

Grundtypstudien an Papageien

Die Papageien sind eine klar abgegrenzte Vogelordnung. Kreuzungen, Merkmale im Bau und molekulare Daten sprechen insgesamt dafür, dass es sich um einen Grundtyp handelt. Die Verteilung der Merkmale kann am besten verstanden werden, wenn man von einer genetisch polyvalenten Ausgangsgruppe ausgeht.

Lorents Landgren, Lukas Gustafsson und Herfried Kutzelnigg

Morphologie, Verhalten und Verbreitung

Die Papageien (Psittaciformes) gehören mit 84 Gattungen und ca. 350 Arten zu den artenreichsten Vogelordnungen. Trotz dieser hohen Artenzahl und bunten Vielfalt gehören sie zu den einheitlichsten und zugleich besonders deutlich nach außen abgegrenzten Vogelgruppen. Auch der Laie erkennt sofort die Ordnungszugehörigkeit (vgl. Abb. 1, 2 usw.). „Papageien stellen eine derart einheitliche und natürliche Vogelordnung dar, dass es sich als schwierig erwiesen hat, grundlegende Merkmale zu finden, sie weiter zu unterteilen“ – so beschreibt SMITH (1975) die Situation der Papageiensystematik. Daran hat sich trotz einer Fülle neuerer Untersuchungen bis heute wenig geändert (vgl. HOMBERGER 2006, WRIGHT et al. 2008).

Papageien sind eine so einheitliche Gruppe, dass sie intern schwer zu unterteilen sind.

Papageien sind gekennzeichnet durch ihr leuchtendes und oft farbenfrohes Gefieder mit meist einem Überwiegen von Grüntönen, die

aufrechte Körperhaltung, einen vergleichsweise großen und runden Kopf, einen kurzen Hals und einen kurzen, aber breiten, kräftigen Hakenschnabel, in dem eine beträchtliche Kraft steckt. Der Oberkiefer ist nicht mit dem Schädel verwachsen und kann daher seitlich bewegt werden. Die Augen stehen weit auseinander. Die Beine sind kurz und kräftig. Die Füße besitzen vier Krallenzehen, von denen die beiden mittleren nach vorne und im Gegensatz zu fast allen anderen Vögeln nicht nur einer, sondern beide äußeren nach hinten gerichtet sind (zygodaktyl) (Abb. 3). Viele Papageienarten führen damit Nahrung zum Schnabel, was in anderen Vogelgruppen nur in Ausnahmefällen vorkommt. Der Papageienschnabel erfüllt so verschiedene Aufgaben wie Knacken, Halten, Aufschneiden usw. und weicht von der Morphologie her wesentlich von der eines durchschnittlichen Vogelschnabels ab. Als Nahrung dienen meist Nüsse, Früchte, Knospen und anderes Pflanzenmaterial. Nur einige Arten nutzen tierische Nahrung.

Die Loris sowie die Fledermauspapageien (*Loriculus*) und Schwalbensittiche (*Lathamus*) besitzen eine Pinselzunge (Abb. 14), mit der sie Nektar aus Blüten und süße Säfte aus weichen Früchten sowie Pollen aufnehmen können.

Knochenbau und Muskulatur des Schädels sind einmalig. Hierzu gehören u.a. der *M. pseudomasseter* der Kaumuskulatur und eine das Auge vollständig umgebende Knochenstruktur (suborbitaler Bogen, suborbital arch). Allerdings besitzen nicht alle Vertreter der Papageien diese Strukturen (TOKITA et al. 2007).

Ein weiteres einmaliges Merkmal der Papageien ist das Vorkommen der als Psittacofulvine bezeichneten Pigmente (z.B. Hexadecapentenal und Tetradecahexenal). Sie sind anstelle der sonst bei Vögeln üblichen Karoti-



Abb. 1 Typisches Papageienflugbild, hier eines Blaulatz-Aras (*Aratinga canicularis*). (neomorphus.com)

noide für die Gelb- und Rotfärbung verantwortlich und beteiligen sich auch wesentlich an den Grüntönen des Federkleides (McGRAW & NOGARE 2004). Sie kommen in allen Untergruppen vor (McGRAW & NOGARE 2005) und tragen neben der Signalwirkung wesentlich zur Resistenz gegen den bakteriellen Abbau der Federn bei (BURTT et al. 2010). Das Leuchten der Papageienfarben wird hingegen durch Interferenz verursacht, die durch unterschiedliche Brechung des Lichtes in den verschiedenen Schichten der Federn bedingt ist (DYCK 1971). Den meisten Kakadus fehlen allerdings die Interferenzfarben.

Papageien besitzen wie z. B. einige Tauben, Reiher und Tukane keine funktionierende Bürzeldrüse, die bei den übrigen Vögeln zur Einfettung des Gefieders dient. Stattdessen haben sie nachwachsende sogenannte Puderdünen, die durch Zerfall ihrer Spitze winzige, talkumartige Keratingranula mit wasserabweisenden Eigenschaften entstehen lassen (COLLAR 1997, DELHEY et al. 2007).

Papageien zählen zusammen mit den Rabenvögeln zu den intelligentesten Vögeln, wenn nicht sogar den intelligentesten Tieren überhaupt. Allgemein bekannt ist die Fähigkeit mehrerer Arten, menschliche Stimmen nachzuahmen. Das gilt in besonderem Maße

Kompakt

Die Papageien (Psittaciformes) sind aufgrund von morphologischen ebenso wie von molekularen Kriterien eine klar abgegrenzte Vogelordnung. Sie umfassen 84 Gattungen mit insgesamt ca. 350 Arten. Die Untergliederung der Ordnung variiert je nach Autor. Die Kakadus stimmen in wesentlichen Merkmalen mit den übrigen Papageien überein, unterscheiden sich aber in einigen Punkten. Je nach Gewichtung der Unterschiede erkennen manche Autoren nur eine einzige Familie an, während andere die Kakadus als eigenständige Familie Cacatuidae (21 Arten) von den Eigentlichen Papageien (Psittacidae) abgrenzen. Aufgrund von molekularen Untersuchungen werden heute außerdem die früher meist zu den Psittacidae gestellten Gattungsgruppen (= Triben) Strigopini (Eulenpapageien) und Nestorini (Nestorpapageien) als Schwestergruppe aller übrigen Papageien bzw. als weitere Familie Strigopidae aufgefasst, die nur drei Arten umfasst und auf Neuseeland beschränkt ist.

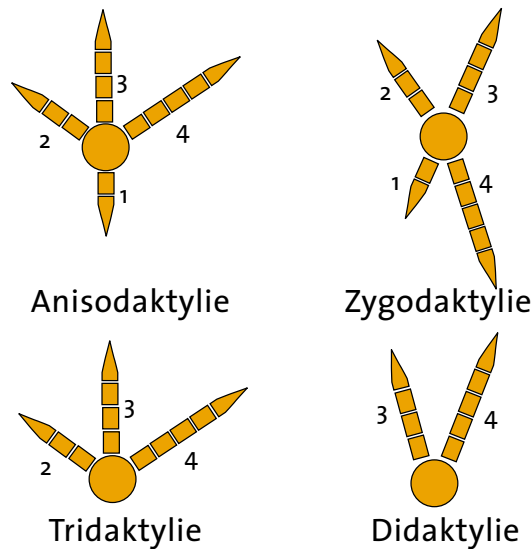
Die molekularen Daten sind bei Papageien durch neuere Untersuchungen gut abgesichert und erlauben den Versuch einer Rekonstruktion der Ausbreitungsgeschichte und Artbildung. Die Analyse der bekannt gewordenen Kreuzungen zeigt enge Verbindungen zwischen den Vertretern der Psittacidae, so dass mindestens diese Hauptfamilie mit ihren etwa 330 Arten als Grundtyp aufgefasst werden kann. Zu den Strigopidae sind keine, zu den Cacatuidae nur unbestätigte Kreuzungen bekannt, so dass es vorläufig offen bleiben muss, ob auch diese Papageien zum gleichen Grundtyp gehören. Eine genauere Betrachtung der Verteilungsmuster einiger Merkmalskomplexe zeigt, dass diese in unterschiedlicher Weise über die Untergruppen verteilt sind. Im Evolutionsmodell sind dafür konvergente Neubildungen erforderlich, die aber wenig wahrscheinlich sind. Im Grundtypmodell wird davon ausgegangen, dass die Anlagen zu den alternativen Strukturen bereits in einer polyvalenten, d. h. genetisch vielfältigen Ausgangspopulation vorhanden waren, und die Artbildung eher einer Spezialisierung als einer Höherentwicklung entsprach.

Insgesamt legen die Kreuzungsergebnisse in Verbindung mit den zahlreichen Gemeinsamkeiten und Merkmalsvernetzungen die Vermutung nahe, dass es sich bei den Papageien um einen einzigen Grundtyp handelt, der in diesem Fall auf Ordnungsebene liegt.

Abb. 2 Der Edelpapagei (*Ecliptus roratus*) gehört zu den wenigen Papageienarten mit deutlicher äußerer Unterscheidung der Geschlechter (Geschlechtsdimorphismus). Die Männchen sind grün, die Weibchen rot gefärbt. (Wikipedia)



Abb. 3 Mögliche Zehenstellungen bei Vögeln. Die Papageien gehören zum zygodaktylen Typ, bei dem von den vier Krallenzehen die beiden mittleren nach vorne und die beiden äußeren nach hinten gerichtet sind. (Nach Wikipedia)



für den Graupapagei (*Psittacus erithacus*), der nach entsprechender Dressur Wörter mit ihrer Bedeutung verknüpfen und eventuell einfache Sätze bilden kann. Viele Arten sind aber auch in der Lage, verschiedenste Probleme zu lösen, z. B. auf einem Dreirad zu fahren (Abb. 4), Gegenstände nach Farben zu sortieren oder Werkzeuge zu gebrauchen.

Die Tiere zeigen meist eine ausgeprägte und lang anhaltende Paarbindung. Vor allem außerhalb der Brutzeit sind sie oft sehr gesellig und kommen manchmal in riesigen Schwärmen vor, die gelegentlich sogar zu gefürchteten Ernteschädlingen werden. Andererseits sind zahlreiche Arten in ihrer Existenz bedroht und zum Teil auch schon in historischer Zeit ausgestorben. Von den rezenten Papageien sind ca. 27% gefährdet (COLLAR et al. 1997); das ist der höchste Anteil aller Vogelordnungen.

Allbekannt ist die Verwendung von Papageien als Käfigvögel. So schätzt man die Zahl der Individuen in Gefangenschaft auf etwa 50 Millionen und dieselbe Zahl für freilebende Tiere. Die meisten Arten sind Höhlenbrüter. Die Jungvögel sind Nesthocker.

Abb. 4 Rad fahrender Papagei (Hellroter Ara = *Ara macao*). (Wikipedia)



Von Körpergröße und Gewicht her weisen Papageien das breiteste Spektrum aller Vogelordnungen auf. Extreme sind der Braunstirnspechtpapagei *Micropsitta pusio* (10 g, 9 cm) sowie der Hyazinth-Ara *Anodorhynchus hyacinthus* (bis 100 cm und 2 kg) bzw. der Eulenzpapagei = Kakapo (*Strigops habroptilus*) (bis 60 cm und 4 kg) (Abb. 8). Männliche und weibliche Tiere haben meist dieselbe äußere Erscheinung und zeigen nur ausnahmsweise einen ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus, so z.B. die Edelpapageien (*Ectectus roratus*, Abb. 2).

Papageien sind heute in der tropischen und subtropischen Zone der Südhalbkugel weltweit verbreitet. Schwerpunkt sind Regenwälder des Tieflandes. Einige Arten kommen auch in der gemäßigten Zone vor. Die größte Artenvielfalt findet sich in Südamerika (Neotropis) und Australasien (Australien mit vorgelagerten Inseln, vgl. den Kasten „Tiergeographische Einheiten der Südhalbkugel“).

Verwandte und Fossilien

Die Suche nach Verwandten der Papageienvögel erwies sich bislang als wenig erfolgreich. Einer der Gründe liegt sicherlich an der geschilderten großen Zahl einzigartiger Merkmale, wodurch die Papageien von anderen Vogelgruppen deutlich abgegrenzt sind. Diese Isolation kommt u.a. darin zum Ausdruck, dass man ihre Einordnung innerhalb der verschiedenen Systeme an ganz verschiedenen Stellen suchen muss und entsprechend neben so unterschiedlichen Ordnungen wie Falken, Sperlingsvögeln, Eulen, Kuckucken, Tauben, Mauerseglern usw. findet (SIBLEY & AHLQUIST 1990, ERICSON et al. 2006, LIVEZEY & ZUSI 2007, HACKETT et al. 2008, usw.), ohne dass einer der Vorschläge allgemeine Anerkennung gefunden hätte. So zeigen etwa die ausführlichen Untersuchungen von WRIGHT et al. (2008), dass keine engeren Schwestergruppenbeziehungen zu irgendwelchen anderen modernen Vögeln bestehen.

Die Fossilüberlieferung der Papageien ist bruchstückhaft und trägt damit ebenfalls nicht zur Frage einer möglichen Herkunft bei. Sichere Belege gibt es erst ab dem Tertiär (vgl. DYKE & MAYR 1999), wobei erste Funde aus dem Eozän (vgl. Tab. 1) stammen (MAYR & DANIELS 1998, DYKE & COOPER 2000, MAYR 2009, WATERHOUSE et al. 2008). Interessanterweise stammen die ältesten Belege aus Europa, wo diese Vogelordnung heute fehlt. Sie gehören zu verschiedenen ausgestorbenen Familien der Ordnung Psittaciformes, z.B. den Pseudasturidae. Der älteste Fund ist nach herkömmlicher Zeitrechnung ca. 54 Millionen Jahre alt. Speziell dieser Fund erinnert schon stark an

heutige Papageien der Familie Psittacidae (WATERHOUSE et al. 2008).

Die Suche nach Verwandten der Papageienvögel erwies sich bislang als wenig erfolgreich.

Aus dem Miozän ist eine erstaunliche Vielfalt von Papageien belegt (MAYR & GÖHLICH 2004). Aus dieser Zeit (vor etwa 20 Millionen Jahren) stammen auch die ersten gesicherten Belege von noch heute lebenden Gattungen (*Cacatua*, *Nandayus*, *Melopsittacus*), also aus ganz verschiedenen Untergruppen.

Obwohl entsprechende Fossilfunde fehlen, gehen einige Autoren aufgrund der molekularen Datenlage von einer Entstehung der Ordnung in der Kreide vor etwa 80 Millionen Jahren aus (z.B. DYKE & MAYR 1999, DE KLOET & DE KLOET 2005, WRIGHT et al. 2008). Es werden also lange Zeiträume postuliert, in denen die Vögel existierten, aber fossil nicht überliefert wurden.

Systematik

Klassische Einteilung

An einer allgemein akzeptierten Untergliederung der Ordnung Psittaciformes fehlt es nach wie vor. Zwar lassen sich bestimmte Gattungsgruppen aufgrund der Ähnlichkeit ihrer Vertreter eindeutig zusammenfassen, so etwa die Neuweltpapageien (Aras), die auf Nektarnahrung spezialisierten Loris oder die Kakadus, aber es wird unterschiedlich bewertet, wie diese Gruppen zueinander stehen, und welcher systematische Rang ihnen jeweils zukommt. Das Spektrum der Möglichkeiten reicht von 1 Familie, wie es u.a. von SMITH (1975) vorgeschlagen wurde, dessen Einteilung viele Autoren gefolgt sind, bis zu maximal 7 Familien (z.B. HOMBERGER 2006).

Namentlich die Frage, ob die Kakadus als selbständige Familie Cacatuidae zu betrachten sind, oder ob die Ordnung nur aus einer einzigen weitgefassten Familie Psittacidae s.l. besteht, wird je nach Autor unterschiedlich beantwortet. Die Kakadus mit ihren nur 21 Arten sind im Wesentlichen auf Australasien beschränkt. Auffälliger Unterschied zu den übrigen Papageien ist die Federhaube, die die Tiere bei Beunruhigung oder Erregung aufstellen können (Abb. 5). Im Anschluss an SMITH (1975) wird oft angegeben, Kakadus hätten im Gegensatz zu den übrigen Papageien eine Gallenblase. Tatsächlich aber fehlt allen Papageien eine Gallenblase, nur ist bei Kakadus der rechte Lebergang oft etwas vergrößert und sieht dann ähnlich aus wie eine Gallenblase (LUMEJ 2011). Das Gefieder ist grund-

Quartär		Holozän
		Pleistozän
Tertiär	Neogen	Pliozän
		Miozän
	Paläogen	Oligozän
		Eozän
		Paleozän

Tab. 1 Geologische Schichten der Erdneuzeit (Känozoikum)

sätzlich weniger farbenprächtiger als das der anderen Papageien und zeigt meist auch keine Interferenzfarben. Die meisten Arten haben eine weiße, graue oder schwarze Grundfärbung. Kakadus sind im Durchschnitt größer als die übrigen Papageien. Zu erwähnen ist die morphologische Sonderstellung der monotypischen Gattung *Nymphicus* (Nymphensittich) (vgl. Abb. 12), weswegen zahlreiche Autoren die Gattung zu den Eigentlichen Papageien gestellt haben (siehe ROWLEY 1997).

Wir folgen hier der bekannten Darstellung der Ordnung im „Handbook of the birds of the world“ durch ROWLEY (1997) für die Kakadus und COLLAR (1997) für die Eigentlichen Papageien (Tab. 2).

Molekulare Untersuchungen

Seit 1997 sind zahlreiche neue Publikationen über die Systematik der Papageien erschienen, ganz überwiegend aufgrund des Vergleiches von DNA-Sequenzen (z.B. DE KLOET & DE KLOET 2005: Intron eines Gens der Z-/W-Chromosomen für 22 Arten, TOKITA et al. 2007: 2 mitochondriale rRNA-Sequenzen für

Tab. 2 Untergliederung der Ordnung der Papageien (Psittaciformes) nach ROWLEY (1997) für die Cacatuidae und COLLAR (1997) für die Psittacidae. Die Zahlen in Klammern geben die Anzahl der Gattungen und Arten an.

Familie Cacatuidae = Kakadus (6:21) Australasien

Unterfamilie Cacatuinae = Weiße und Graue Kakadus (3:14)

Unterfamilie Calyptorhynchinae = Schwarze Kakadus (2:6)

Unterfamilie Nymphicinae = Nymphensittiche (1:1)

Familie Psittacidae = Eigentliche Papageien (78:332)

Unterfamilie Loriinae = Loris oder Honigpapageien (12:53) Australasien (ohne Neuseeland) und Philippinen

Unterfamilie Psittacinae (66:279)

Tribus Psittichadini = Borstenköpfe (1:1) Neuguinea

Tribus Nestorini = Nestorpapageien (1:2) Neuseeland

Tribus Strigopini = Eulenpapageien (1:1) Neuseeland

Tribus Micropsittini = Zwergpapageien = Spechtpapageien (1:6) Neuguinea usw.

Tribus Arini = Aras, Neuweltpapageien oder Keilschwanzsittiche (30:148) Mittel- und Südamerika

Tribus Psittacini = Afrikanische oder Stumpfschwanzpapageien (3:12) Afrika, Madagaskar

Tribus Psittaculini = Edelpapageien (12:66) Australasien, Philippinen, Südinien (und Afrika)

Tribus Platycercini = Plattschwanzsittiche (14:37) Australasien, Neuseeland

Tribus Cyclopsittini = Feigenpapageien (3:6) Australasien, Philippinen



Abb. 5 Weißhaubenkakadu (*Cacatua alba*) mit der für Kakadus typischen, bei Erregung hochgestellten Federhaube. (Wikipedia)

34 Arten, WRIGHT et al. 2008: 2 mitochondriale und 3 chromosomale Gene für 69 Arten, SCHWEIZER et al. 2010: 3 chromosomale Gene für 60 Altweltarten und 1 Neuweltart). Hinzu kommen die Arbeiten von ERICSON et al. (2006: 5 Kerngene) und HACKETT et al. (2008: 19 Genregionen), die die Gesamtheit der Vogelordnungen vergleichend analysieren, wobei erstere zugleich auch zwischen zwei, letztere zwischen sieben repräsentativen Arten der Psittaciformes differenzieren.

Was die Ergebnisse molekularer Untersuchungen angeht, so bergen diese ohne Zweifel sehr nützliche Informationen, z.B. auch für die Grundtypforschung. Sie dürfen aber bezüglich ihrer Aussagekraft nicht überbewertet werden, wie dies heute leider häufig geschieht. Wir verweisen hier auf die ausführliche Darlegung dieser Problematik bei FEHRER (2009).

Betrachten wir zunächst die vergleichende Arbeit von HACKETT et al. (2008), so fällt auf, dass einerseits der die Papageien auszeichnende Ast besonders lang ist, was nach allgemeiner Vorstellung ihre isolierte Stellung deutlich unterstreicht. Andererseits sind die Unterschiede der Untergruppen vergleichsweise gering, was die Einheitlichkeit der Ordnung bestätigt.

Hinsichtlich der molekularen Untergliederung innerhalb der Ordnung sind erwartungsgemäß je nach verwendeten Sequenzen und Methoden gewisse Unterschiede zu verzeichnen, doch halten sich diese bei den Papageien überraschenderweise in engen Grenzen. Daher können hier stellvertretend die Ergebnisse der besonders umfangreichen Arbeit von WRIGHT et al. (2008) vorgestellt und die Unterschiede zu der bisher üblichen Einteilung diskutiert werden. Das zugehörige Phylogramm ist in Abb. 6 wiedergegeben, in der u.a. auch die systematische Gliederung nach COLLAR (1997) und

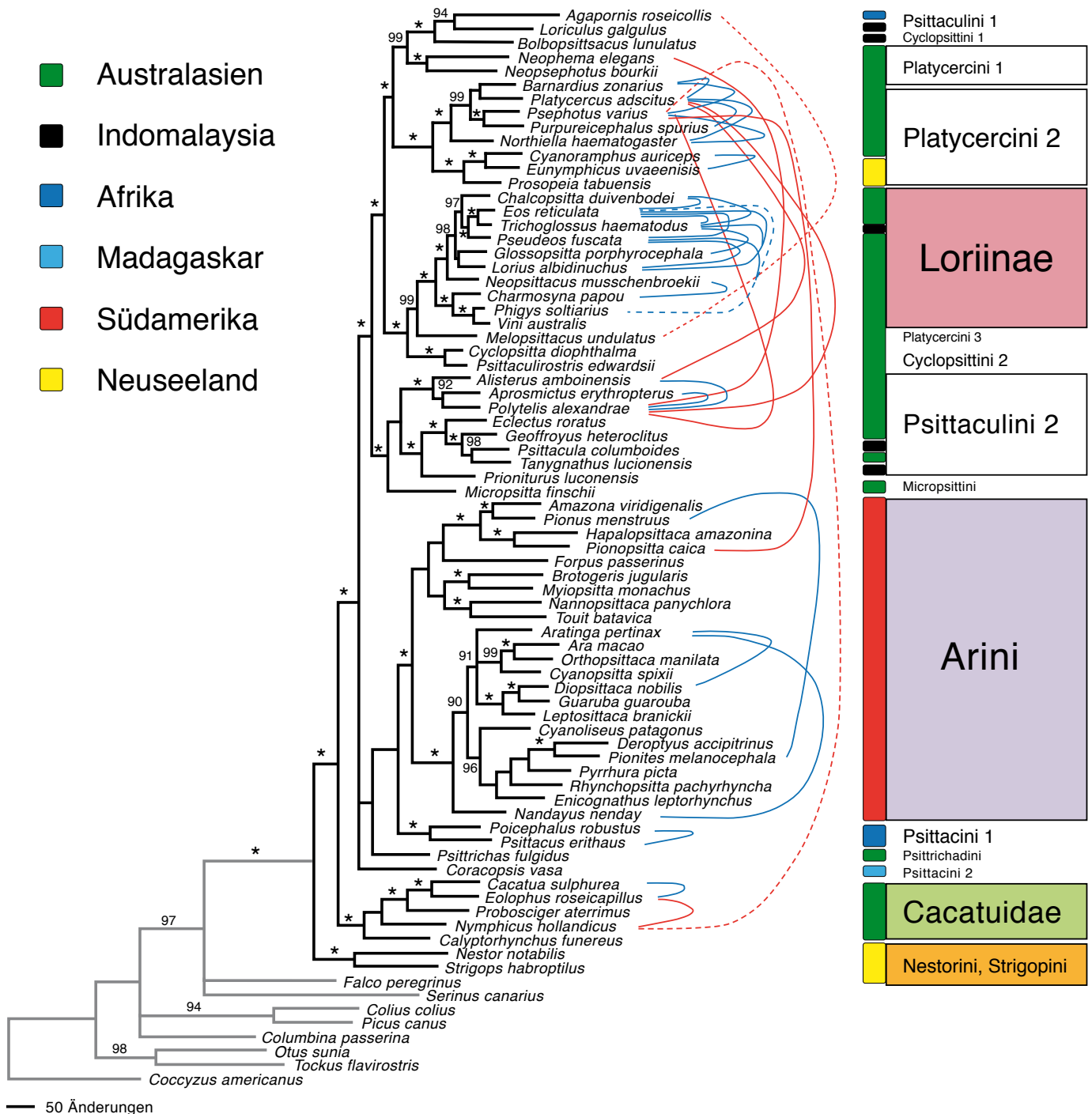
ROWLEY (1997) zum Vergleich angegeben ist.

1. Markantestes Ergebnis ist die Position der insgesamt nur drei Arten umfassenden neuseeländischen Triben (= Gattungsgruppen) **Nesotorini** und **Strigopini** (Abb. 8) als Schwestergruppe aller übrigen Papageien. Dies geht aus allen genannten molekularen Untersuchungen übereinstimmend hervor. Daher werden diese Arten in neueren Veröffentlichungen anders als bei COLLAR (1997) nicht mehr als Teil der Psittacidae, sondern als eigene Familie Strigopidae (= Neuseelandpapageien) aufgefasst (zuerst von CHRISTIDIS & BOLES 2008). Dies knüpft an einige ältere Vorschläge an, in denen jeder der beiden Gruppen der Rang einer Familie zukam (vgl. HOMBERGER 2006, WRIGHT et al. 2008).

2. Die Abgrenzung der **Cacatuidae** wird bestätigt (Ausnahme DE KLOET & DE KLOET 2005). Die Unterschiede zwischen den einzelnen Vertretern der Kakadus sind nicht so groß, dass weiterhin eine Aufgliederung in Unterfamilien gerechtfertigt erscheint. Der vom Habitus her an die Plattschweifsittiche erinnernde Nymphensittich (*Nymphicus hollandicus*, Abb. 12) gehört nach den molekularen Daten eindeutig zu den Kakadus. Ansonsten ist die Stellung der sechs Gattungen zueinander bei den einzelnen Autoren unterschiedlich, nur die Gattung *Cacatua* s.l. (mit *Eolophus* und *Callocephalon*) bildet immer eine Einheit.

3. Innerhalb der **Psittacidae** sind die genetischen Unterschiede vergleichsweise gering, so dass man diese große Familie als Einheit betrachten kann. Eine isolierte Stellung nimmt der in Madagaskar beheimatete schwarz gefärbte Vasa- oder Rabenpapagei (*Coracopsis*, Abb. 9) ein. Er wird bei COLLAR (1997) zu den Psittacini gestellt, was aber nicht mehr gerechtfertigt ist. Ebenfalls isoliert steht der in Neuguinea beheimatete Borstenkopf (*Psitttrichas fulgidus*). Er fällt durch sein ungefedertes, geierartiges Gesicht auf (Abb. 10). Seine Sonderstellung kommt bereits bei COLLAR zum Ausdruck, der die Gattung in die monotypische Tribus Psitttrichadini stellt.

Eine klar abgegrenzte, monophyletische Gruppe sind die Aras (Arini), die mit 148 Arten die größte aller Papageiengruppen ausmachen und ausschließlich in der Neuen Welt vorkommen. Diese Linie zweigt in der Nähe der Basis der übrigen Eigentlichen Papageien ab. Diese umfassen alle übrigen Triben der Psittacidae. Dazu gehören die artenreichen Gruppen der Edelpapageien (Psittaculini 1 und 2) und der Plattschweifsittiche (Platycercini 1, 2 und 3), die kleine Gruppe der Feigenpapageien (Cyclopsittini 1 und 2) sowie die Psittacini 1 (Afrikanische Papageien), die sich aber alle als polyphyletisch erweisen. So werden



z.B. die Fledermauspapageien (*Loriculus*, Südindien bis Neuguinea, Ernährung von Nektar usw.) und *Agapornis* (Unzertrennliche; tropisches Afrika inkl. Madagaskar) nicht mit den übrigen Psittaculini gruppiert. Der bekannte Wellensittich (*Melopsittacus undulatus*) findet sich nicht bei den übrigen Platycercini, die wiederum selbst in zwei getrennte Linien fallen.

Inmitten all dieser Gruppen sind die Loris angesiedelt, die zwar in sich monophyletisch sind, aber nun nicht weiterhin allen übrigen Psittacidae im Rang einer Unterfamilie Loriinae (oder gar Familie Loriidae) gegenübergestellt werden können. Es bleibt noch die monotypische Gattungsgruppe der Zwergpapageien (Micropsittini), die je nach Autor unterschied-

lich eingeordnet wird.

An dieser Stelle sei erwähnt, dass nach Bekanntwerden der molekularen Daten unterschiedliche Versuche vorgelegt wurden, diese in die bestehenden Einteilungssysteme zu integrieren, so z.B. von PETERSON (2010) und BOYD (2010), worauf hier aber nicht eingegangen werden soll.

Historische Biogeographie der Papageien

Die erstaunliche weitgehende Übereinstimmung der umfangreichen Phylogramme, besonders der von WRIGHT et al. (2008) und SCHWEIZER et al. (2010), trotz unterschied-

Abb. 6 Links: Molekularer Baum (Phylogramm) der Papageien nach WRIGHT et al. (2008), Bayes'sche Analyse, basierend auf nicht codierenden Bereichen von drei Kerngenen und codierenden Bereichen von zwei mitochondrialen Genen. Die Zahlen bedeuten Wahrscheinlichkeiten in Prozent, * = 100%.

Ergänzt sind die gattungsübergreifenden (blau) und tribusübergreifenden (rot) Hybriden (vgl. Text); - - - = fragliche Kreuzungen.

Mitte: Geographische Verbreitung.

Rechts: Zum Vergleich die Systematik nach ROWLEY (1997) und COLLAR (1997) mit den Familien Cacatuidae und Psittacidae (Tab. 2).

Tiergeographische Einheiten der Südhalbkugel

In der Tiergeographie unterscheiden sich die Bezeichnungen der Großräume von den bekannten Zuordnungen zu den heutigen Kontinenten. Das hängt mit dem anzunehmenden Auseinanderdriften der Superkontinente Laurasia bzw. auf der Südhalbkugel Gondwana während der Jura- oder Kreidezeit zusammen (vgl. Abb. 7). So gehört z.B. Neuseeland nicht zu Australien. Madagaskar ist von Afrika getrennt. Als Australasien bezeichnet man Australien mit einem Teil der nördlich vorgelagerten Inselwelt bis zu einer als Wallaceinie bezeichneten Grenzlinie. Größte Insel ist Neuguinea, nach Nordwesten hin zählen noch die Inseln Flores und Celebes (= Sulawesi) dazu. Die westlich bzw. nördlich gelegenen Inseln, also etwa Borneo, Java und Sumatra sowie die Philippinen, werden hingegen gemeinsam mit Hinterindien und Indien zu Indomalaysia zusammengefasst.

licher Gene spricht offensichtlich dafür, dass diese die tatsächliche Artbildung widerspiegeln. Dazu passt auch das unerwartete Ergebnis, wonach der von Judith FEHRER (pers. Mitt.) auf Basis der Daten von WRIGHT et al. berechnete molekulare Baum ebenfalls zu weitgehender Übereinstimmung kommt, obwohl dort bewusst Außengruppen weggelassen wurden, um auf jeden Fall eine Verzerrung der Beziehungen der Papageien untereinander zu vermeiden, und auch mitochondriale DNA-Sequenzen unberücksichtigt blieben, weil diese als kodierende Gene stark der Selektion unterliegen und daher das Bild verfälschen können.

Auffällig ist in der Tat die Übereinstimmung der verschiedenen Linien mit der geographischen Verbreitung (vgl. dazu den Kasten), die zur schnelleren Orientierung als weitere Spalte in Abb. 6 eingetragen ist.

WRIGHT et al. (2008) sehen in ihren Ergebnissen eine Unterstützung für die These der australasiatischen Entstehung der heutigen

Papageien im Kontinent Gondwana während der Kreidezeit nach der Abtrennung von Afrika usw. SCHWEIZER et al. (2010) gehen der Frage der Ausbreitung im Detail nach und interpretieren ihre Daten so, dass zunächst Radiationen der Papageien in Australasien und Antarctica während der Kreidezeit (oder kurz danach) stattfanden, die im frühen Tertiär zu mehrfachen transozeanischen Besiedlungsereignissen mit jeweils nachfolgenden weiteren Radiationen führten (Abb. 7).

In teilweiser Anlehnung an SCHWEIZER et al. und in Übereinstimmung mit dem abgebildeten Phylogramm (Abb. 6) könnte die Situation vielleicht so ausgesehen haben: Alle heutigen Vertreter der Ordnung Psittaciformes gehen auf Populationen im Bereich Australasien zurück. Sehr früh sind die Vorfahren der heutigen Nestorini und Strigopini (jetzt Familie Strigopidae) nach Neuseeland eingewandert und haben sich den dortigen sehr speziellen Lebensbedingungen angepasst. Diese waren u.a. durch das Fehlen von Landsäugetieren geprägt, so dass z.B. der merkwürdige Eulenpapagei (*Strigops habroptilus*) (Abb. 8) als weitgehend flugunfähiger Vogel konkurrenzfähig war.

Eine weitere frühe Abspaltung ist die der Cacatuidae, deren Vertreter im Bereich Australien und vorgelagerter Inselwelt blieben.

Die ursprünglichen Psittacidae haben sich parallel zu den Cacatuidae in Australasien ausgebreitet. Von dort aus wurden in unterschiedlichen Ereignissen zunächst einerseits Madagaskar (*Coracopsis*, Abb. 9), Neuguinea (*Psittarchas*, Abb. 10) und Afrika (*Psittacus*, *Poicephalus*) besiedelt (Psittacini 1 + 2 im Sinne der Abb. 6 und Psittarchadini) und andererseits Südamerika (Arini). Die DNA-Vergleiche sprechen deutlich dafür, dass die Vielfalt der Aras (Arini) mit ihren 148 rezenten Arten auf ein einziges Besiedlungsereignis zurückgehen dürfte.

Die restlichen Arten entwickelten und spezialisierten sich weitgehend innerhalb Australasiens mit gelegentlichen Besiedlungen von Madagaskar/Afrika (*Agapornis*) und von Indomalaysia, und zwar relativ früh durch *Loriculus* und *Bolbopsittacus* (ganz oben in Abb. 6) und erst später durch einzelne Vertreter der Loriinae und Psittaculini, die entsprechend jeweils allernächste Verwandte in Australasien haben.

Analyse der Hybridisierungen

Da Papageien zu den häufigsten in Gefangenschaft gehaltenen Vögeln gehören, ist in dieser Vogelordnung Hybridisierung verbreitet. Man kennt die beachtliche Gesamtzahl von ca. 260 Hybriden (MCCARTHY 2006), und das obwohl viele Populationen geographisch oder ökologisch getrennt sind, zahlreiche Arten wegen



Abb. 7 Ausbreitung der heutigen Papageien im mittleren Eozän (vgl. Tab. 1), nach SCHWEIZER et al. (2010), ergänzt.

ihrer Seltenheit und Gefährdung für Kreuzungen nicht in Frage kommen, und außerdem viele Züchter gerade bei Papageien eine Vermischung von Arten ablehnen. Zuverlässige Berichte gibt es trotz allem von knapp der Hälfte der Papageien-Arten und einem Drittel der Gattungen. Hybridisierungen im Freiland sind bei Papageien vergleichsweise selten, solche zwischen verschiedenen Gattungen die Ausnahme (nur 8 bekannte Fälle). Das bedeutet, dass die uns vorliegenden Meldungen über Hybriden nicht das widerspiegeln, was biologisch möglich wäre, sondern im Wesentlichen davon abhängen, wie häufig die Vögel in Gefangenschaft gehalten werden, und welche Möglichkeiten zur Hybridisierung dort gegeben sind.

Von den beobachteten Hybriden sind ca. 80 gattungsübergreifend und liefern 40 Kombinationen von Gattungspaaren, wovon wiederum 6-7 tribusübergreifend sind. Spitzenreiter ist die Gattung der Plattschweifsittiche (*Platycercus*), die mit sechs verschiedenen Gattungen Hybriden geliefert hat, davon drei aus anderen Triben.

Um ein anschauliches Bild von der Gesamtsituation der Hybridisierungsereignisse zu vermitteln, wurden alle gattungsübergreifenden Kreuzungen in das Phylogramm in Abb. 6 eingetragen. Einzelheiten dazu können dem Kasten „Nähere Informationen zu den Hybriden“ entnommen werden. Wie zu erkennen ist, finden sich zahlreiche Verbindungen zwischen den verschiedenen Gattungen und Gattungsgruppen der Eigentlichen Papageien (Psittacidae). Die artenreichen Gruppen Arini, Psittaculini und Platycercini sind kreuzungsmäßig miteinander verbunden, und die Loriinae erscheinen in keinem der neuen molekularen Bäume von den beiden letztgenannten Triben isoliert. Die Hybridisierungen scheinen also die Zugehörigkeit aller Psittacidae (ohne Strigopidae und Cacatuidae) zu einem Grundtyp zu rechtfertigen. Das entspricht 76 Gattungen und 329 Arten.

Auch innerhalb der Kakadus (Cacatuidae) gibt es Querverbindungen. Hier ist besonders auf die Hybride zwischen Nymphensittich (*Nymphicus*) und Rosakakadu (*Eolophus*) hinzuweisen (Abb. 12), die weiter auseinander stehende Gattungen verbindet. So können auch die Cacatuidae als Kreuzungsgemeinschaft aufgefasst werden.

Wegen der engen Beziehungen zwischen Kakadus und Eigentlichen Papageien wäre es besonders interessant zu wissen, ob es Hybriden gibt, die diese beiden Familien verbinden. Es gibt entsprechende Angaben (s.u.). Sie sind aber leider nicht ausreichend belegt. Kreuzungen zwischen den Nestorini/Strigopini (= Strigopidae) und Vertretern der beiden anderen



Abb. 8 Der Eulenpapagei (*Strigops habroptilus*), ein nachtaktiver, flugunfähiger Vogel Neuseelands. Er ist Vertreter der neu aufgestellten Familie Neuseelandpapageien (Strigopidae). (animal.discovery.com)

Familien sind bisher nicht bekannt geworden. Daher muss von den Kreuzungen her offen bleiben, ob die Kakadus und die Neuseelandpapageien, die insgesamt nur 7% der Papageienarten ausmachen, zum gleichen Grundtyp gehören wie die Eigentlichen Papageien.

Aufgrund der Gesamtdatenlage würde aber vieles dafür sprechen, alle heutigen Papageien (ca. 350 Arten) als Grundtyp zu betrachten. Ob auch ausgestorbene Papageienfamilien wie die Pseudasturidae zum gleichen Grundtyp gehören, muss offen bleiben. Selbst wenn man vorläufig nur die Familie der Eigentlichen Papageien (Psittacidae) als Grundtyp wertet, bleibt festzuhalten, dass dieser Grundtyp mit ca. 330 Arten vom Umfang her auf gleicher Höhe liegt wie der größte bislang bei Tieren beschriebene Grundtyp der Kolibris (ebenfalls ca. 330 Arten) (WELLER 1999).

Zusätzliche Grundtypkriterien, Merkmalskonflikte und Polyvalenz

Nach der Definition von SCHERER (1993a) ist die taxonomische Einheit des Grundtyps nach Möglichkeit zunächst durch Kreuzungsverträglichkeiten zu definieren. Es sollten aber zusätzliche Kriterien erfüllt sein, die im Falle unzureichender oder nicht möglicher Kreu-

Abb. 9 Großer Vasa- oder Rabenpapagei (*Coracopsis vasa*), ein systematisch isoliert stehender Vogel Madagaskars. (Wikipedia)

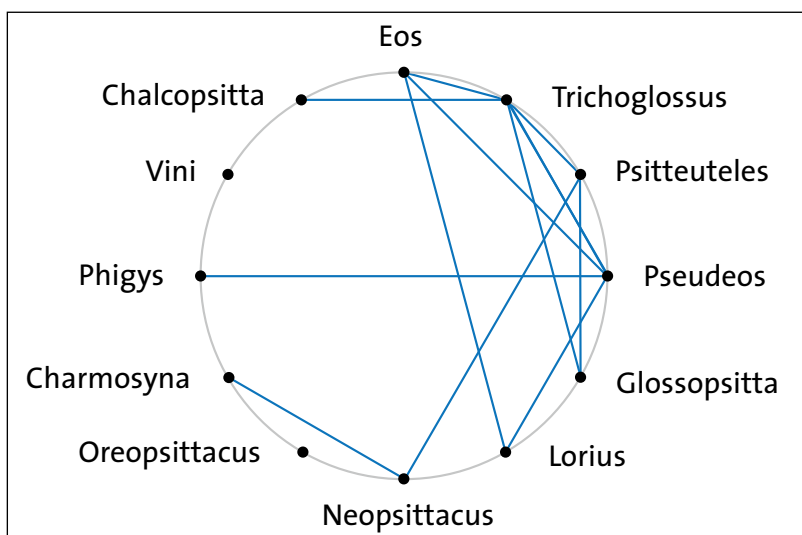




Abb. 10 Der Borstenkopf (*Psittirichas fulgidus*), ein Vogel Neuguineas. Systematisch steht er ebenfalls isoliert. Der Kopf erinnert durch das Fehlen von Federn an den eines Geiers. (Wikipedia)

Abb. 11 Hybridisierungen zwischen den Gattungen der Loris (Loriinae).

zungen auch an deren Stelle treten können. Dies ist zum einen nach außen die eindeutige und unwidersprochene Abgrenzung aller zugehörigen Taxa von anderen Gruppen durch entsprechende Synapomorphien (gemeinsame abgeleitete Merkmale) und zum anderen nach innen die enge Verbindung der Arten untereinander, d.h. ihre morphologische und genetische Kontinuität. Für die Psittaciformes trifft dies eindeutig zu, so dass man schon von daher geneigt sein könnte, sie als Grundtyp aufzufassen.



Der Grundtypgedanke geht davon aus, dass die Ausgangspopulation polyvalent (d.h. genetisch vielfältig) war, und die Artbildungsprozesse eher einer Spezialisierung im Rahmen mikroevolutiver Prozesse als einer Höherentwicklung entsprechen. Am Beispiel der Kakadus sollen die beiden Alternativmodelle verglichen werden: ROWLEY (1997) greift ein von SMITH (1975) unter der üblichen Maßgabe von Höherentwicklung vorgeschlagenes Modell für die Evolution der Papageien auf (Abb. 13). Der Weg bis hin zur Gattung *Cacatua* ist danach durch eine Abfolge von Verlusten und Neuerwerben gekennzeichnet: Die Vorfahren der Papageien besaßen eine Gallenblase (genauer gesagt, was man damals dafür hielt, s.o.), die der zu den Eigentlichen Papageien führende Hauptast wieder verlor, während die Kakadus sie behielten. Danach ging die Fähigkeit zur Ausbildung jener Federstrukturen verloren, die sonst bei Papageien die schillernden Interferenzfarben ermöglichen. Der Nymphensittich verlor die Verhaltensweise des Überreichens von Futter bei der Balz, erwarb aber die Fähigkeit, den Kopf über den gesenkten Flügeln zu kratzen. Schließlich verloren *Cacatua* und *Eolophus* die Fähigkeit zur Ausbildung horizontal gestreifter Federn.

Im Vergleich zu dieser Abfolge von Gewinn und Verlust, die auch die Frage nach der Neuentstehung der zugehörigen Baupläne aufwirft, scheint die Annahme naheliegend, dass die Grundtypen auf eine polyvalente Ausgangspopulation zurückgehen, die diese verschiedenen Möglichkeiten bereits besaß, ohne dass die zugehörigen Gene alle für die morphologische Ausprägung genutzt wurden.

Zum Konzept der polyvalenten Stammformen passt auch die Beobachtung bei vielen der bisher untersuchten Grundtypen, dass sich je nach betrachtetem Merkmal für eine taxonomische Klassifikation unterschiedliche Einteilungen ergeben, und die Kombination mehrerer Merkmale zu Konflikten führt. Auch bei den Papageien gibt es mehrere solcher Merkmalskonflikte, deren Ursachen üblicherweise in einer mehrfachen konvergenten Neubildung der zugehörigen Strukturen während der Evolution gesehen werden (vgl. HOMBERGER 2006). Dazu einige Beispiele:

1. Pinselzunge: Loris (Loriinae) besitzen eine lange, schmale Zunge, deren Spitze dicht mit haarförmig verlängerten Hornpapillen besetzt ist (Abb. 14). Mit ihrer Hilfe können sie Nektar, Pollen, weiche Fruchbestandteile usw. aufsaugen. Beim Zurückziehen der Zunge wird der Nektar an Hautfalten im Gaumen ausgedrückt. Nun gibt es aber solche Pinselzungen selten auch bei anderen Papageien, nämlich bei den Fledermauspapageien (*Loricu-*

Nähere Informationen zu den Hybriden

Im Hinblick auf die Auflistung und Analyse der bekannt gewordenen Hybridisierungen war es ein günstiger Umstand, dass durch das kürzlich erschienene Werk „Handbook of avian hybrids of the world“ von Eugene McCARTHY (2006) eine aktuelle und weitestgehend kritische Zusammenstellung von Vogelhybriden vorliegt. Dieser Arbeit konnten die meisten der hier aufgeführten Kreuzungen entnommen werden, und auch bezüglich näherer Details und Quellenangaben kann auf die Angaben dieses Buches verwiesen werden. Das genannte Werk löst quasi die ältere zusammenfassende Publikation „Bird hybrids“ von GRAY (1958) ab, die inzwischen nicht mehr aktuell ist und auch einige ältere fragwürdige Angaben enthält. Eine Auflistung der Kreuzungen findet sich im Übrigen auch im Internet in der „Bird Hybrids Database“ (DUMONT 2010), die in erster Linie auf McCARTHY (gelegentlich auch GRAY und weitere Autoren) zurückgeht; leider wird in dieser Datenbank nicht zwischen gesicherten und fraglichen Fällen unterschieden.

Aus anderen Quellen stammen folgende Angaben über Kreuzungen:

Cacatuidae: *Eolophus roseicapillus* x *Nymphicus hollandicus* (MARSHALL 2005a).

Arini: *Aratinga holochlora*, *mitrata*, *leucophthalmus* x *Diopsittaca nobilis* (SILVA 1996), *Diopsittaca nobilis* x *Propyrrhura*

maracana (SILVA 1996). **Platycercini/Psittaculini:** *Neophema splendida* x *Polytelis alexandrae* (MARSHALL 2005b).

Bezüglich der in Abb. 6 eingezeichneten Kreuzungen ist noch anzumerken, dass nicht berücksichtigt wurde, ob innerhalb einer Gattung eine für die Kreuzung verwendete Art auch mit der für das Phylogramm verwendeten Art identisch ist. Außerdem konnten wegen der Unvollständigkeit der dort ausgewählten Gattungen die folgenden Kreuzungen nicht eingetragen werden: **Cacatuidae:** *Cacatua* x *Callocephalon*, *Callocephalon* x *Eolophus*. **Arini:** *Anodorhynchus* x *Ara*, *Ara* x *Propyrrhura*, *Cyanopsitta* x *Propyrrhura*, *Diopsittaca* x *Propyrrhura*. **Loriinae:** *Glossopsitta* x *Psitteuteles*, *Neopsittacus* x *Psitteuteles*, *Psitteuteles* x *Trichoglossus*.

Ein Blick auf Abb. 6 zeigt, dass es bei den **Eigentlichen Papageien (Psittacidae)** zahlreiche Hybridverbindungen innerhalb der Untergruppen gibt, aber z. T. auch solche, die die

Untergruppen verbinden. Besonders auffällig sind die zahlreichen Kreuzungen zwischen den im Phylogramm getrennt stehenden Plattschweifsittichen (Platycercini 2) und den Edelpapageien (Psittaculini). Bemerkenswert ist u.a. die von McCARTHY (2006) noch nicht aufgeführte tribusübergreifende Kreuzung zwischen einem 40 cm großen Prachtsittich-Weibchen (*Polytelis alexandrae*) und einem nur 20 cm großen Glanzsittich-Männchen (*Neophema splendida*) (MARSHALL 2005b; <http://www.talkingbirds.com.au/scarlet.php>), die von dem bekannten australischen Papageienkenner J. M. FORSHAW bestätigt wurde.

Bei den Loris (Loriinae) sind Hybridisierungen besonders häufig, so dass 10 von 12 Gattungen

nicht übersehen werden, dass durch erfolgreiche Hybridisierungen auch weit auseinanderstehende Gattungen verbunden sind, z.B. *Aratinga* mit *Nandayus* oder *Pionus* mit *Pionites*. Fotos zu den Arini-Hybriden sind im Internet zu finden unter: <http://animal-world.com/encyclo/birds/macaws/HybridMacaws.php>. Da Neuwelt- und Altweltarten durch die Kreuzung *Pionopsitta pileata* (Arini) x *Platycercus elegans* (Platycercini) verbunden sind, kann man wohl davon ausgehen, dass mindestens alle Vertreter der Psittacidae (ohne Nestorini + Strigopini) dem gleichen Grundtyp angehören. Das entspricht 76 Gattungen und 329 Arten.

Die Kakadus (Cacatuidae) sind kreuzungsmäßig untereinander recht gut verbunden: *Cacatua* x *Eolophus*, *Callocephalon* x *Eolophus*, *Eolophus* x *Nymphicus*. Da ROWLEY (1997) in seiner hier zugrunde gelegten Systematik bei den Kakadus drei Unterfamilien unterscheidet, ist übrigens die Kreuzung *Eolophus roseicapillus* (Rosakakadu, engl. Galah) x *Nymphicus hollandicus* (Nymphensittich, engl. Cockatiel) als unterfamilienübergreifend zu werten, und in der Tat verbindet sie zwei sehr unterschiedliche Vögel (Abb. 12). Die Hybride ist steril. Sie wurde von der australischen Züchterin Nikki WANN entdeckt (MARSHALL 2005a), bekam den Namen „Galatiel“, das ist die (Kurzform von Galah x Cockatiel), und erlangte internationale Berühmtheit. Informationen und Bilder



Abb. 12 Links: „Galatiel“, Hybride zwischen Rosakakadu (*Eolophus roseicapillus*) und Nymphensittich (*Nymphicus hollandicus*). Rechts: die zugehörigen Eltern. Der Nymphensittich ist an der gelben Haube erkennbar. (Fotos: Lloyd MARSHALL, mit freundlicher Genehmigung)

bzw. 47 von 53 Arten direkt oder indirekt verbunden sind. Man vergleiche hierzu die besser aufgelöste und vollständige Darstellung in Abb. 11. Zwar fehlen bei den Loris die Verbindungen zu anderen Papageien, doch kann man wegen der Einbettung dieser Unterfamilie zwischen den mehrfach miteinander vernetzten Triben Platycercini und Psittaculini die Altweltarten als Kreuzungsgemeinschaft betrachten.

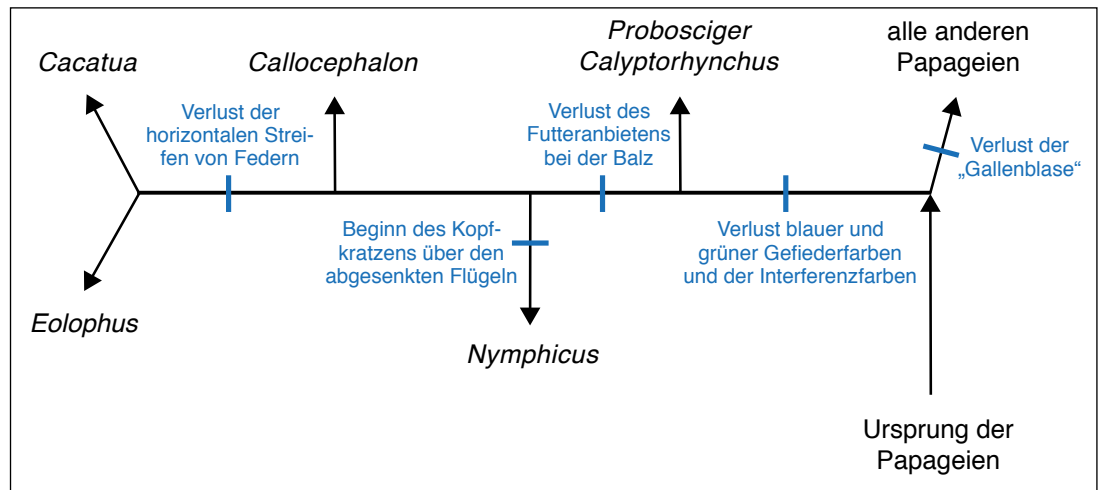
Bei den afrikanischen Papageien sind die beiden in Abb. 6 als „Psittacini 1“ bezeichneten Gattungen kreuzungsmäßig verbunden. Von der dritten, isoliert stehenden Gattung *Coracopsis* (Vasapapagei, Abb. 9) – in Abb. 6 vorläufig als „Psittacini 2“ bezeichnet – sind keine Hybriden bekannt.

Bei der artenreichen Gruppe der Arini sind es mit 8 von 30 Gattungen vergleichsweise wenig (4 im Diagramm nicht eingezeichnete Kreuzungen sind oben aufgeführt). Doch darf

finden sich z.B. unter <http://www.talkingbirds.com.au/galatiel.php>, vgl. auch <http://www.flickr.com/photos/mfids/2990743896>. Der Bericht wurde oft angezweifelt, doch ist der Vogel von namhaften Ornithologen in Augenschein genommen und als Hybride bestätigt worden. Durch die Kreuzung dieser weit auseinanderstehenden Gattungen können die Cacatuidae (6 Gattungen, 21 Arten) auf jeden Fall als zum gleichen Grundtyp gehörend aufgefasst werden, zumal die Kreuzungspartner *Eolophus* und *Nymphicus* in vielen Systemen als Extreme innerhalb der Familie angesehen werden.

Bei den Nestorini/Strigopini (Strigopidae) mit ihren insgesamt nur drei rezenten Arten gibt es eine Hybride zwischen den beiden *Nestor*-Arten (vgl. Abb. 15). Wegen der Ausgliederung aus den Psittacidae wären natürlich Hybriden mit anderen Papageien von besonderem Interesse, sind aber leider bisher nicht bekannt geworden.

Abb. 13 Überblick über die Evolution der Kakadus nach SMITH (1975) aus ROWLEY (1997).



lus; Psittaculini) und den Schwalbensittichen (*Lathamus*, steht *Cyanoramphus* nahe; Platycercini). Die Pinselzunge erscheint somit in drei verschiedenen Linien, wäre also nach gängiger Evolutionsvorstellung mindestens dreimal unabhängig voneinander entstanden. Außerdem gibt es Andeutungen einer Pinselzunge bei den Feigenpapageien (Cyclopsittini: *Cyclopsitta* und *Psittaculirostris*, wohl auch *Bolbopsittacus*), die sich ebenfalls von Früchten und Nektar ernähren. Pinselzungen sind ganz offensichtlich eine Anpassung an die Ernährungsweise. Sie finden sich auch bei gewissen Fledermäusen und z.B. der Vogelfamilie der Honigfresser (Meliphagidae).

Verschiedene Phänomene lassen die scheinbare Kluft zwischen Kakadus und den übrigen Papageien niedrig erscheinen.

2. Musculus masseter: TOKITA et al. (2007) untersuchten das Vorkommen des auf Papageien beschränkten speziellen Gesichtsmuskels

Musculus masseter und fanden folgende bemerkenswerte Verteilung: Bei den Strigopidae tritt er bei *Strigops* auf, nicht aber bei *Nestor* (!), bei den Cacatuidae kommt er generell vor, bei den Psittacidae fehlt er in einigen Triben (z.B. Psittacini, Micropsittini), in anderen gibt es Arten mit und solche ohne diese Struktur (z.B. Arini, Platycercini). Im Vergleich mit dem von denselben Autoren aufgrund von mitochondrialen rRNA-Sequenzen aufgestellten Stammbaum kommen TOKITA et al. zu dem Schluss, dass es eine wiederholte, konvergente Entstehung dieser Struktur gegeben haben muss. Dasselbe würde auch für die von WRIGHT et al. (2008) und SCHWEIZER et al. (2010) erstellten molekularen Bäume zutreffen. Dabei ist die Aussage der Autoren interessant, dass auch der Suborbitalbogen (suborbital arch), eine weitere auf Papageien beschränkte Schädelstruktur, in ihrem Verteilungsmuster von dem des Musculus masseter verschieden ist, d.h. ein anderes Muster der konvergenten Neubildung verlangt.

Abb. 14 Allfarblori (*Trichoglossus haematodus*) mit Pinselzunge. (© Guido BOHN, Abdruck mit freundlicher Genehmigung)



3. Der Sittich-Habitus: In ganz unterschiedlichen Papageiengruppen (Platyercini, Psittaculini, Arini, Cacatuidae) findet man schlanke, langschwänzige Vertreter, die meist als Sittiche bezeichnet werden. Sie sind aber nicht näher miteinander verwandt. Offenbar gehört auch der Sittich-Habitus zu den Erscheinungen, die mehrfach konvergent auftreten. Besonders auffällig ist das beim Nymphensittich (*Nymphicus*) (Abb. 12), den man aufgrund seines Äußeren kaum für einen Kakadu halten würde (abgesehen von der Haube).

4. Abspreizen von Kopffedern. An dieser Stelle sei auch auf den zu den Aras (Arini) zählenden Fächerpapagei (*Deroptyus accipitrinus*) hingewiesen, einem Neuweltpapagei, der ähnlich wie Kakadus in der Lage ist, bei Erregung bestimmte Kopffedern abzuspreizen, hier in Form einer auffälligen Halskrause (Abb. 16). Phänomene dieser Art lassen die scheinbare Kluft zwischen Kakadus und den übrigen Papageien niedrig erscheinen, vor allem wenn man davon ausgeht, dass die Stammform bereits über das Programm zum Aufstellen von Nackenfedern verfügte. Bei dem geringen genetischen Abstand zu anderen Vertretern der Arini (Abb. 6) ist die Annahme einer Neubildung der zugehörigen morphogenetischen Programme höchst unwahrscheinlich.

Fazit und Ausblick

Aufgrund der Kreuzungsbeziehungen, der isolierten Stellung und der internen Einheitlichkeit in Morphologie und Genetik stellen die Eigentlichen Papageien (Familie Psittacidae) einen Grundtyp dar, der ca. 330 Arten umfasst. Es ist wahrscheinlich, dass auch die beiden artenarmen Familien Strigopidae (Neuseelandpapageien) und Cacatuidae (Kakadus) zum selben Grundtyp gehören. Doch wäre es sehr wünschenswert, wenn dies durch neuere Kreuzungsergebnisse bestätigt werden könnte, da zu den rezenten Arten der Strigopidae bisher noch keine und zu den Cacatuidae nur unzureichend belegte Kreuzungen bekannt sind.

Anmerkungen und Danksagungen

Die vorliegende Arbeit ist die überarbeitete und ergänzte deutsche Version der im März 2010 am LM Engströms Gymnasium in Göteborg (Schweden) eingereichten Projektarbeit von Lorents LANDGREN und Lukas GUSTAFSSON mit dem Titel: Papegojägla och grundtypsbegreppet. Hybridisering i ordningen Psittaciformes ur ett taxonomiskt perspektiv. Nach einer in Schwedisch geschriebenen allgemeinen Einleitung über Grundtypen, auf die hier unter Verweis auf SCHERER (1993a, b) und JUNKER & SCHERER (2006) verzichtet werden kann, ist der Hauptteil in



Abb. 15 Der Kea oder Bergpapagei (*Nestor notabilis*), eine etwa 45 cm lange Vogelart der Nestorpapageien (*Nestorini*). (Wikipedia).



Abb. 16 Der Fächerpapagei (*Deroptyus accipitrinus*) spreizt wie sonst nur die Kakadus bei Erregung Federn des Kopfbereiches ab. (Foto: Wikipedia)

Englisch verfasst: „Hybridization and arrangement of Psittaciformes from a taxonomic view.“ Für wichtige Anregungen zur ersten Fassung der Projektarbeit sei auch an dieser Stelle Frau Dr. Sheena TYLER und Herrn Dr. Per LANDGREN herzlich gedankt.

Für wertvolle Hinweise zur deutschen Version danken wir Herrn Dr. André WELLER und Frau Dr. Judith FEHRER.

Literatur

- BOYD HJ (2010) TAXONOMY in flux: Version 2.55, November 16, 2010 [IOC] <http://jboyd.net/Taxo/List12.html#psittaciformes>
- BURTT EH JR, SCHROEDER MR, SMITH LA, SROKA JE & MCGRAW KJ (2010) Colourful parrot feathers resist bacterial degradation. *Biol. Lett.* 6. doi:10.1098/rsbl.2010.0716.
- CHRISTIDIS L & BOLES WE (2008) Systematics and taxonomy of Australian birds. Canberra: CSIRO Publishing.
- COLLAR NJ (1997) Family Psittacidae (Parrots). S. 280–477 in: DEL HOYO J, ELLIOTT A & SARGATAL J (eds.) Handbook of the birds of the world. Vol. 4. Sandgrouse to Cuckoos. Barcelona: Lynx Edicions.
- DE KLOET RS & DE KLOET SR (2005) The evolution of the spindlin gene in birds: Sequence analysis of an intron of the spindlin W and Z gene reveals four major divisions of the "Psittaciformes". *Mol. Phylogenet. Evol.* 36, 706–721.
- DELHEY K, PETERS A & KEMPENAERS B (2007) Cosmetic coloration in birds: occurrence, function and evolution. *Am. Nat.* 169 Suppl., 145–158.
- DUMONT S (2010) SERGE DUMONT Bird Hybrids Database: <http://www.bird-hybrids.com> Search engine on bird hybrids. (Zugriff 12/2010).
- DYCK J (1971) Structure and spectral reflectance of green and blue feathers of the Lovebird (*Agapornis roseicollis*). *Biol. Skr.* 18, 1–67.
- DYKE JG & MAYR G (1999) Did parrots exist in the Cretaceous period? *Nature* 399, 317–318.
- DYKE JG & COOPER JH (2000) A new psittaciform bird from the London Clay (Lower Eocene) of England. *Palaeontology* 43, 271–285.
- ERICSON PGP et al. (2006) Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biol. Lett.* 2, 543–547.
- FEHRER J (2009) Eine neue Phylogenie der Vögel: Was sagen die Daten wirklich? *Stud. Int. J.* 16 (1), 3–16.
- GRAY AP (1958) Bird hybrids: a check-list with bibliography. Farnham Royal, Bucks: Commonwealth Agricultural Bureaux.
- HACKETT SJ et al. (2008) A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320, 1763–1767.
- HOMBERGER DG (2006) Classification and the status of wild populations of parrots. S. 3–11 in: Luescher AU (ed.) Manual of parrot behavior. Ames (IA): Blackwell Publishing.
- JUNKER R & SCHERER S (2006) Evolution. Ein kritisches Lehrbuch. Gießen: Weyel Lehrmittelverlag.
- LIVEZEY BC & ZUSI RL (2007) Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zool. J. Linn. Soc.* 149, 1–95.
- LUMEJ JT (2011) Hepatology. Chapter 20 in Avian medicine online. www.avianmedicine.net/ampa/20.pdf
- MARSHALL L (2005a) World first: Galah breeds with cockatiel. Talking Birds. Australian Talking Bird's Newspaper. <http://www.talkingbirds.com.au/gala-tiel.php>
- MARSHALL L (2005b) World first: Scarlet-chested parrot breeds with princess parrot. Talking Birds. Australian Talking Bird's Newspaper. <http://www.talkingbirds.com.au/scarlet.php>
- MAYR G (2009) Paleogene Fossil Birds. Heidelberg: Springer.
- MAYR G & DANIELS M (1998) Eocene parrots from Messel (Hessen, Germany) and the London Clay of Walton-on-the-Naze (Essex, England). *Senckenbergiana Lethaea* 78, 157–177.
- MAYR G & GÖHLICH U (2004). A new parrot from the Miocene of Germany, with comments on the variation of hypotarsus morphology in some Psittaciformes. *Belgian J. Zool.* 134, 47–54.
- MCCARTHY EM (2006) Handbook of avian hybrids of the world. New York: Oxford University Press.
- MCGRAW KJ & NOGARE MC (2004) Carotenoid pigments and the selectivity of psittacofulvin-based coloration systems in parrots. *Comp. Biochem. Physiol. B* 138, 229–233.
- MCGRAW KJ & NOGARE MC (2005) Distribution of unique red feather pigments in parrots. *Biol. Lett.* 1, 38–43.
- PETERSON AP (2010) Zoonomen nomenclatural data. <http://zoonomen.net/avtax/frame.html> (Stand 10/2010)
- ROWLEY I (1997). Family Cacatuidae (Cockatoos). S. 246–279 in: DEL HOYO J, ELLIOTT A & SARGATAL J (eds.) Handbook of the birds of the world. Vol. 4. Sandgrouse to Cuckoos. Barcelona: Lynx Edicions.
- SCHERER S (Hg.) (1993a) Typen des Lebens. Berlin: Pascal.
- SCHERER S (1993b) Basic Types of Life. S. 11–30 in: Scherer S (Hg.) Typen des Lebens. Berlin: Pascal.
- SCHWEIZER M, SEEHAUSEN O, GÜNTERT M & HERTWIG ST (2010) The evolutionary diversification of parrots supports a taxon pulse model with multiple transoceanic dispersal events and local radiations". *Mol. Phylogenet. Evol.* 54, 984–994.
- SIBLEY CG & AHLQUIST JE (1990) Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. New Haven (CT): Yale University Press.
- SILVA T (1996) The genus *Diopsittaca*. *Mag. Parrot Soc.* 30, 10–11.
- SMITH GA (1975) Systematics of parrots. *Ibis* 117, 18–68.
- TOKITA M, KIYOSHI T & ARMSTRONG KN (2007) Evolution of craniofacial novelty in parrots through developmental modularity and heterochrony. *Evol. Development* 9, 590–601.
- WATERHOUSE DM, LINDOW BEK, ZELENKOV NV & DYKE GJ (2008) Two new parrots (Psittaciformes) from the lower eocene Fur formation of Denmark. *Palaeontology* 51, 575–582.
- WELLER A-A (1999) Schillerfarben und Schwirrflyg – Faszination Kolibris. *Stud. Integrale J.* 6, 8–13, 69–76.
- WRIGHT TF et al. (2008) A multilocus molecular phylogeny of the parrots (Psittaciformes): Support for a Gondwanan origin during the Cretaceous. *Mol. Biol. Evol.* 25 (10), 2141–2156.

Anschriften der Autoren:

Lorents Landgren, Grinnékärrsvägen
SE-26436 56 Hovås, lorentslandgren@hotmail.com
Lukas Gustafsson, Lyckåsvägen
SE-12424 70 Olofstorpand, lukas_g-91@hotmail.com
Dr. Herfried Kutzelnigg, Agnes-Miegel-Str. 26,
D-40882 Ratingen, Herfried.Kutzelnigg@uni-due.de