DNA-Untersuchungen der letzten 30 Jahre, an denen auch meine Arbeitsgruppe und die von ALEXANDRE ROULIN beteiligt waren, wurde klar, dass dies eine zu starke Vereinfachung ist und in Wirklichkeit ein taxonreicher Schleiereulen-

Artenkomplex vorliegt. Inzwischen wurden bis zu 25 Arten beschrieben, darunter viele Inselendemiten (Tab. 2; KÖNIG et al. 1999; WEICK 2006, 2013; KÖNIG & WEICK 2008; MIKKOLA 2013; DEL HOYO 2020; ROULIN 2022). Da Schleiereulen ortstreu sind, darf man davon ausgehen, dass die Wissenschaft sicher noch weitere neue Arten, insbesondere auf den Inseln des Indischen und Pazifischen Ozeans entdecken wird. Eine umfassende Darstellung der Evolution und Ökologie der Schleiereulen findet man in der Monographie von ALEXANDRE ROULIN (2022).

In Abbildung 3 ist eine vereinfachte Phylogenie der Schleiereulen illustriert, die auf DNA-Analysen (UVA et al. 2018) beruht; einige Inselformen und Unterarten, die in UVA et al. (2018) und WINK et al. (2008, 2009) berücksichtigt sind, wurden weggelassen. Man kann 5 Kladen definieren. Nach UVA et al. (2018) trennten sich die Vorfahren der Schleiereule vor rund 30 Millionen Jahren von den Maskeneulen (Gattung *Phodilus*) ab; der Ursprung lag vermutlich im Raum Australien und SO-Asien. Die weitere Aufspaltung in die australischen, europäischen, afrikanischen und amerikanischen Kladen erfolgte in den letzten 10 Millionen Jahren.

Die ersten beiden Abstammungslinien der Kladen 1 und 2 (Abb. 3) leben in Europa, Afrika und in der Neuen Welt; sie sind



Schwestergruppen: In Klade 1 finden wir die Schleiereulen der Neuen Welt; so die weitverbreitete Amerikaschleiereule *T. furcata* in Nord-, Mittel- und Südamerika mit weiteren lokalen Arten und Unterarten sowie die Hispaniolaschleiereule *T. glaucops* auf der Karibikinsel Hispaniola (SUAREZ & OLSON 2020). Klade 2 umfasst Schleiereulen aus Europa und Afrika: *Tyto alba* mit 10 Unterarten (Tab. 2) wie *T. a. alba*, *T. a. guttata*, *T. a. ernesti*, *T. a. erlangeri*, *T. a. gracilirostris* und die afrikanische Unterart *T. a. affinis*. Während die europäischen Unterarten von *T. alba* nur wenig genetisch abweichen, weist die afrikanische Unterart *T. a. affinis* deutliche Unterschiede auf. Die Malegasseneule (Klade 4) lebt nur auf Madagaskar und steht an der Basis der Klade der Schleiereulen von Europa und Afrika sowie der Neuen Welt. Sie besitzt aber auch phylogenetische Ähnlichkeiten wie die australischen Arten. Dies könnte darauf hinweisen, dass die Schleiereulen Europas und Afrikas sowie der Neuen Welt ursprünglich aus Australasien stammten. Die Phylogenie der Schleiereulen aus Asien und Australien ist komplex und weist

mindestens 2 unabhängige Kladen auf: In Klade 3 finden sich die Arten aus dem *Tyto javanica*-Komplex, der lokale Inselarten und mehrere Unterarten aufweist. Innerhalb von *Tyto javanica* sieht man zwei Entwicklungslinien, die den Unterarten *T. j. delicatula* und *T. j. javanica* entsprechen. In Klade 5 kann man die übrigen Arten aus Australasien zusammenfassen, mit *T. novaehollandiae* und *T. longimembris* als unterartenreiche Hauptarten (einschließlich *T. sororcula*, *T. almae*, *T. manusi*, *T. castanops*, *T. multipunctata*, *T. capensis* und *T. tenebricosa*). Es ist überraschend, dass *T. capensis* weit entfernt von ihren eng verwandten asiatischen Schwestern aus Klade 5 im südlichen Afrika vorkommt.

Systematik des Steinkauz-Komplexes

Die morphologisch ähnlichen Surniinae umfassen die Gattungen *Surnia*, *Aegolius*, *Glaucidium*, *Athene*, *Micrathene*, *Margarobyas* und *Xenoglaux* (Abb. 2; Tab. 1). Wir wollen uns hier dem morphologisch ähnlichen Arten-Komplex der Steinkäuze (Gattung *Athene*) zuwenden, der ursprünglich nur *Athene noctua* enthielt

und vor rund 15 Millionen Jahren evolvierte (Tabelle 3; Abbildung 4; STARIKOV 2022). Inzwischen werden vier oder mehr Steinkauz-Arten unterschieden (DEL HOYO 2020): *Athene noctua* (Eurasien), *A. brama* (Südostasien), *Athene superciliaris* (Madagaskar) und *Athene cunicularia* (Neue Welt); *A. blewitti* (Indien) ist innerhalb von *Athene* positioniert (Abb. 4), sodass die Abtrennung in *Heteroglaux blewitti* nicht gerechtfertigt erscheint (wie in MIKKOLA 2013; DEL HOYO 2020). Der Salomonenkauz *Athene jacquiniti* von den Salomoninseln und verwandte Inselformen (Tab. 3) gehören nicht, wie früher angenommen, in die Gattung *Ninox*, sondern sind offenbar mit *Athene superciliaris* näher verwandt (SALTER et al. 2020); sie zählen daher zur Gattung *Athene*.

Unsere DNA-Untersuchungen weisen darauf hin, dass *Athene noctua* ein Artenkomplex ist, der sich vor rund 3,6 Millionen Jahren bildete und in weitere Arten unterteilt werden könnte (WINK et al. 2008, 2009; WINK & SAUER-GÜRTH 2021; STARIKOV 2022), wie es beim *Tyto*-Komplex bereits durchgeführt wurde (VAN NIEUWENHUYSE et al. 2008). Während es bei *A. n. noctua* nur wenige genetische Unterschiede zwischen den verschiedenen Populationen gibt, findet man eine größere Diversität bei den nordafrikanischen und asiatischen Unterarten, die aber erst teilweise phylogenetisch untersucht wurden. Die Unterarten *A. n. lilith*, *A. n. glaux*, *A. n. saharae* und *A. n. plumipes* aus der Mongolei und China könnten aufgrund der phylogenetischen Unterschiede (Abb. 4) eigenständige Taxa repräsentieren (MIKKOLA 2013; STARIKOV 2022).

In der Neuen Welt leben die Kaninchenkäuze, die früher zur Gattung *Speotyto* gezählt wurden (SCHAAF & SIERADZKI 2025). Die Kaninchenkäuze bilden eine Schwestergruppe zum Madagaskarkauz, von denen sich die Steinkäuze der Alten Welt (vor etwa 14 Millionen Jahren getrennt) ableiten (KÖNIG et al. 1999; KÖNIG & WEICK 2008; WINK et al. 2009; PELLEGRINO et al. 2014; WINK & SAUER-GÜRTH 2021; STARIKOV 2022). Auch Kaninchenkäuze bilden einen formenreichen Artenkomplex mit mehreren geographisch definierten Unterarten, von denen einige sicher Artstatus erhalten werden.

Ausblick

Die meisten Eulen sind ortstreu und daher für eine allopatrische Artbildung prädestiniert, d. h. eine Artbildung durch geographische Isolierung. Dies wird besonders deutlich bei den vielen Inselendemiten des Indischen und Pazifischen

| Art | Unterarten | Vorkommen | Inselendemit |
|---|--------------------------|--|--------------|
| EURASIEN, AFRIKA, AUSTRALIEN | | | |
| <i>Athene superciliaris</i> Madagaskarkauz | 0 | Madagaskar | x |
| <i>Athene noctua</i> Steinkauz | 13 Unterarten: | | |
| | <i>Athene n. vidalii</i> | W- und N-Europa | |
| | <i>A. n. noctua</i> | Zentraleuropa bis NW-Russland | |
| | <i>A. n. indigena</i> | Balkan | |
| | <i>A. n. lilith</i> | Zypern, über Türkei bis Sinai | |
| | <i>A. n. bactriana</i> | Zentralasien | |
| | <i>A. n. orientalis</i> | Kasachstan bis NW-China | |
| | <i>A. n. ludlowi</i> | Himalaya | |
| | <i>A. n. impasta</i> | China | |
| | <i>A. n. plumipes</i> | Mongolei bis NO-China | |
| | <i>A. n. glaux</i> | Nordafrika bis Israel | |
| | <i>A. n. saharae</i> | Marokko, bis Ägypten und Saudi-Arabien | |
| | <i>A. n. spilogastra</i> | Sudan bis Äthiopien | |
| | <i>A. n. somaliensis</i> | Äthiopien bis Somalia | |
| <i>Athene brama</i> Brahmakauz | 5 | Zentral- und SO-Asien | |
| <i>Athene blewitti</i> (syn.: <i>Heteroglaux blewitti</i>) Blewitkruz | 0 | Zentralindien | |
| <i>Athene jacquiniti</i> (syn.: <i>Ninox jacquiniti</i>) Salomonenkauz | 4 | Salomoninseln | x |
| <i>Athene granti</i> (syn.: <i>Ninox granti</i>) | 0 | Guadalcanal (Salomoninseln) | x |
| <i>Athene malaitae</i> (syn.: <i>Ninox malaitae</i>) | 0 | Malaita (Salomoninseln) | x |
| <i>Athene roseoaxillaris</i> (syn.: <i>Ninox roseoaxillaris</i>) | 0 | Makira (Salomoninseln) | x |
| AMERIKA | | | |
| <i>Athene cunicularia</i> Kaninchenkauz | 18 | Nord-, Mittel- und Südamerika | x |

Tab. 3: Übersicht über die derzeit anerkannten Steinkauzarten (DEL HOYO & COLLAR 2014; DEL HOYO 2020) und ihre Verbreitung; deutsche Namen nach BARTHEL et al. 2020.



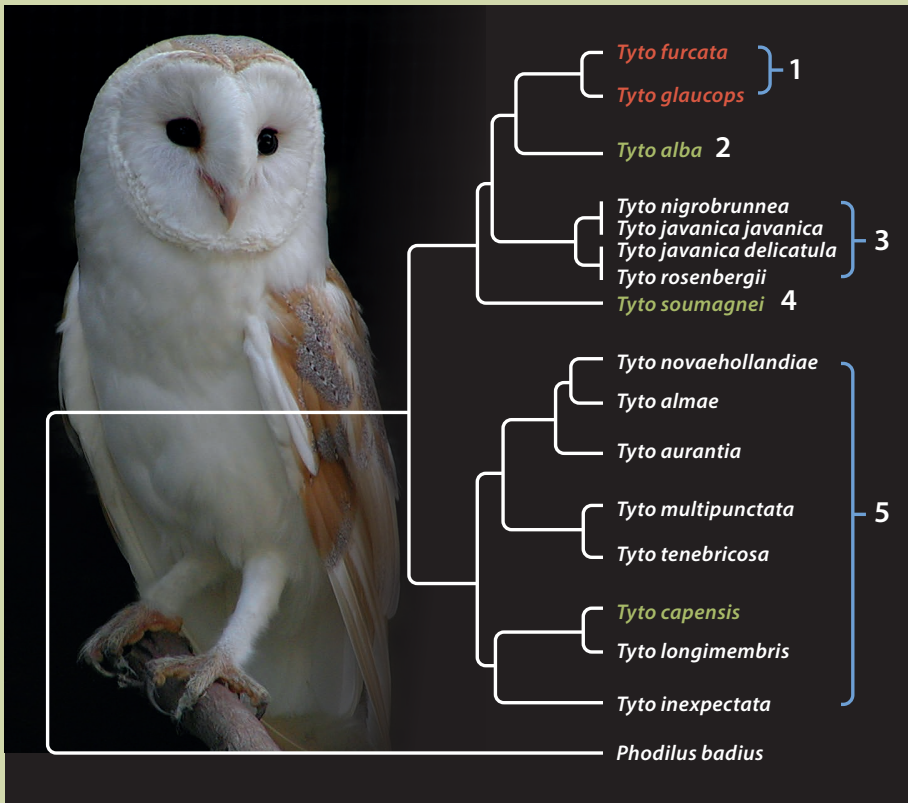


Abb. 3: Vereinfachte Phylogenie des Schleiereulenkomples (nach ROULIN 2022; UVA et al. 2018).
 Verbreitung: Asien und Australien (weiß), Europa und Afrika (grün), Neue Welt (rot).
 Die Zahlen bezeichnen Kladen, die im Text diskutiert werden (Foto: *Tyto alba alba* von MONIKA KIRK).

Ozeans, z. B. bei den Schleiereulen, aber auch bei Vertretern der Gattungen *Ninox* und *Otus* (GWEE et al. 2017). Mit Hilfe von DNA-Untersuchungen konnte gezeigt werden, dass viele dieser Inselformen bereits eigenständige Arten sind. Es ist anzunehmen, dass in den kommenden Jahren durch zukünftige Forschung noch weitere

Inselendemiten hinzukommen. Da ihre Insel-Populationen meist klein sind, stellen diese neuen Arten eine Herausforderung für den Artenschutz dar, denn allein durch die Begrenztheit der Populationen gelten sie meist als gefährdet. Hinzu kommt, dass die Lebensbedingungen auf kleineren Inseln durch Umweltveränderungen

und durch die Einführung fremder Arten (Neozoen) leicht aus dem Gleichgewicht geraten können. Betrachtet man alle 150 Vogelarten, die in den letzten 500 Jahren ausstarben, so findet man sehr viele Inselendemiten unter ihnen, die durch eingeschleppte Ratten, Mäuse, Katzen und andere Prädatoren ausgerottet wurden (WINK 2025; SIERADZKI et al. 2024). Aber auch bei den großräumig verbreiteten Arten, wie z. B. den Steinkäuzen, kann man geographisch unterschiedliche Entwicklungslinien erkennen, die traditionell meist als Unterarten beschrieben wurden (Tab. 3). Durch DNA-Analysen und Anwendung des phylogenetischen Artkonzepts werden viele dieser Unterarten vermutlich bald Artstatus erhalten, wie dies bei den Schleiereulen bereits realisiert wurde (Tab. 2). Da viele Eulentaxa weder akustisch und morphologisch noch durch DNA-Analysen im Detail untersucht worden sind, bleibt noch viel zu tun und die bisher publizierten Handbücher (KÖNIG & WEICK 2008; WEICK 2013; MIKKOLA 2013; DEL HOYO 2020) dürften zukünftig um weitere Eulenarten erweitert werden. Die DNA-Analytik macht gewaltige Fortschritte: Waren es bislang Sequenzierungen von Markergenen, die für eine Artdiagnose und Phylogenie herangezogen wurden, wird es zukünftig immer umfassendere Sequenzierungsprojekte geben, in denen komplette mitochondriale Genome („Mitogenome“; SUN et al. 2020; YU et al. 2021; WANG et al. 2023) oder Kern-Genome sequenziert werden (KRAUS & WINK 2015; DUCREST et al. 2020; ESPINDOLA-HERNÁNDEZ et al. 2020; SALTER et al. 2020).

Die molekularen Stammbäume, genomische Sequenzierungen und Transkriptionsanalysen (JAX et al. 2018) liefern für die Evolutionsforschung spannende Hypothesen. Denn über sie kann man analysieren, wie komplexe Merkmale in der Phylogenie der Eulen entstanden sind – wie z. B. der lautlose Flug, die besondere Hörfähigkeit oder die arttypischen Gesänge (CLARK et al. 2020; ESPINDOLA-HERNÁNDEZ et al. 2020).

Literatur

BARROWCLOUGH, G.F.; CRACRAFT, J.; KLICKA, J. & ZINK, R.M. (2016): How Many Kinds of Birds Are There and Why Does It Matter? PLoS One 11(11): e0166307.
 BARTHEL, P.H.; BARTHEL, C.; BEZZEL, E.; ECKHOFF, P.; VAN DEN ELZEN, R.; HINKELMANN, C. & STEINHEIMER, F.D. (2020): German names of the birds of the world. - Vogelwarte 58: 1-214.
 BARTHEL, P.H. & KRÜGER, T. (2018): Artenliste der Vögel Deutschlands. - Vogelwarte 56: 171-203.
 CLARK, C.J.; LEPIANE, K. & LIU, L. (2020): Evolutionary and ecological correlates of quiet flight in night-

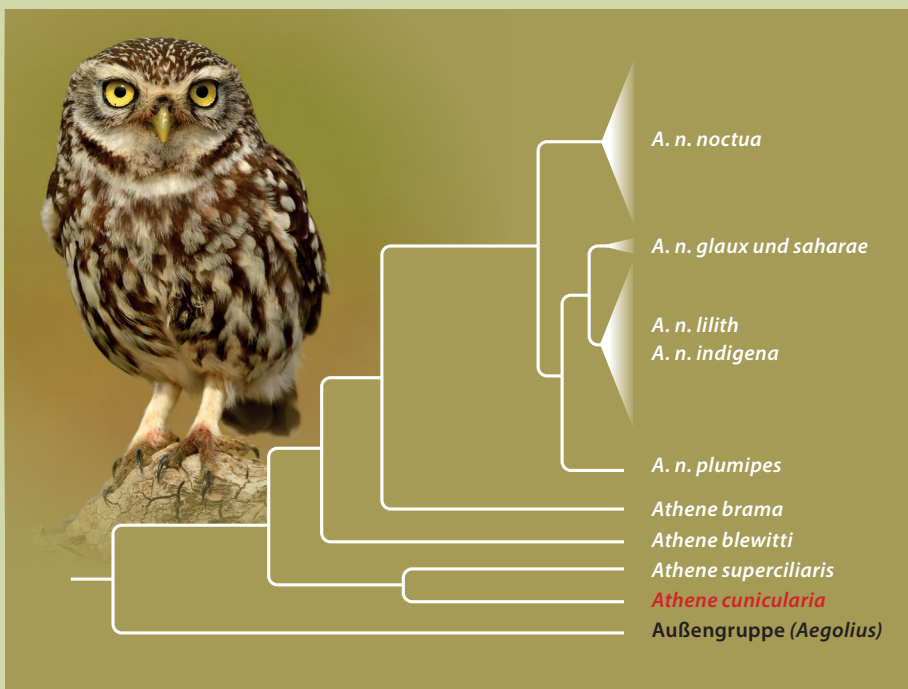


Abb. 4: Vereinfachte Phylogenie des Steinkauzkomplexes (nach WINK et al. 2009; WINK & SAUER-GÜRTH 2022; WINK 2024a; STARIKOV 2022). Verbreitung: Europa und Asien (weiß), Neue Welt (rot). An der Basis der Trichter befinden sich jeweils viele, aber sehr ähnliche Sequenzen (Foto: *Athene noctua vidalii* von MIGUEL VENCES).



- birds, hawks, falcons, and owls. - *Integr. Comp. Biol.* 60: 1123-1134.
- DEL HOYO, J. (2020): All Birds of the World. - Lynx, Barcelona.
- DEL HOYO, J. & COLLAR, N. (2014): Illustrated checklist of the birds of the world. 1 (Non-passerines). - Lynx, Barcelona.
- DUCREST, A.L.; NEUENSCHWANDER, S.; SCHMID-SIEGERT, E.; PAGNI, M.; TRAIN, C.; DYLLUS, D.; NEVERS, Y.; WARWICK VESZTROY, A.; SAN-JOSE, L.M.; DUPASQUIER, M.; DESSIMOZ, C.; XENARIOS, I.; ROULIN, A. & GOUDET, J. (2020): New genome assembly of the Barn Owl (*Tyto alba alba*). - *Ecol. Evol.* 2020 10: 2284-2298.
- ESPÍNDOLA-HERNÁNDEZ, P.; MUELLER, J.C.; CARRETE, M.; BOERNO, S. & KEMPENAERS, B. (2020): Genomic evidence for sensorial adaptations to a nocturnal predatory lifestyle in owls. - *Genome Biol. Evol.* 2020 (Oct. 1) 12 (10): 1895-1908.
- FENG, S.; STILLER, J.; DENG, Y. et al. (2020): Dense sampling of bird diversity increases power of comparative genomics. - *Nature* 587: 252-257.
- FIELDSÁ, J.; CHRISTIDIS, L. & ERICSON, P.G.P. (2020): The Largest Avian Radiation. The Evolution of Perching Birds, or the Order Passeriformes. - Lynx, Barcelona.
- GWEE, C.C.; CHRISTIDIS, L.; EATON, J.A.; NORMAN, J.A.; TRAINOR, C.R.; VERBELEN, P. & RHEINDT, F.E. (2017): Bioacoustic and multi-locus DNA data of *Ninox* owls support high incidence of extinction and recolonization on small, low-lying islands across Wallacea. - *Molecular Phylogenetics and Evolution* 109: 246-258.
- HACKETT, S.J.; KIMBALL, R.T. & REDDY, S. et al. (2008): A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. - *Science* 320: 1763-1768.
- HEIDRICH, P.; KÖNIG, C. & WINK, M. (1995a): Molecular phylogeny of the South American Screech Owls of the *Otus atricapillus* complex (Aves, Strigidae) inferred from nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome *b* gene. - *Z. Naturforsch.* 50c: 294-302.
- HEIDRICH, P.; KÖNIG, C. & WINK, M. (1995b): Bioakustik, Taxonomie und molekulare Systematik amerikanischer Sperlingskäuze (Strigidae: *Glaucidium* spp.). - *Stuttgarter Beitr. Naturkunde A* 534: 1-47.
- 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.
- JAX, E.; WINK, M. & KRAUS, R.H.S. (2018): Avian transcriptomics – opportunities and challenges. - *Journal of Ornithology* 159: 599-629.
- KÖNIG, C. (1994a): Lautäußerungen als interspezifische Isolationsmechanismen bei Eulen der Gattung *Otus* (Aves: Strigidae) aus dem südlichen Südamerika. - *Beitr. Naturkunde A* 511: 1-35.
- KÖNIG, C. (1994b): Biological patterns in owl taxonomy, with emphasis on bioacoustical studies on neotropical pygmy (*Glaucidium*) and screech owls (*Otus*). In: Meyburg, B.U. & Chancellor, R.D. (eds.): Raptor conservation today 1-19. - Pica, Mountfield.
- KÖNIG, C. & WEICK, W. (2008): Owls. A Guide to the Owls of the World. 2nd edition. - Christopher Helm, London.
- KÖNIG, C.; WEICK, W. & BECKING, J. (1999): Owls. A Guide to the Owls of the World. - Pica, Mountfield.
- KRAUS, R.H.S. & WINK, M. (2015): Avian genomics – fledging into the wild! - *Journal of Ornithology* 156: 851-865.
- MIKKOLA, H. (2013): Handbuch der Eulen der Welt. Franckh-Kosmos, Stuttgart.
- PÁRAU, L. & WINK, M. (2021): Common patterns in the molecular phylogeography of Western Palearctic Birds: A comprehensive review. - *Journal of Ornithology* 162: 937-959.
- PELLEGRINO, I.; NEGRI, A.; CUCCO, M.; MUCCI, N.; PAVIA, M.; SALEK, M.; BOANO, G. & RANDI, E. (2014): Phylogeography and Pleistocene refugia of the Little Owls *Athene noctua* inferred from mtDNA sequence data. - *Ibis* 156: 639-657.
- PETERS, J.L. (1931-1986). Checklist of the Birds of the World. - Harvard University Press/Museum of Comparative Zoology, Boston.
- PRUM, R.O.; BERV, J.S.; DORNBURG, A.; FIEDL, D.J.; TOWNSEND, J.P. & LEMMON, E.M. (2015): A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. - *Nature*; DOI: 10.1038/nature15697.
- ROULIN, A. (2022): Schleiereulen. Evolution und Ökologie. - Springer, Berlin.
- SALTER, J.F.; OLIVEROS, C.H.; HOSNER, P.A.; MANTHEY, J.D.; ROBBINS, M.B.; MOYLE, R.G.; BRUMFIELD, R.T. & FAIRCLOTH, B.C. (2020): Extensive paraphyly in the typical owl family (Strigidae). - *The Auk* 137; <https://doi.org/10.1093/auk/ukz070>.
- SCHAAF, R. & SIERADZKI, A. (2025): Der Kaninchenkauz. *Athene cucularia* (MOLINA 1782) oder (FEUILLEE 1714)? - *Kauzbrief* 33 (37): 34-44.
- SCHERZINGER, W. & MEBS, T. (2020): Die Eulen Europas. Biologie, Kennzeichen, Bestände. 3. Aufl. - Franckh-Kosmos, Stuttgart.
- SIBLEY, C.G. & MONROE, B.L. (1990): Distribution and Taxonomy of Birds of the World. - Yale University, New Haven, London.
- SIERADZKI, A.; MIKKOLA, H.; ROULIN, A. & SCHAAF, R. (2024): Die Bejagung von auf Inseln nistenden Hochseevögeln durch Schleiereulen. Folgen biologischer Schädlingsbekämpfung mithilfe von Schleiereulen. - *Kauzbrief* 32 (36): 42-51.
- STARIKOV, I. (2022): Molecular phylogeny and systematics of selected taxa of diurnal raptors and owls. Dissertation Universität Heidelberg.
- STILLER, J. et al. (2024): Complexity of avian evolution revealed by family-level genomes. - *Nature* 629: 851-860.
- STORCH, V.; WELSCH, U. & WINK, M. (2013): Evolutionsbiologie. 3. Aufl. - Springer, Heidelberg.
- SUAREZ, W. & OLSON, S.L. (2020): Systematics and distribution of the living and fossil small Barn Owls of the West Indies (Aves: Strigiformes: Tytonidae). - *Zootaxa* 4830 (3); DOI: 10.11646/zootaxa.4830.3.4.
- SUN, C.H.; LIU, H.Y.; MIN, X. & LU, C.H. (2020): Mitogenome of the Little Owl *Athene noctua* and phylogenetic analysis of Strigidae. - *Int. J. Biol. Macromol.* 151: 924-931.
- UVA, V.; PÄCKERT, M.; CIBOIS, A.; FUMAGALLI, L. & ROULIN, A. (2018): Comprehensive molecular phylogeny of Barn Owls and relatives (Family: Tytonidae), and their six major Pleistocene radiations. - *Mol. Phylogenet. Evol.* 125: 127-137.
- VAN NIEUWENHUYSE, D.; GÉNOT, J.C. & JOHNSON, D.H. (2008): The Little Owl. Conservation, Ecology and Behaviour of *Athene noctua*. - Cambridge University, Cambridge.
- WEICK, F. (2006): Owls (Strigiformes). Annotated and illustrated checklist. - Springer, Berlin, Heidelberg u. New York.
- WEICK, F. (2013): Faszinierende Welt der Eulen. - Neumann-Neudamm, Melsungen.
- WETMORE, A. (1960): A classification for the birds of the world. - *Smithsonian Miscellaneous Collections* 139: 1-37.
- WINK, M. (2000): Advances in DNA studies of diurnal and nocturnal raptors. In: Chancellor, R.D. & Meyburg, B.U. (eds.): Raptors at Risk. - WWGBP/Hancock House: 831-844.
- WINK, M. (2016): Molekulare Taxonomie und Systematik der Eulen (Strigiformes). - *Kauzbrief* 24 (28): 36-43.
- WINK, M. (2018): Biodiversity on oceanic islands – evolutionary records of past migration events. In: FUNKE, J. & WINK, M. (Hrsg.): Heidelberg Jahrbuch 3 (Perspektiven der Mobilität): 119-155.
- WINK, M. (2019): A historical perspective of avian genomics. In: Kraus, R.H.S. (Hrsg.): Avian Genomics in Ecology and Evolution. From the Lab into the Wild. - Springer, Berlin: 7-19.
- WINK, M. (2021): DNA analyses have revolutionized studies on the taxonomy and evolution in birds. In: MIKKOLA, H. (ed.): Birds. Challenges and Opportunities for Business, Conservation and Research. - IntechOpen; DOI: 10.5772/intechopen.97013.
- WINK, M. (2024a): Phylogenie und Phylogeographie der Eulen (Strigiformes). - *Eulen-Rundblick* 74-1 Sonderheft für Wolfgang Scherzinger: 11-20.
- WINK, M. (2024b): Prognosen in Biologie und Umweltwissenschaften. In: WINK, M. & NÜNNING, V. (2024): Prognosen in der Wissenschaft. - Heidelberg Jahrbücher Online. 9. Heidelberg University Publishing: 61-84.
- WINK, M. (2025): Ornithologie für Einsteiger und Fortgeschrittene. 2. Aufl. Springer-Spektrum, Heidelberg.
- WINK, M. & HEIDRICH, P. (1999): Molecular evolution and systematics of owls (Strigiformes). In: KÖNIG, C.; WEICK, W. & BECKING, J. (eds): Owls. A Guide to the Owls of the World. - Pica, Mountfield: 39-57.
- WINK, M. & HEIDRICH, P. (2000a): Molecular systematics of owls (Strigiformes) based on DNA sequences of the mitochondrial cytochrome *b* gene. In: CHANCELLOR, R.D. & MEYBURG, B.U. (eds.): Raptors at Risk. - WWGBP/Hancock House: 819-828.
- WINK, M. & HEIDRICH, P. (2000b): Fortschritte in der molekularen Systematik der Eulen (Strigiformes). - *Kauzbrief* 9 (13): 15-25.
- WINK, M.; HEIDRICH, P.; EL-SAYED A.A. & GONZALEZ, J. (2008): Molecular phylogeny and systematics of owls (Strigiformes). In: KÖNIG, C. & WEICK, W. (2008): Owls. A Guide to the Owls of the World. 2nd edition. - Christopher Helm, London: 42-63.
- WINK, M.; HEIDRICH, P.; EL-SAYED A.A.; SAUER-GÜRTH, H. & GONZALEZ, J. (2009): Molecular phylogeny of owls (Strigiformes) inferred from DNA sequences of the mitochondrial cytochrome *b* and the nuclear RAG-1 gene. - *Ardea* 97: 209-219.
- WINK, M. & SAUER-GÜRTH, H. (2021): Molecular taxonomy and systematics of owls (Strigiformes). An update. - *AIRO* 29: 475-488.
- WINK, M.; SAUER-GÜRTH, H. & FUCHS, M. (2004): Phylogenetic relationships in owls based on nucleotide sequences of mitochondrial and nuclear marker genes. In: CHANCELLOR, R.D. & MEYBURG, B.U. (eds.): Raptors Worldwide. - WWGBP, Berlin: 517-526.
- YU, J.; LIU, J.; LI, C.; WU, W.; FENG, F.; WANG, Q.; YING, X.; QI, D. & QI, G. (2021): Characterization of the complete mitochondrial genome of *Otus lettia*: exploring the mitochondrial evolution and phylogeny of owls (Strigiformes). - *Mitochondrial DNA B Resour.* 6: 3443-3451.

Prof. Dr. Michael Wink
Universität Heidelberg, Institut für Pharmazie und Molekulare Biotechnologie
wink@uni-heidelberg.de

