

DIE VÖGEL DER WESTINDISCHEN INSELN: MENDEL'SCHE ARTBILDUNG UND ADAPTIVE RADIATIONEN

Nigel Crompton



Februar 2025



Inhalt

Mendel'sche Artbildung und die Vögel der Westindischen Inseln	3
Die Vogelfamilien der Westindischen Inseln	5
Auswahlkriterien für adaptive Radiationen auf den Westindischen Inseln	7
Adaptive Radiationen auf den Westindischen Inseln	7
Todis (Todidae)	7
Tangaren (Thraupidae)	9
Papageien (Psittacidae)	10
Vireos (Vireonidae)	11
Stärlinge (Icteridae)	12
Tauben (Columbidae)	13
Kuckucke (Cuculidae)	13
Spechte (Picidae)	14
Drosseln (Turdidae)	15
Kolibris (Trochilidae)	17
Waldsänger (Parulidae)	18
Echte Eulen (Strigidae) und Schnepfenvögel (Scolopacidae)	19
Tyrannenschnäpper (Tyrannidae) und Spottdrosseln (Mimidae)	20
Diskussion	21
Hybridisierung und Grundtypen	21
Adaptive Radiationen	22
Geschwindigkeit der Artbildung	23
Schlussfolgerungen	24
Danksagung	25
Literatur	25
Bildquellen	26

Titelbild: Kubanische Grasmücke (*Phoniopara canora*) (Richard Taylor, CC BY 2.0)

Die Vögel der Westindischen Inseln: Mendel'sche Artbildung und adaptive Radiationen

Nigel Crompton

Mendel'sche Artbildung und die Vögel der Westindischen Inseln

Die Mendel'sche Artbildung hat ein enormes Potenzial, auf natürliche Weise zu einer umfangreichen Artbildung zu führen (CROMPTON 2019, 2020a, 2020b). Sie resultiert aus der Kombination von *Meiose*, die den Verlust von Heterozygotie bewirkt und dadurch einzigartige Kombinationen der Merkmalsausprägungen, d. h. Arten, hervorbringt (CROMPTON 2017, 2018a), sowie aus *reproduktiver Isolation*, welche die verlorene Heterozygotie aufrechterhält und dadurch die Art(en) fixiert, die andernfalls durch Hybridisierung aufgehoben würde (CROMPTON 2018b). Die Mendel'sche Artbildung hat das Potenzial, eine große Anzahl neuer, robuster Arten hervorzubringen: Wenn die Anzahl der merkmalsbestimmenden Gene linear ansteigt, nimmt die Anzahl der einzigartigen Kombinationen der Merkmalsausprägungen (d. h. der möglichen Arten) exponentiell zu. Die mathematischen Grundlagen dieses Prozesses, der als kombinatorische Explosion bezeichnet wird, werden derzeit erforscht (Manuskript in Vorbereitung, SPRAGUE & CROMPTON).

Theoretisch kann durch Mendel'sche Artbildung innerhalb von 20 Generationen oder weniger eine riesige Fülle neuer Arten entstehen. Aufgrund verschiedener physikalischer und biologischer Beschränkungen ist eine große Anzahl neuer Arten in der Natur jedoch selten anzutreffen. Stattdessen ist die Mendel'sche Artbildung in der Praxis in Form von drei taxonomischen Gruppen anzutreffen:

1. Einfache Abstammungslinien mit sehr wenigen Arten, die in Regionen vorkommen, in denen es kaum Möglichkeiten für die Artbildung gibt.

2. Adaptive Radiationen, bei denen mehrere Linien sich vorübergehend erfolgreich diversifizieren und dann etablieren, und die in Gebieten auftreten, in denen die Beschränkungen für die Artbildung zeitweise aufgehoben sind.

3. Grundtypen (bzw. „geschaffene Arten“), bei denen ursprünglich verwandte Kladen

Familien bilden, die sogar auf globaler Ebene vorkommen, wobei die Verwandtschaft durch Hybridisierung bestätigt wird.

Mit der Zeit und bei ausreichender Heterozygotie wandeln sich Radiationen mehrerer Arten (bzw. Gattungen) in Radiationen mehrerer Gattungen (Triben oder Unterfamilien) um. Bedeutende *Artenschwärme*, d. h. adaptive Radiationen, sind vor allem auf Archipelen oder in Gruppen von Seen (dem aquatischen Äquivalent) anzutreffen. Die Artbildung der Taufiegen (Drosophiliden) auf Hawaii und die Artbildung der Seeohren-Meeresschnecken (CROMPTON 2018b) sind beides Beispiele für adaptive Radiationen einzelner Gattungen. Die Silberschwerter auf Hawaii (CROMPTON 2022; 2023) und Darwinfinken auf den Galapagos-Inseln sind beides Beispiele für umfangreichere adaptive Radiationen mit mehreren Gattungen.

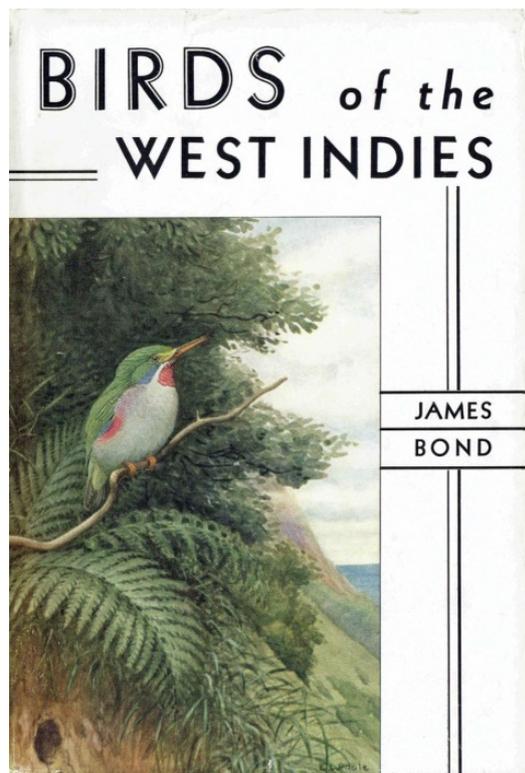
Diese Beispiele veranschaulichen adaptive Radiationen. Aber wie häufig kommen sie vor? Um diese Frage zu beantworten, muss die Anzahl der Familien in einem Archipel untersucht werden, in dem diese Prozesse auf natürliche Weise stattgefunden haben. Inselarten bieten die besten Modellsysteme für grundlegende Studien zu Migration, Diversifizierung und Aussterben (LOSOS & RICKLEFS 2009; WHITTAKER et al. 2017). Die Vogelwelt der Karibik erfüllt diese Bedingungen und bietet die Möglichkeit, diese Fragen zu beantworten und die Eigenschaften des Prozesses zu untersuchen. Die Westindischen Inseln sind nachweislich Schauplatz zahlreicher adaptiver Radiationen, die in einer von drei Formen auftreten: *allopatrisch*, *transitorisch* oder *divergent*. *Allopatrisch* bedeutet, dass eine Art ein neues Gebiet mit isolierten Lebensräumen (Inseln) besiedelt und sich zu mehreren neuen isolierten Arten entwickelt. *Transitorisch* meint, dass eine Art entlang einer Kette von Insel zu Insel wandert und sich auf jeder Insel zu einer neuen Art entwickelt. *Divergent* bedeutet, dass eine allopatrische oder transitorische Radiation separate Schwesterarten auf denselben Inseln aufweist (weitere Einzelheiten: siehe Diskussion).

Kompakt

Adaptive Radiationen führen zu Gruppen eng verwandter Arten, die in der Regel aus Pionierarten hervorgegangen sind und häufig geografisch begrenzt sind – bei Landlebewesen tritt dies in der Regel auf Inseln und bei Wasserlebewesen in Seen auf. Es sind viele spektakuläre Beispiele für adaptive Radiationen bekannt: Darwinfinken auf den Galapagos-Inseln, Kleidervögel auf Hawaii, Drosophiliden (Taufliegen)-Gruppen auf Hawaii, Pflanzensippen auf Hawaii und Makronesien, *Anolis*-Eidechsen auf den Großen Antillen und Buntbarsche in den großen ostafrikanischen Seen, und es kommen immer noch weitere dazu. An jedem dieser Orte sind jedoch auch andere Pionierarten (aus anderen oder sogar denselben Familien) heimisch geworden, ohne dass diese Arten zu adaptiven Radiationen geführt hätten. Die Mendel'sche Artbildung führt zu adaptiven Radiationen. Dabei stellen sich wichtige Fragen: Wie häufig treten adaptive Radiationen auf, sind sie alle identisch, und wie verhalten sie sich zu taxonomischen Gruppen wie Gattungen, Familien und Grundtypen (dem durch Mischlinge definierten Taxon)? Ein Überblick über die Vogelfamilien in den Westindischen Inseln liefert zahlreiche Beispiele und quantitative Abschätzungen für adaptive Radiationen. Diese offenbaren die Häufigkeit, die Formen und die taxonomischen Gruppen, die auf natürliche Weise durch adaptive Radiationen auf Inselarchipelen in der Nähe von Kontinenten entstanden sind.

Die Westindischen Inseln sind ein Archipel von Inseln in unmittelbarer Nähe zu Nord-, Mittel- und Südamerika, im Gegensatz zu den Hawaii-Inseln, die sehr weit von jedem Kontinent entfernt sind. Es ist wichtig, zwischen *proximalen* (kontinentnahen) und *distalen* (kontinentfernen) Archipelen zu unterscheiden (LOSOS & RICKLEFS 2010). Von einem distalen Archipel wird erwartet, dass es zahlreiche einzigartige adaptive Radiationen aufweist, wofür Hawaii ein Beispiel ist. Es ist jedoch davon auszugehen, dass auf einem proximalen Archipel deutlich mehr

Abb. 1 Das Buchcover der ersten Ausgabe von James BONDS „Birds of the West Indies“ (1936). Vielleicht sah Ian Fleming diese Ausgabe, als er einen Namen für seinen berühmten Agenten wählte. Der Kubatodi (*Todus multicolor*), der an seinen blauen Ohrdecken und gelben Streifen zu erkennen ist, und die Öffnung zu seiner Nesthöhle sind gut zu erkennen.



genetischer Austausch und Hybridisierungen mit dem Festland stattfinden. Die führt dazu, dass proximale Archipele eher eine Erweiterung größerer Regionen darstellen, in denen kontinentweit adaptive Radiationen ablaufen können, als dass sie selbst der Ort eigener einzigartiger Artbildungen sind. In proximalen Archipelen hängt der Einfluss der Inseln auf das Ausmaß und die Art jeder adaptiven Radiation in einer Tierfamilie (oder einem anderen eukaryotischen Organismus) nicht nur von der physischen Beschaffenheit der Trennung (z. B. der Entfernung zur Insel), sondern auch von der untersuchten Tierart ab. Für Eidechsen dürfte es schwierig sein, selbst geringe Entfernungen über dem Meer zu überwinden. Binnenlandvögeln oder Vögeln mit geringem Flugvermögen dürfte es leichter fallen. Zugvögeln oder Vögeln mit hohem Flugvermögen dürfte es möglich sein, beträchtliche Entfernungen zum Meer zu überwinden – und proximale Archipele wären nur *ein* Teilbereich im weiten Verbreitungsgebiet solcher Vögel.

Auch die Paläogeographie der Karibik muss berücksichtigt werden. Sie ist jedoch nach wie vor sehr umstritten. Während der Kreidezeit kam es im Zuge der Kontinentaldrift und der Aufspaltung von Pangaea zu einer Trennung zwischen Nord- und Südamerika. Zu dieser Zeit bildete sich die Karibische Spalte. Seitdem sind viele der karibischen Inseln entstanden. Eine mittelamerikanische Landbrücke hat die beiden Teile Amerikas anschließend wieder miteinander verbunden. Ein großer Teil des südlichen Teils der Karibik liegt auf einer tektonischen Platte. Die nördlich gelegene Region bildet den Golf von Mexiko, und da die beiden Regionen aneinander vorbeigleiten, verursachen starke Erdbeben immer noch große Schäden, wie z. B. das Erdbeben in Haiti im Jahr 2010, bei dem 250.000 Einwohner starben. Entlang des östlichen Randes des Karibischen Meeres liegt eine versunkene Landmasse, der „Aves-Rücken“, direkt westlich der vulkanischen Inselkette der Kleinen Antillen. Es wurde diskutiert, ob eine hypothetische Landmasse, die „GAARlandia Landspan“ (eine Halbinsel), verschiedenen endemischen, nicht flugfähigen Wirbeltieren wie *Anolis*-Eidechsen (LOSOS et al. 2006; MAHLER et al. 2013), Antillen-Boas (REYNOLDS et al. 2016) und Kuba-Kröten (ALONSO et al. 2012) den Zugang zu den Inseln der Großen Antillen von Südamerika aus ermöglicht haben könnte. Ein Großteil der östlichen Region befindet sich jedoch in einem geologischen Wandel, und es gibt Hinweise darauf, dass die Inseln bis vor relativ kurzer Zeit abwechselnd unter Wasser und an der Oberfläche lagen (PINDELL & KENNAN 2009).

Wie bei den nicht fliegenden Tieren haben auch die Untersuchungen von Pflanzenarten

gezeigt, dass viele adaptive Radiationen und ein Großteil der Artbildung in den karibischen Regionen in Süd- oder Mittelamerika begann (RONCAL et al. 2020). BOND (1934; **Abb. 1**) wies jedoch nach, dass die Vogelwelt der Westindischen Inseln hauptsächlich nordamerikanischen Ursprungs ist, obwohl eine bescheidene Reihe von Arten aus Süd- und Mittelamerika stammt. Charakteristisch für die Vogelfauna der karibischen Inseln sind die geringe Artenzahl und das Fehlen vieler neotropischer Familien. Unmittelbar nördlich der südamerikanischen (venezolanischen) Küste verläuft zwischen den Inseln Grenada und Tobago eine biogeografische Grenze, an der die von BOND erkannten Unterschiede in der Vogelwelt so deutlich sind, dass sie ihm zu Ehren sogar als „Bond’s Line“ bezeichnet werden (siehe **Abb. 2**). Wie sieht also die Artenvielfalt der Vögel auf den karibischen Inseln aus, und welche Anzeichen gibt es für eine adaptive Radiation dieser Vögel?

Die Vogelfamilien der Westindischen Inseln

Ausführliche Feldstudien von BOND (1971), die sich über viele Jahre erstreckten, führten dazu, dass er eine geografische Region, die die meisten Inseln des mittleren Ostatlantiks umfasst, als die Zone der Vogelwelt der Antillen definierte (*Antillean Aviflora Zone*). Seine Studien ergaben, dass die Vogelwelt der Westindischen Inseln

im Wesentlichen und überwiegend „tropisch nordamerikanisch“ ist. Die verschiedenen Vogelfamilien und -arten der westindischen Region werden hier mit Familien und Arten von Vögeln in Nordamerika, Costa Rica sowie weltweit verglichen.

Mit Hilfe von *Clements Checklist* aus dem Jahr 2022, die vom Cornell University’s Lab of Ornithology geführt wird, wurden die aktuellen Listen der Vogelfamilien mit der Anzahl der Arten ermittelt (CLEMENT et al. 2022). Neben der globalen Liste wurden auch drei Teillisten von Vogelfamilien und Artenzahlen für die Westindischen Inseln (BOND 1971), Nordamerika (National Geographic Society, NGS 1987) und Costa Rica (STILES et al. 1989) untersucht. Nordamerika bezieht sich im NGS-Führer auf Kanada und die USA, was eine willkürliche, wenn auch bequeme Wahl ist. Eine geeignete biogeografische Grenze wäre der Transmexikanische Vulkangürtel (MASTRETTA-YATES et al. 2015). Die Feldführer standen dem Autor zur Verfügung und waren in etwa zeitgleich mit den anderen. In den Fällen, in denen sich die Zuordnung der Arten zu den Familien im Laufe der Zeit geändert hat, was in erster Linie auf die Revolution in der Genomik zurückzuführen ist, und insbesondere bei den Tangaren (Thraupidae) und den Waldsängern (Parulidae), wurden die neuesten Bezeichnungen von CLEMENTS übernommen. Das Vorkommen von Arten in den verschiedenen Regionen ändert sich aus vielen Gründen von Jahr zu Jahr geringfügig. Die hier verwendeten Familienlisten und Artenzahlen

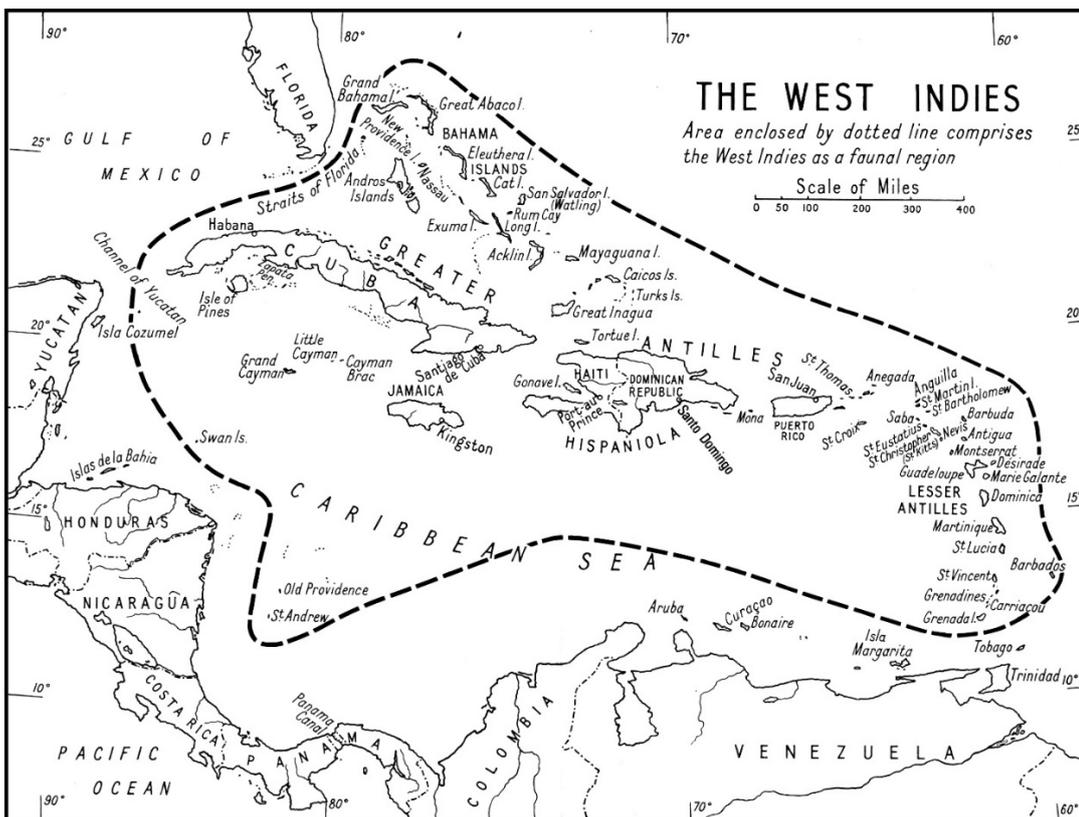


Abb. 2 Die Westindischen Inseln. Bond’s Line (gepunktet) definiert das Verbreitungsgebiet der westindischen Vogelwelt. Bond hat die ABC-Inseln (Aruba, Bonaire und Curacao), Isla Margarita sowie Trinidad und Tobago nicht in das Verbreitungsgebiet der westindischen Fauna aufgenommen; sie gehören zur neotropischen Fauna (BOND 1971).

Tab. 1 Anzahl der Familien und Arten in verschiedenen geografischen Regionen. kmi² = tausend Quadratmeilen = 2590 km²

	Familien #	Arten #	Arten/Fam.	Fläche kmi ²	Arten/kmi ²	Fam./kmi ²
Clements globaler Wert	248	10819	43,6	57268,9	0,19	0,004
Westindische Inseln	72	430	6,0	90,6	4,75	0,795
Nordamerika	82	804	9,8	7652,0	0,11	0,011
Costa Rica	79	829	10,5	19,8	41,87	3,990

sind nicht als absolut zu betrachten, sondern lediglich als gute Näherungswerte.

Von großem Interesse ist die durchschnittliche Artenzahl pro Familie (Arten/Fam.), die aus der Analyse gewonnen und in **Tab. 1** dargestellt wird. Dieser Wert ist ein möglicher Indikator dafür, wie häufig adaptive Radiationen stattgefunden haben. Alle drei Regionen, die Westindischen Inseln, Nordamerika und Costa Rica, weisen ähnliche Werte auf: 6,0, 9,8 bzw. 10,5. Der globale Wert war jedoch mehr als viermal so hoch, nämlich 43,6, und damit deutlich und unerwartet höher. Erklärungen für diesen signifikanten Unterschied werden weiter unten erörtert: Landfläche, Artendichte und Anzahl der Familien.

Wie verhält es sich mit der Landfläche? Wie aus dem Flächenvergleich (Fläche kmi²) hervorgeht, beträgt die Fläche Nordamerikas etwa ein Siebtel (1/7,5) des globalen Werts, so dass der Wert für die Anzahl der Arten pro Familie ähnlich ausfallen sollte, da die Fläche sehr groß ist. Im Gegensatz dazu beträgt die Fläche Costa Ricas nur ein Dreitausendstel (1/2.892) der globalen Fläche, aber der Wert für die Anzahl der Arten pro Familie ist fast identisch mit dem nordamerikanischen Wert. Die Landfläche scheint also nicht der Grund für den hohen Gesamtwert (Arten/Fam.) zu sein.

Wie verhält es sich mit der Artendichte? Das Land Kolumbien hat mit seinen 1.954 Vogelarten mehr Vogelarten als jedes andere Land, aber seine Fläche von 439,7 kmi² bedeutet, dass die Artendichte 4,44 beträgt, ein Wert, der mit 4,75 der Westindischen Inseln vergleichbar ist, die eine ~5x kleinere Fläche haben. Costa Rica weist mit 41,89 Arten/kmi² die höchste Vogelartendichte der Welt auf, mit 829 Arten auf nur 19,8 kmi². Das andere Extrem ist Nordamerika mit nur 0,11 Arten/kmi², was in etwa dem globalen Wert von 0,19 Arten/kmi² entspricht. Die Werte für die Anzahl der Arten pro Familie liegen sowohl in Costa Rica als auch in Nordamerika bei 10,5 bzw. 9,8 und damit weit unter dem Gesamtwert. Die Artendichte scheint also auch nicht der Grund für den hohen Gesamtwert (Arten/Fam.) zu sein.

Wie verhält es sich mit der Anzahl der Familien? Die Taxonomie der Vögel basiert, wie bei jeder Klasse von Organismen, auf einer Hierarchie

von anerkannten Taxa. Die Klasse der Vögel (Aves) besteht aus verschiedenen Ordnungen, die jeweils verschiedene Familien, verschiedene Triben, verschiedene Gattungen und verschiedene Arten umfassen. Je nach Weltanschauung kann die Existenz der Taxa unterschiedliche Ursachen haben. Nach der traditionellen, evolutionsbiologischen Sichtweise der Wissenschaft sind Mutationen die Ursache für die Entstehung neuer Arten, Gattungen, Familien, Ordnungen, Klassen, Stämme und Reiche. Nach diesem Weltbild gibt es einen einzigen Stammbaum des Lebens, eine *monoarboresale Phylogenie*, und Familien werden als willkürliche Konstrukte betrachtet, die aus Zweckmäßigkeitsgründen künstlich erstellt wurden.

Eine alternative schöpfungswissenschaftliche Weltanschauung geht davon aus, dass die Organismen nach ihren „Arten“ geschaffen wurden. Und obwohl die meisten Taxa, einschließlich Gattungen, Ordnungen, Klassen, Stämme und Reiche, aus praktischen Gründen künstlich ausgewählt wurden, geht man davon aus, dass das Familientaxon häufig die „erschaffenen Arten“ („Genesis kinds“) repräsentiert und daher einen einzigartigen, grundlegenden taxonomischen Status hat. Diese Weltanschauung sagt unter den Lebewesen einen Wald von Lebensbäumen voraus, eine *sylvanische Phylogenie*. Außerdem ist dann zu erwarten, dass die Zahl der Familien ein fixes Maximum hat, aber jede Familie kann eine Fülle von Arten hervorbringen. Dieses Verständnis der Ursprünge liefert eine logische Erklärung für den hohen globalen Wert der Arten pro Familie (43,6) im Vergleich zu den niedrigen regionalen Werten (6,0–10,5). In jeder Region der Erde hat die Zahl der Arten unaufhörlich zugenommen, aber die Zahl der Familien behält immer eine begrenzte Höchstzahl. Diese Begrenzung der Anzahl der Familien führt dazu, dass der globale Wert für Arten pro Familie im Vergleich zu den regionalen Werten deutlich erhöht ist. Man kann sich das auch so vorstellen, dass die Zahl der Familien begrenzt ist und dass sie umso weniger zunimmt, je größer das untersuchte Gebiet ist, aber die Zahl der Arten innerhalb der Familien kann aufgrund von Radiationen immer noch erheblich zunehmen, und genau das ist zu beobachten.

Auswahlkriterien für adaptive Radiationen auf den Westindischen Inseln

Beim Vergleich der verschiedenen Familien und ihrer Artenzahl wurden diejenigen Familien ausgewählt, die möglicherweise adaptive Radiationen aufweisen. Das wichtigste Auswahlkriterium war die Anzahl der Arten in jeder Familie. Spektakuläre adaptive Radiationen weisen in der Regel Dutzende oder sogar Hunderte von neuen Arten auf. Eine solche Artenzahl wurde in keiner westindischen Vogelfamilie je beobachtet. Nur drei Familien wiesen 20 oder mehr Arten auf: Waldsänger (Parulidae) 40 Arten, Schnepfenvogel (Scolopidae) 23 Arten und Tyrannen (Tyrannidae) 20 Arten. Diese Zahlen spiegeln jedoch möglicherweise nicht die adaptiven Radiationen auf den karibischen Inseln wider, da die Radiationen auch auf dem Festland stattgefunden haben könnten. Wenn westindische Arten in Nordamerika, wo nach BOND (1971) die meisten westindischen Arten ihren Ursprung haben, oder in einer benachbarten mittelamerikanischen Region vorkommen (weshalb Costa Rica in diese Studie einbezogen wurde), sind die Arten wahrscheinlich auf dem Festland entstanden (was jedoch nicht immer der Fall ist). Daher wurde ein alternatives Auswahlkriterium verwendet, das auf der Anzahl der westindischen Arten einer Familie basiert, die nicht in Nordamerika oder Costa Rica vorkommen: Westindische Familien mit mindestens 5 Arten, die weder in Nordamerika

noch in Costa Rica vorkommen (d. h. > 4 endemische Arten), wurden für die weitere Analyse ausgewählt (siehe **Tab. 2**). Von den ursprünglich 72 Familien blieben 15 übrig (etwa 1 von 5). Endemische Familien mit weniger Arten (z. B. die Kubasänger, Teretistridae, mit nur 2 Arten) wurden nicht berücksichtigt, da es zu wenige Arten gab, um den Begriff adaptive Radiation zu rechtfertigen.

Adaptive Radiationen auf den Westindischen Inseln

Todis (Todidae)

Die Todidae sind einzigartig in der karibischen Vogelwelt (**Abb. 3**). Es sind wunderschöne, sehr niedliche Vögel. BOND (1936) wählte den Kubatodi aus, um die erste Ausgabe seines Buches *Birds of the West Indies* zu schmücken (siehe Abb. 1). Todis sind kleine Vögel mit leuchtend grünem Kopf, Rücken und Flügeln, einem leuchtend roten Latz unter dem Schnabel, der schwarz (Oberkiefer) und rot (Unterkiefer) ist, und heller Brust und hellem Bauch, die beide mit pastellfarbenen Gelb- und Rosatönen hervorgehoben werden. Sie nisten in Tunneln, die sie mit ihren Schnäbeln und Füßen graben. Es gibt nur fünf Arten in der Familie, die alle zur gleichen Gattung *Todus* gehören. Sie kommen ausschließlich auf den Inseln der Großen Antillen vor. Dazu gehören die kubanischen, schmal- und breitschnäbligen (His-

Familie	Artenzahl nach Bond	Artenzahl nach NGS	gemeinsam		Artenzahl Costa Rica	gemeinsam	
	1971	1987		nur WI	1992		nur WI
Anatidae	20	57	19	1	15	12	8
Columbidae	17	15	7	10	25	5	12
Psittacidae	14	6	0	14	16	1	13
Cuculidae	10	8	3	7	11	4	6
Strigidae	8	19	3	5	17	3	5
Trochilidae	17	20	3	14	50	3	14
Todidae	5	0	0	5	0	0	5
Picidae	12	22	4	8	16	2	10
Tyrannidae	20	35	10	10	78	10	10
Mimidae	9	11	3	6	1	1	8
Turdidae	16	17	6	10	15	4	12
Vireonidae	13	12	6	7	16	5	8
Parulidae	45	55	33	12	53	30	15
Thraupidae	20	5	3	17	47	7	13
Icteridae	21	21	6	15	21	6	15
Summe	247	303	106	141	381	93	154
Durchschnitt	16,47	20,20	7,07	9,40	25,40	6,20	10,27

Tab. 2 Regionale Artenzahlen für 15 ausgewählte Familien von den Westindischen Inseln. Artenzahl Costa Rica aus *A Guide to the Birds of Costa Rica* (STILES et al. 1989); NGS: *Field Guide to Birds of North America* (National Geographic Society 1987); gemeinsam: Anzahl der Arten, die auf den Westindischen Inseln und entweder in Nordamerika oder Costa Rica vorkommen; *nur WI*: Anzahl der Arten, die auf den Westindischen Inseln, aber weder in Nordamerika noch in Costa Rica beobachtet wurden.

Abb. 3 Einige Arten der Todies. **1** Kubatodi (*Todus multicolor*), **2** Schmalschnabeltodi (*T. angustirostris*), **3** Breitschnabeltodi (*T. subulatus*), **4** Puertoricani-scher Todi (*T. mexicanus*), **5** Jamaikatodi (*T. todus*). Es gibt nur Veränderungen in der Verzierung, keine grundlegenden Veränderungen. Der Schmalschnabeltodi teilt sich auf Hispaniola einige Standorte mit dem Breitschnabeltodi. Die beiden Arten gehen sogar in gemischten Schwärmen gemeinsam auf Nahrungssuche, bleiben aber reproduktiv isoliert. Es wurden keine Hybriden zwischen den beiden Hispaniola-Todi gemeldet (McCARTHY 2006). Die Arten sind deutlich isoliert und unterscheiden sich geringfügig in Farbe und Muster. (Quellenangaben am Ende des Artikels)

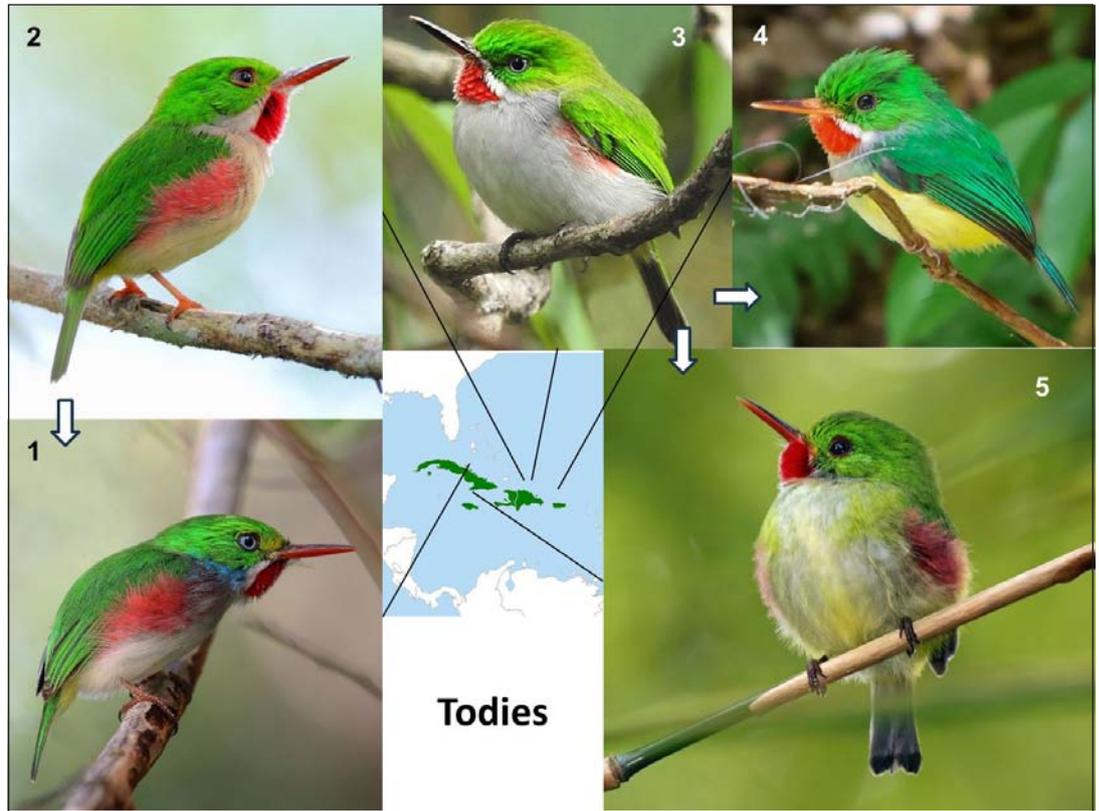
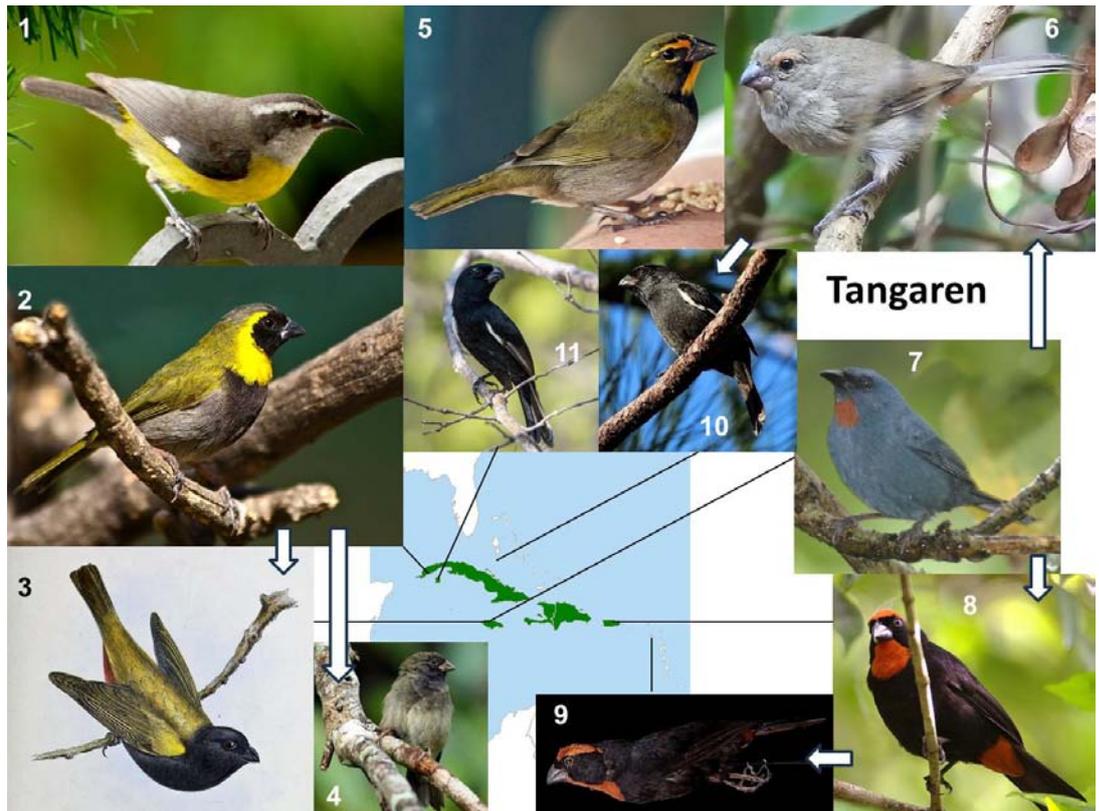


Abb. 4 Einige Arten der Tangaren. **1** Bananengimpel (*Coereba flaveola*) [W.I.], **2** Kubanische Grasmücke (*Phonipara canora*), **3** Gimpelfink (*Loxipasser anoxanthus*), **4** Schwarzgesichtgimpel (*Melanospiza bicolor*) [W.I.], **5** Gelbgesichtgimpel (*Tiaris olivaceus*) [W.I.], **6** Großer Antillengimpel (*Melopyrrha violacea*), **7** Braunlätzchen (*Euneornis campestris*), **8** Puerto-Rico-Gimpel (*Melopyrrha portoricensis*), **9** St. Kitts-Gimpel (*Melopyrrha grandis*), **10** Kubagimpel (*Melopyrrha nigra*), **11** Großer Kaiman-Gimpel (*Melopyrrha taylori*). Es gibt nur Veränderungen in der Verzierung, keine grundlegenden Veränderungen. Signifikante polygene Veränderungen kennzeichnen jede dieser einzelnen Arten. W.I. = Art ist verbreitet auf den Westindischen Inseln vertreten. Die Arten sind deutlich isoliert und unterscheiden sich sowohl in der Farbe als auch im Muster deutlich. Man sieht auch den unauffhaltsamen Verlust von Farben und Mustern. (Quellenangaben am Ende des Artikels)



paniola), jamaikanischen und puerto-ricanischen Todis (*T. multicolor*, *T. angustirostris*, *T. subulatus*, *T. todus* und *T. mexicanus*). Es wurden fünf fossile Todi-Arten aus dem oberen Eozän und Oligozän gefunden, zwei in Wyoming (USA), zwei in Frankreich und eine in Deutschland, was darauf schließen lässt, dass die Vögel einst weit verbreitet waren (MAYR & KNOPF 2007). Die Fossilien wer-

den jedoch in die Schwestergattung *Palaeotodus* gestellt, und das Fossil aus Wyoming war eine wesentlich größere Art. Die fünf existierenden Arten sind alle phänotypisch ähnlich, wenn auch einzigartig gefärbt; sie unterscheiden sich nicht grundlegend in der Zeichnung. Es ist fast so, als ob innerhalb der Gattung eine Neukombination der Pastellfarben stattgefunden hat (Abb. 3).

Molekulare Studien deuten darauf hin, dass aus dem Schmalschnabeltodi der Kubatodi und aus dem Breitschnabeltodi sowohl der Jamaikatodi als auch der Puertoricanische Todi entstanden sind (OVERTON & RHOADS 2004). MCCARTHY (2006) erwähnt eine Kreuzung zwischen dem Schmalschnabel- und dem Breitschnabel-*Todus*, weist aber darauf hin, dass diese nie beschrieben wurde, obwohl die Vögel gemischte Schwärme bei der Nahrungssuche bilden, was ein klares Indiz reproduktive Isolation ist. Die Gattung *Todus* hat auf den Westindischen Inseln eine divergente Radiation durchgemacht, und Ähnlichkeiten in den Phänotypen lassen darauf schließen, dass es sich um ein relativ junges Ereignis handelt.

Tangaren (*Thraupidae*)

Die Thraupidae oder Tangaren sind eine große Familie (381 Arten) kleiner bis mittelgroßer Sperlingsvögel. MCCARTHY (2006) beschreibt 82 Hybriden in dieser Familie, die eine Superfamilie von Vögeln umfasst (weitere Einzelheiten: siehe Diskussion). Aufgrund neuerer molekularer Studien hat sich die Taxonomie der Familie erheblich verändert. Sie wird derzeit in 15 Unterfamilien eingeteilt, von denen 7 auf den Westindischen Inseln vertreten sind. Auf 6 Unterfamilien entfallen 7 westindische Tangaren-Arten, von denen nur eine, die Buntkappentangare, *Stelpnia cucullata*, endemisch ist. Die siebte Unterfamilie, die Coerebinae, ist hier

von weitaus größerem Interesse und umfasst 33 Arten in 14 Gattungen. Die Coerebinae bauen kuppelförmige oder überdachte Nester mit seitlichen Eingängen anstelle der napfförmigen Nester der anderen Tangaren. Auf den Westindischen Inseln sind 8 Gattungen der Coerebinae vertreten: *Coereba*, *Euneornis*, *Melopyrrha*, *Loxigilla*, *Melanospiza*, *Tiaris*, *Phoripara* und *Loxipasser*, darunter insgesamt 13 Arten, von denen eine leider ausgestorben ist (Kittsgimpeltangare, *Melopyrrha grandis*). 10 dieser Arten sind in der Karibik endemisch, und zusammen mit ihren einzigartigen Kuppelnestern deutet dies darauf hin, dass die Unterfamilie Coerebinae durch adaptive Radiation entstanden ist (Abb. 4). 4 Arten (der Banangimpel, der Große Antillengimpel, der Gelbgesichtgimpel und der Schwarzgesichtgimpel), kommen auf mehreren Inseln vor, die sie mit anderen Arten der Coerebinae teilen. Die 8 westindischen Gattungen sind durch divergente Radiation entstanden, eine Tatsache, die durch zusätzliche Indizien untermauert wird. Die 13 Arten gehören lediglich zu einer „Untergruppe“ von 15 Arten (2 Arten bilden die südamerikanische Gattung *Asemospiza*), da die übrigen 18 Arten der Coerebinae (in 5 Gattungen) alle auf einem separaten Archipel im Pazifischen Ozean, den Galapagos- (und Cocos-) Inseln, beheimatet sind. Dabei handelt es sich um Darwinfinken (eigentlich Tangaren), die die berühmteste aller adaptiven Radiationen darstellen (Abb. 5, 6). Sie sind eng mit der südamerikanischen Gattung *Asemospiza* und der westindischen Gattung

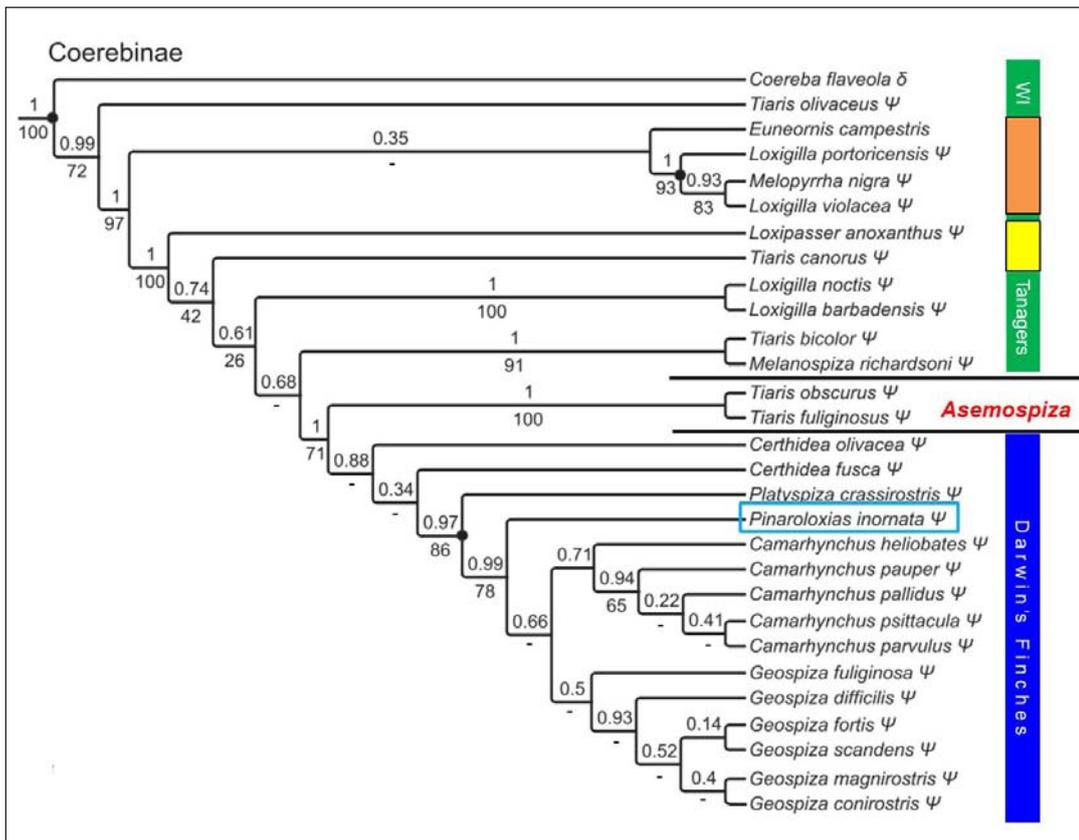
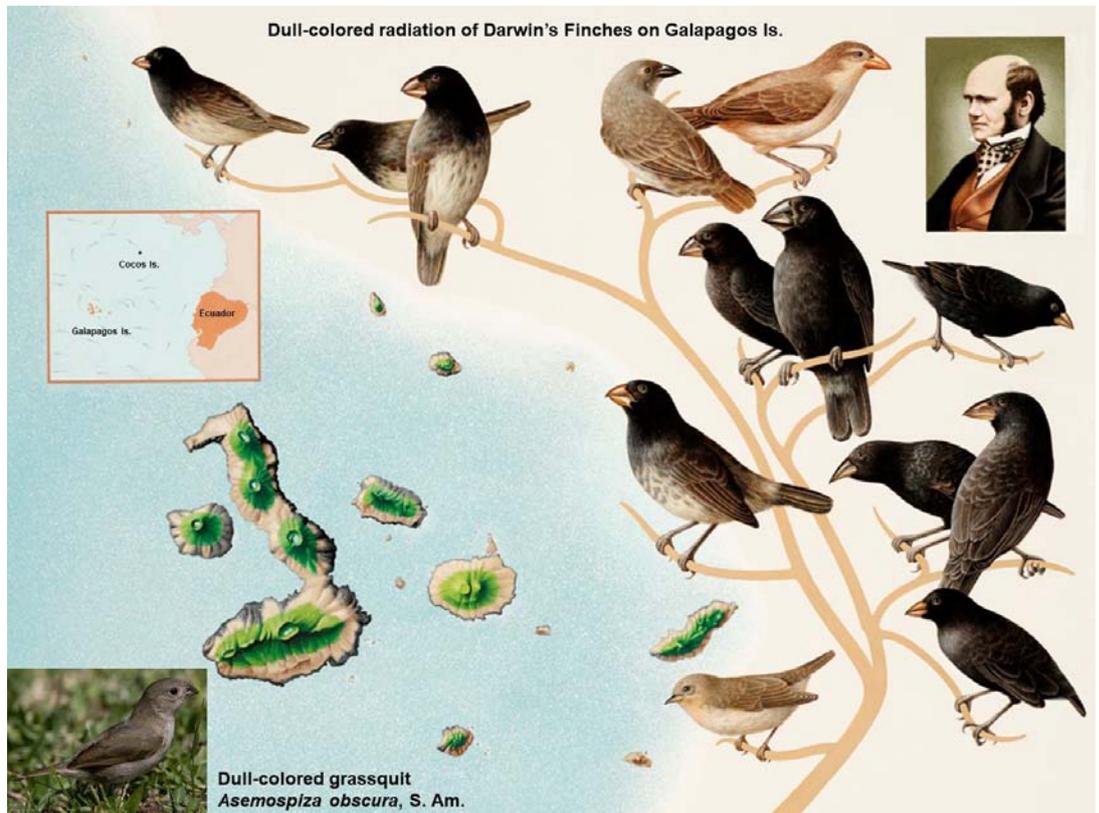


Abb. 5 Die Unterfamilie Coerebinae umfasst 33 Arten und besteht aus einer karibischen Radiation (W.I., Tangaren der Westindische Inseln), zwei Arten der Gattung *Asemospiza* in Südamerika, und einer pazifischen Radiation, den berühmten Darwinfinken. (Aus BURNS et al. 2014)

Abb. 6 Darwinfinken auf den Galapagos-Inseln. Die bunte Farbigkeit der Darwinfinken ist verloren gegangen. Wenn sich Vogel-Familien mit farbenfrohen Arten in verschiedene neue Arten spezialisieren, können ihre bunten Farben und attraktiven Muster tendenziell für eine einfarbige oder unscheinbar gefärbte Tarnung ausgetauscht werden. Sie verlieren dabei vieles an Schönheit, aber sie sind weniger gefährdet – ein klares Beispiel dafür, wie sie der Nichtigkeit unterworfen sind. (National Geographic, Foto *Asemospiza* von „depositphotos“ free photo website).

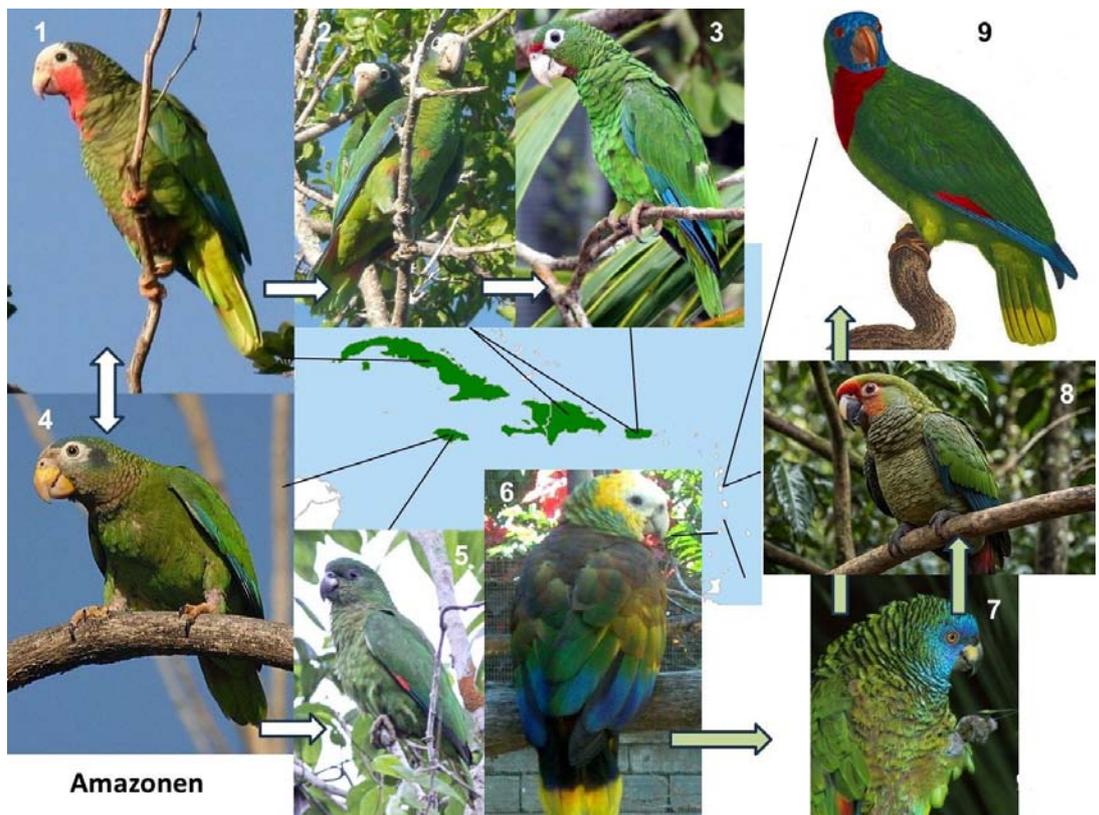


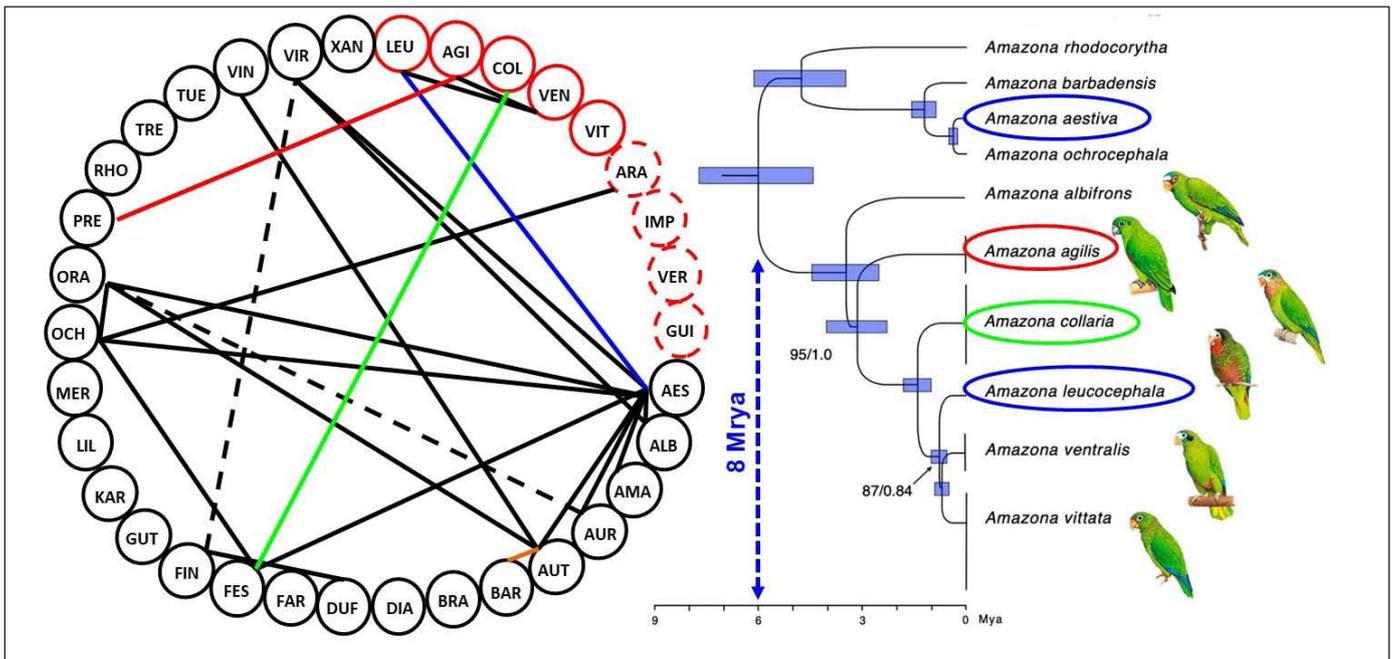
Loxipasser verwandt. Diese Tatsachen bestätigen, dass es auf den Westindischen Inseln und den Galapagos-Inseln zu separaten, aber ähnlichen Radiationen von Tangaren gekommen ist. Möglicherweise stammen die Darwinfinken von der Gattung *Asemospiza* ab. Die Mendel'sche Artbildung – Hybridbildung gefolgt von reproduktiver Isolation – spielte hier eine nachweisbare Rolle (LAMICHHANEY et al. 2018).

Papageien (*Psittacidae*)

Die Familie der Psittacidae umfasst 3 Gattungen von Papageien der Alten Welt oder Afrotropis (*Psittacinae*) und 35 Gattungen von Papageien der Neuen Welt oder Neotropis (*Arinae*). Sie alle sind hochintelligente Vögel und viele sind beliebte Haustiere. Sie haben viele einzigartige morphologische und molekulare Merkmale ge-

Abb. 7 Einige Arten der Amazonen. **1** Kubanische Amazone (*Amazona leucocephala*), **2** Hispaniolanische Amazone (*A. ventralis*), **3** Puertoricanische Amazone (*A. vittata*), **4** Gelbgeschälbelte Amazone (*A. collaria*), **5** Schwarzgeschnäbelte Amazone (*A. agilis*), **6** Königsamazone (*A. guildingii*), **7** Blaumaskenamazone (*A. versicolor*), **8** Kaiseramazone (*A. imperialis*), **9** Blaumaskenamazone (*A. arausiaca*). Es gibt nur Veränderungen in der Verzierung, keine grundlegenden Veränderungen. Die Arten sind deutlich isoliert und unterscheiden sich sowohl in der Farbe als auch im Muster deutlich. Man sieht auch den unauffhaltsamen Verlust von Farben und Mustern zu einer hauptsächlich monoton grünen Tarnung. (Quellenangaben am Ende des Artikels)





meinsam, und Hybriden umfassen die gesamte Klade, was bestätigt, dass mindestens die Familie Psittacidae ein Grundtyp ist, eine genetische Familie (McCARTHY 2006; LANDGREN et al. 2011). Papageien der Westindischen Inseln sind meist grün gefärbt mit gelben, roten, weißen und blauen Farbtupfern. Bedauerlicherweise sind zwei ihrer Arten vor kurzem ausgestorben. Dennoch gibt es auf den Westindischen Inseln noch 14 Arinae-Arten in vier Gattungen; 9 Arten in der Gattung *Amazona*; 2 Arten in der Gattung *Psittacara*; 2 Arten in der Gattung *Eupsittula*; und eine Art in der Gattung *Forpus*. Die *Eupsittula*-Arten und der Sperlingspapagei *Forpus* wurden eingeführt, während die übrigen 11 Arten der Psittacidae in der Karibik endemisch sind. Es ist anzunehmen, dass die 9 *Amazona*-Arten während einer adaptiven Radiation entstanden sind. Zu den Amazonas gehören insgesamt 34 Arten, die im größeren südamerikanischen Raum vorkommen. Sie haben große Schnäbel mit einer ausgeprägten Kerbe auf dem Oberkiefer und einer auffälligen Nasenwachshaut mit Setae (Schnabelbasis mit Haaren). McCARTHY (2006) berichtet von einer umfangreichen Hybridisierung innerhalb der Gattung (siehe **Abb. 8**).

Die karibischen Arten sind wahrscheinlich als Teil einer größeren neotropischen Radiation entstanden. Sie unterscheiden sich sowohl durch ihre Farbe als auch durch ihre Größe (**Abb. 7**). Auf den Großen Antillen ist ein Trend bei den Gefiederfarben zu beobachten, wenn man sich von Westen nach Osten bewegt; dort sind die Amazonas klein, 25–30 cm groß, und die Vögel tendieren zu mehr Grün mit weniger roten, weißen und blauen Farbtupfern; dazu gehören die kubanischen, schwarzgeschnäbelten, gelbgeschnäbelten, hispaniolanischen und puerto-

ricanischen Amazonas; *A. leucocephala*, *A. agilis*, *A. collaria*, *A. ventralis* und *A. vittata*. Auch auf den Kleinen Antillen ist ein Trend bei den Gefiederfarben zu beobachten, wenn man sich von Süden nach Norden bewegt; dort sind die Amazonas groß, 40–45 cm, und die Vögel tendieren ebenfalls überwiegend grüner Befiederung und sind dabei, eine Mischung aus mehreren Farben zu verlieren; dazu gehören die Blaukopfamazone, die Kaiseramazone, die Blaumaskenamazone und die Königsamazone (*A. arausiaca*, *A. imperialis*, *A. versicolor* und *A. guildingii*). Bemerkenswert ist, dass die „nicht westindischen“ Arten eine mittlere Größe von 30–38 cm haben. Es gibt eindeutige Beweise für eine Übergangsradiation bei den karibischen Papageien, aber gab es nur eine Radiation oder zwei? Umfassende Studien zur mitochondrialen Sequenzierung haben bestätigt, dass es zwei Radiationen gab und dass Amazonaspapageien sowohl aus Mittel- als auch aus Südamerika auf die Westindischen Inseln eingedrungen sind (KOLCHANOVA et al. 2021).

Vireos (Vireonidae)

Die Vireonidae sind kleine Sperlingsvögel, die auf die Neue Welt und Asien beschränkt sind und 63 Arten in 8 Gattungen umfassen, von denen nur eine, Eigentliche Vireos, auf den Westindischen Inseln vorkommt. Die Gattung *Vireo* ist auch die größte und umfasst 34 Arten, die in vier Artengruppen unterteilt sind: „Ring-eyed“ (23 Arten), „Olivaceous“ (6 Arten), „Gilvus“ (4 Arten) und „Hypochryseus“ (1 Art). McCARTHY (2006) berichtet von sechs natürlichen Hybriden. Vier davon gehören zur Gattung *Vireo*, von denen drei zur Gruppe der „Ring-eyed“ gehören, und eine

Abb. 8 Eine Matrix der Kreuzungen zwischen den Arten aller 34 Arten der Papageiengattung *Amazona*. Es wurden 22 Hybride gemeldet (McCARTHY 2006). Die Amazonaspapageien sind mit den ersten drei Buchstaben ihres Artnamens gekennzeichnet. Westindische Arten sind rot gekennzeichnet; 5 sind kleine Amazonas von den Großen Antillen (durchgezogene Kreise), und 4 sind große Amazonas von den Kleinen Antillen (gestrichelte Kreise, weitere Einzelheiten siehe Text). 20 der 22 Hybriden wurden in Gefangenschaft beobachtet. Bei zweien handelt es sich um natürliche Hybriden, die in freier Wildbahn vorkommen (gestrichelte Linien). Da sich einige Arten besser für die Haltung in Gefangenschaft eignen als andere (sie eignen sich besser als Haustiere), ist davon auszugehen, dass die Daten durch Beobachtungen beeinflusst sind (*bias*) und dass daher das Potenzial für mehr Hybriden besteht.

vierte, die die Gruppen der „Olivaceous“- und „Gilvus“-Arten verbindet und eine endemische Art aus Westindien umfasst. Dies bestätigt, dass die Mitglieder der Gattung eng miteinander verwandt sind. Dies alles deutet darauf hin, dass *Vireo* durch adaptive Radiation entstanden ist. 14 Arten kommen auf den Westindischen Inseln vor, von denen die Hälfte auch auf dem amerikanischen Festland vorkommt. 11 westindische Arten gehören zur Gruppe der „Ring-eyed“ und 3 zur Gruppe der „Olivaceen“, wobei eine dieser Arten mit einer Art der „Gilvus“-Gruppe hybridisiert.

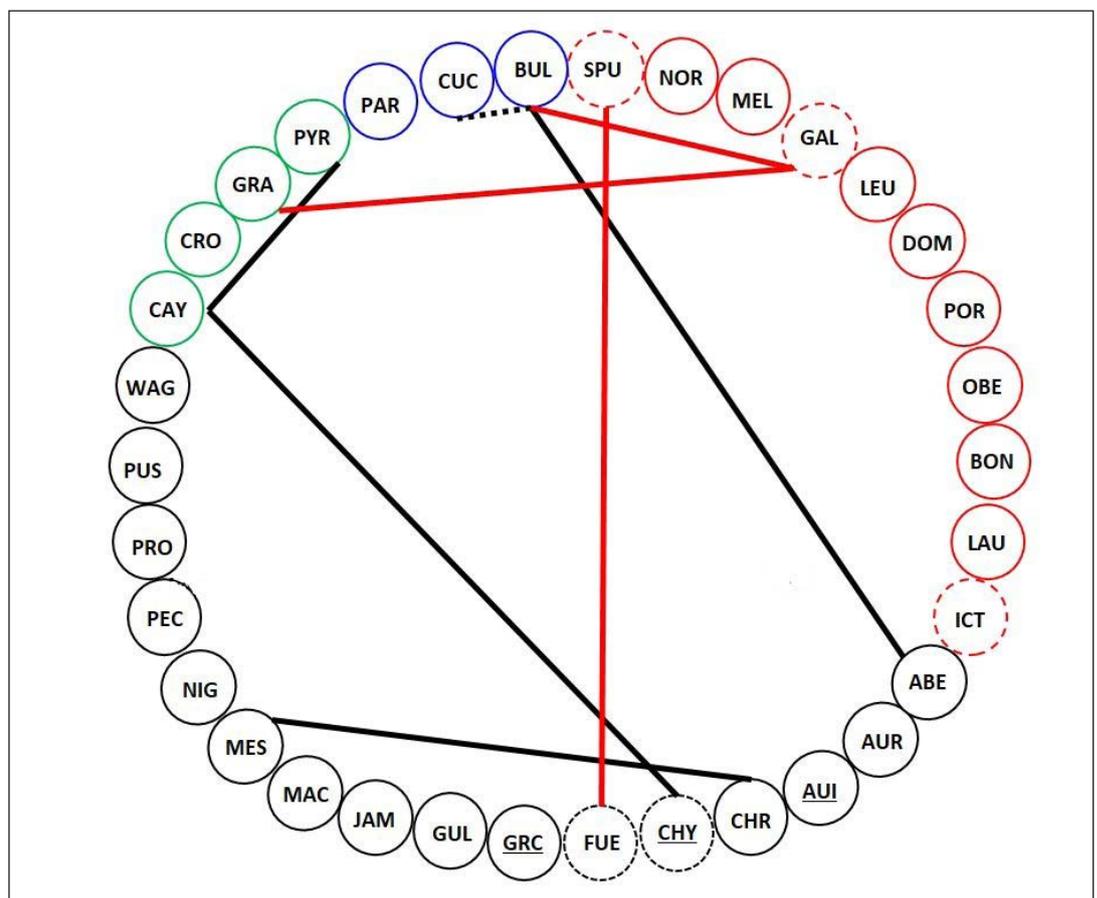
Stellt *Vireo* eine einzige adaptive Radiation dar? Die Vögel sind genetisch und phänotypisch ähnlich. Sie haben ein mattgrünes Gefieder (daher ihr Name, der sich vom lateinischen *virere* „grün sein“ ableitet), die meisten haben einen Hakenschnabel und schleichen auf der Suche nach Insekten im Gebüsch umher. Ihre napfförmigen Nester hängen an Ästen, bestehen aus groben Blättern und Moos, die mit Spinnenseide zusammengebunden sind, und sind mit Spinnen-Eikapseln verziert: Die erwachsenen Vögel verwenden Spinneneier zur Dekoration bzw. Tarnung ihrer Nester. Es gibt 7 endemische Arten (und eine achte, die im Wesentlichen endemisch ist) auf den Westindischen Inseln: den Kuba-, den Jamaika-, den Blauberg-, den Flachschnabel-, den Puerto-Rica-, den Providencia-, den San-Andrés- [und den Dickschnabel-] *Vireo*

(*V. gundlachii*, *V. modestus*, *V. osburni*, *V. nanus*, *V. latimeri*, *V. approximans*, *V. caribeus* [und *V. crassirostris*]). Die übrigen westindischen *Vireo*-Arten, die auch auf dem amerikanischen Festland vorkommen, teilen sich die Inseln mit vielen der endemischen Arten. Bei der Gattung *Vireo* handelt es sich um eine neotropische divergente Radiation mit einer Konzentration auf die karibischen Inseln, was sich in der hohen Zahl endemischer westindischer Arten widerspiegelt.

Stärlinge (Icteridae)

Die Icteridae (Stärlinge) sind typischerweise mittelgroße Sperlingsvögel mit schlanken, spitzen Schnäbeln. Ihr Gefieder ist in der Regel schwarz, oft mit gelben oder orangefarbenen Partien. Die Familie umfasst Gattungen, die hängende Nester bauen, wie die „Oropendolas“ (*Psarocolius*) und „Caciques“ (*Cacicus*), sowie solche, die parasitär nisten, wie die Kuhstärlinge (*Molothrus*). Die Gattung *Icterus* (Trupiale) umfasst 34 Vogelarten, deren helles, kontrastreiches Gefieder, Körpergröße und Verhalten stark an die Pirole, die Oriolidae, erinnert. Diebeutelartigen Nester, die sie bauen, sind jedoch anders aufgebaut. Genomische Daten bestätigen, dass die beiden Taxa nicht miteinander verwandt sind. Von den auf den Westindischen Inseln beheimateten Trupialen haben drei Gattungen nur einen Vertreter: die Antillengrackle

Abb. 9 Eine Kreuzungsmatrix aller 34 Arten der Gattung der Trupiale (*Icterus*). Es wurden 8 Hybriden gemeldet (McCarthy 2006), was unterstützt, dass die Gattung ein Grundtyp ist, eine genetische Familie. Die Trupiale sind anhand der ersten drei Buchstaben ihres Artnamens gekennzeichnet (3 Ausnahmen sind unterstrichen, bei denen der dritte Buchstabe durch den vierten ersetzt wurde). Die Arten der Westindischen Inseln sind rot gekennzeichnet: durchgehende rote Kreise, endemisch; gestrichelte rote Kreise, indigen. 7 der 8 Hybriden sind natürliche Hybriden, die einzige in Gefangenschaft beobachtete Hybride ist gekennzeichnet (gestrichelte Linie). Blaue Kreise, hauptsächlich nordamerikanische Arten; schwarze Kreise, hauptsächlich mittelamerikanische Arten; grüne Kreise, hauptsächlich südamerikanische Arten.



(*Quiscalus niger*) die Kubanische Amsel (*Ptiloxena atroviolaceus*) und die Jamaikanische Amsel (*Nesopsar nigerrimus*). Allerdings sind 11 Arten der Gattung *Icterus* in der Karibik heimisch; 8 sind endemisch, und mindestens 7 scheinen zu einer karibikweiten adaptiven Radiation zu gehören. 4 Arten auf den Bahamas und den Großen Antillen zeigen beim Übergang von den Bahamas nach Kuba, Hispaniola und Puerto Rico eine Tendenz zu mehr schwarzem Gefieder. Es handelt sich um den Bahama-, den Kuba-, den Hispaniola- und den Puertoricanischen Trupial (*I. northropi*, *I. melanopsis*, *I. dominicensis* und *I. portoricensis*). Viele Jahre lang wurde die auf den Großen Antillen vorkommende Gruppe als 4 Unterarten des Schwarzkehltrupials (*I. prosthemelas*) betrachtet, einer mittelamerikanischen Art an der Ostküste, die möglicherweise den Vorfahren dieser Arten darstellt. Drei Arten auf den Kleinen Antillen unterscheiden sich, obwohl sie sich im Allgemeinen ähneln: die Trupiale von Monserrat, Martinique und St. Lucia (*I. oberi*, *I. laudabilis* und *I. bonana*). Die letzte endemische Art, der Jamaikapirol (*I. leucopteryx*), ist in seinem Gefiedermuster abweichend und könnte ein separates Einwanderungsereignis darstellen; vielleicht durch den Goldtrupial (*I. auratus*), der die Yucatan-Halbinsel bewohnt. MCCARTHY (2006) verzeichnet 8 Hybriden in der gleichen Gattung *Icterus*, was unterstützt, dass es sich um einen einzigen Grundtyp, eine genetische Familie, handelt (siehe **Abb. 9**). Zwei der nicht endemischen Arten der Westindischen Inseln kommen in Nordamerika vor, zusammen mit drei anderen Trupial-Arten. Die dritte nicht endemische Art der Westindischen Inseln lebt auf den ABC-Inseln und in Venezuela. Es gibt nur 4 eindeutig südamerikanische Arten. Mit 11 Trupial-Arten auf den Antillen und 21 nicht westindischen Trupial-Arten auf dem mittelamerikanischen Festland ist die Gattung *Icterus* eine große neotropische divergente Radiation mit einer bedeutenden Präsenz in der Karibik.

Tauben (Columbidae)

Die Columbidae, die Tauben, sind auf den Westindischen Inseln gut vertreten. Im englischsprachigen Raum unterteilt man sie in zwei Gruppen: Die „Pigeons“ sind eine Gruppe mit in der Regel größeren und kühneren Arten, die meist ein graues Gefieder haben und hoch fliegen, während die „Doves“ eher kleinere, scheuere Arten umfassen, die meist braun gefiedert sind und niedrig fliegen. Ihre Taxonomie wird dadurch erschwert, dass es keine erkennbaren sichtbaren Unterschiede oder Unterschiede in der Lauterzeugung gibt. Die Columbidae sind

stämmige Vögel mit kurzen Hälsen und kurzen, schlanken Schnäbeln; und bei allen Arten und bei beiden Geschlechtern wird von den Eltern Kropfmilch produziert, um die Neugeborenen zu ernähren (ein Merkmal, das ganz unabhängig auch bei den Flamingos und männliche Kaiserpinguin zu beobachten ist; GILLESPIE et al. 2011).

Die Neuwelttauben werden in die Gattung *Patagioenas* (Unterfamilie Columbinae) gestellt, und entweder in den Tribus Zenaidini (Unterfamilie Columbinae) oder in die Unterfamilie Claravinae (Amerikanische Erdauben) eingeordnet. Von den 17 Arten der westindischen Inseln gehören 4 zur Gattung *Patagioenas*: die Antillen-, die Rosenschulter-, die Kariben- und die Weißkopftaube (*P. squamosa*, *P. inornata*, *P. caribaea* und *P. leucocephala*), wobei letztere nicht auf den Westindischen Inseln heimisch ist. Die Gattung ist groß, ihre Arten sind in ganz Amerika zu finden, und ihr Ursprung könnte in Asien liegen. Sie ist in 4 Gruppen unterteilt, wobei keine ihrer Arten speziell auf den westindischen Inseln vorkommt, so dass wenig darauf hindeutet, dass eine adaptive Radiation stattgefunden hat. Bei den Wachteltauben (*Geotrygon*) ist es anders. Von 10 Arten sind 5 auf den Westindischen Inseln endemisch: die Gundlachtaube, Weißstirntaube, Schnurrbart-Erdaube, Jamaika-Erdaube und Puerto-Rico-Taube (*G. caniceps*, *G. leucometopus*, *G. mystacea*, *G. versicolor* und *G. larva* [ausgestorben]). Eine sechste Art, die Glanzerdaube (*G. chrysia*), ist im Wesentlichen auf den Westindischen Inseln beheimatet und taucht nur ganz selten in Florida auf. Eine siebte Art, die Rote Erdaube (*G. montana*), kommt auf den Westindischen Inseln, aber auch in Mittel- und großen Teilen des nördlichen Südamerikas vor. Bei den übrigen drei „nicht westindischen“ Arten handelt es sich offenbar um kleine abgegrenzte Gruppen von Nachkommen am südlichen Rand des Verbreitungsgebiets der Steppenwachteltaube. Eine letzte Art, die Blaukopfwachteltaube (*Starnocenas cyanocephala*), wird in eine eigene Gattung gestellt und ist auf den Westindischen Inseln endemisch. Es sind keine Wachteltauben-Hybriden bekannt (MCCARTHY 2006). Die Arten der Wachteltaubengruppe stellen eine divergente Radiation dar, deren Zentrum die Westindischen Inseln sind.

Kuckucke (Cuculidae)

Die Kuckucke (Cuculidae) sind auf dem amerikanischen Kontinent weit verbreitet, aber in der Alten Welt, wo der Brutparasitismus weitaus verbreiteter – ja fast legendär – ist, stärker vertreten. Die Familie Kuckucke ist das einzige Taxon in der Ordnung der Kuckucksvögel und umfasst 33

Gattungen. Die Gattung *Coccyzus* ist panamerikanisch und umfasst 13 Arten, von denen 9 auf den Westindischen Inseln vorkommen, 6 endemisch sind; 4 weitere, die Eidechsenkuckucke, sind nach ihrer Neigung benannt, die dort vorkommenden Eidechsen zu jagen und zu fressen. Es gibt Hinweise darauf, dass sich die Gattung in der Neotropis ausbreitete, wahrscheinlich mit Schwerpunkt auf den Westindischen Inseln. Die sechs endemischen Arten sind groß (40–55 cm) und umfassen den Großen Eidechsenkuckuck (*C. merlini*), der auf den Bahamas und Kuba vorkommt; die Jamaikakuckuck und den Regenkuckuck (*C. vetula* und *C. pluvialis*), die auf Jamaika vorkommen; der Haitikuckuck und der Dominikanerkuckuck (*C. longirostris* und *C. rufigularis*), die auf Hispaniola vorkommen; und der Puerto-Rico-Eidechsenkuckuck (*C. vieilloti*), der auf Puerto Rico vorkommt. Die drei nicht endemischen westindischen Arten sind kleiner (25–32 cm). Dazu gehören der Mangrovenkuckuck (*C. minor*), der überall auf den Westindischen Inseln vorkommt und sozusagen bis auf die Küstenregionen Mittelamerikas übergreift sowie der Schwarzschnabel- und der Gelbschnabelkuckuck (*C. erythrophthalmus* und *C. americanus*), die in Nordamerika brüten, in Südamerika überwintern, zwischen den beiden durch die gesamte Neotropis wandern. Die beiden letztgenannten Arten können hybridisieren (McCARTHY 2006), was die genetische Verwandtschaft innerhalb von *Coccyzus* unterstützt. Die „nicht-westindischen“ Arten sind ähnlich klein (25–32 cm) und umfassen den Kleinen Mangrovekuckuck und den Lansbergkuckuck (*C. melacoryphus* und *C. lansbergi*), die in Nordamerika brüten, in Südamerika überwintern, aber nur über Mittelamerika zwischen den beiden Gebieten hin- und herwandern und auch auf den Galapagosinseln vorkommen. Der Cocos-Kuckuck (*C. ferrugineus*), der nur auf Costa Rica vorkommt, ist sehr eng mit dem Mangroven-Kuckuck verwandt, und beide sind eng mit dem Perlbrustkuckuck (*C. euleri*), und dem Gelbschnabelkuckuck verwandt. Die Gattung *Coccyzus* bildet eine divergente Radiation mit Schwerpunkt auf den Westindischen Inseln.

Spechte (Picidae)

Die Picidae oder Spechte sind eine außergewöhnliche Gruppe von Vögeln mit vielen einzigartigen Merkmalen, die es den Vögeln ermöglichen, ihre Köpfe sicher und kräftig gegen Baumstämme zu schlagen, um nach Nahrung zu suchen und durch Trommeln Partner anzulocken (eine Art Protzen, das genauso gut entwickelt

ist, wie das Singen sonstiger Vögel (SCHUPPE et al. 2022). Zu dieser Familie gehören Spechte, Saftsauger, Goldspechte, Mausspechte und Wendehälse. Sie sind eine von 9 heute existierenden Familien, die zur Ordnung der Piciformes gehören. McCARTHY (2006) beschreibt zahlreiche intragenerische Picidae-Hybriden und eine *Colaptes* × *Melanerpes*-Hybride, was darauf hindeuten könnte, dass die Picidae einen Grundtyp, eine genetische Familie darstellen. Wenigstens die übergroße Mehrheit der Specht-Unterfamilie Picumninae (mit Ausnahmen der 3 Arten der Gattungen *Hemicircus* und *Nesocotites*) kann mittels dieser Hybridisierung zu einem Grundtyp zugeordnet werden – ungefähr 200 Arten (vgl. SHAKYA et al. 2017, Fig. 1; FUCHS & PONS 2015, Fig. 1+2; The Cornell Lab Of Ornithology Birds Of The World). Es werden 6 gattunginterne *Melanerpes*-Hybriden beschrieben, jedoch keine von den Westindischen Inseln. Es gibt 12 Arten der karibischen Picidae, zu denen auch der Elfenbeinspecht (*Campephilus principalis*) gehört, ein prächtiger Vogel, der einst auch im Südosten der USA vorkam. Leider gilt er heute in beiden Regionen als ausgestorben. 3 weitere Spechtarten der Karibik sind auch auf dem amerikanischen Festland zu finden. Von den 8 endemischen Arten sind zwei auf nicht miteinander in Verbindung stehende Artbildungsprozesse zurückzuführen: der Antillenspecht (*Nesocites micromegas*), und der Kubaspecht (*Colaptes fernandinae*). Die übrigen 6 endemischen Arten scheinen das Ergebnis einer einzigen adaptiven Radiation zu sein: 5 Arten innerhalb der Gattung *Melanerpes* und eine in der Schwestergattung *Xiphidiopicus*. Der Bahamaspecht (*Melanerpes superciliaris*) ist auf den nördlichen Inseln der Antillen weit verbreitet; die anderen 5 Arten sind jedoch auf einzelne Orte beschränkt. Im Grunde ist eine Art auf jeder der vier Inseln der Großen Antillen sowie auf Guadeloupe endemisch: der Blutfleckspecht, der Haitispecht, der Jamaikaspecht, der Scharlachbrustspecht und der Guadeloupespecht (*X. percusses*, *M. striatus*, *M. radiolatus*, *M. portoricensis* und *M. herminieri*). Die 6 endemischen Arten unterscheiden sich phänotypisch vor allem in Gefiedermuster und Farbe. Beim Übergang von West nach Ost, vom Westindienspecht zum Guadeloupespecht, sind Tendenzen zu beobachten: Karos werden durch einfarbige Farben ersetzt, und helle, leuchtende Farben werden durch dunkle, matte Farben ersetzt. Die Befunde deuten darauf hin, dass die Spechte auf den Westindischen Inseln aus einer transitorischen Radiation hervorgegangen sind, in der es zu einer Divergenz gekommen ist.

Drosseln (Turdidae)

Die Turdidae oder Drosseln sind kleine bis mittelgroße Sperlingsvögel. Sie sind langbeinige, bodenlebende Vögel, die hauptsächlich in Wäldern leben. Sie haben ein jugendliches, einjähriges Federkleid, bevor sie das Erwachsenenalter erreichen; weisen also eine 2-jährige Generationszeit auf. Viele von ihnen haben einen wunderschönen Gesang, und einige Arten sind weit wandernd, wie z. B. das amerikanische Rotkehlchen (*Turdus migratorius*). Die Familie ist weltweit verbreitet und umfasst 174 Arten in 17 Gattungen. Es gibt zwei Unterfamilien: die Myadestinae (Blauvögel und Solitäre) und die Turdinae (die echten Drosseln). Alle drei Gruppen der Drosseln sind auf den Westindischen Inseln zu finden. Neben dem Östlichen Blaurücken (*Sialis sialis*) sind zwei Solitärarten auf den Westindischen Inseln endemisch: der Kubaklarino (*Myadestes elisabeth*),

der nur auf Kuba vorkommt, und der Bartklarino (*M. genibarbis*), der auf den übrigen Antillen zu finden ist. Die Mehrzahl der westindischen Drosselarten gehört jedoch zur Gattung *Turdus*, den echten Drosseln. Die Gattung umfasst weltweit 88 Arten, von denen etwa ein Drittel (27 Arten) 29 *Turdus*-Hybriden bilden, von denen jedoch keine außerhalb der Gattung hybridisiert, was nahelegt, dass es sich bei *Turdus* um einen Grundtyp handelt, siehe **Abb. 10** (McCARTHY 2006).

Auf den Westindischen Inseln werden 9 *Turdus*-Arten beobachtet, von denen 6 endemisch sind. Die Rotfußdrossel (*T. plumbeus*) ist auf allen Inseln zu finden. Sie unterscheidet sich von der weit verbreiteten Wanderdrossel (*T. migratorius*), die in Florida und auf der Yucatan-Halbinsel überwintert, ist ihr aber nicht unähnlich, und die beiden sind möglicherweise Schwesterarten. Das weite Verbreitungsgebiet der Rotfußdrossel bedeutet, dass sie sich Inseln mit der La-Selle-

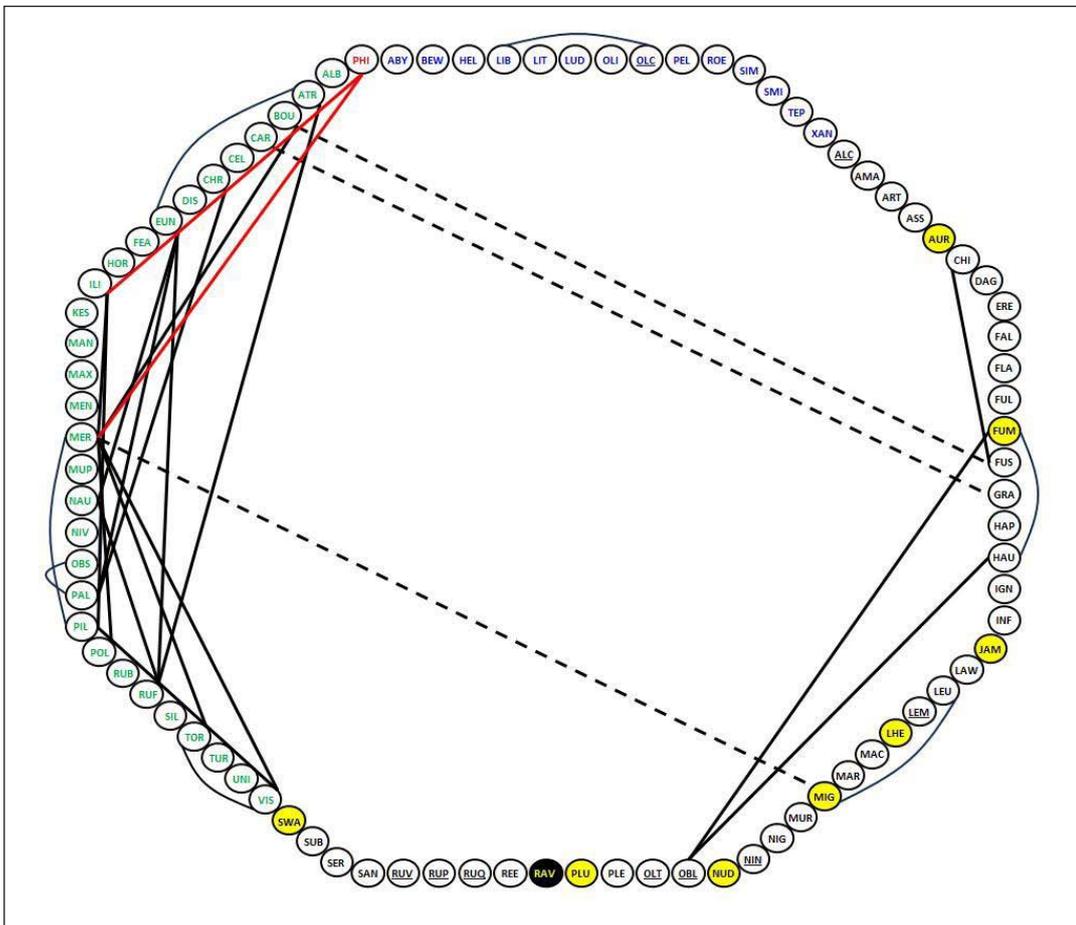


Abb. 10 Kreuzungsmatrix zwischen aller 88 Arten der Gattung *Turdus*. Es wurden 29 Hybriden gemeldet (McCARTHY 2006), was in Anbetracht der biogeografischen Verbreitung nahelegt, dass die Gattung ein Grundtyp ist, eine genetische Familie. Die Drosseln sind anhand der ersten drei Buchstaben ihres Artnamens gekennzeichnet (9 Ausnahmen sind unterstrichen, der dritte Buchstabe wurde durch einen eindeutigen Folgebuchstaben ersetzt). Afrikanische Arten sind **blau** hervorgehoben, eurasische Arten **grün** und Arten der Neuen Welt **schwarz**. Die meisten Hybriden werden in Eurasien beobachtet, wo sie am besten untersucht wurden, und die Art, die die meisten Hybriden bildet, *T. merula* (die Amsel), ist ein sehr beliebter Vogel; dieser eindeutige Beweis für eine voreingenommene Beobachtung deutet darauf hin, dass es sicherlich ein Potenzial für mehr Hybriden gibt. *T. philomelos* (die Singdrossel), die nachweislich der erste Zweig der Gattung und **rot** hervorgehoben ist, hybridisiert immer noch auf natürliche Weise mit *T. merula* und *T. iliacus*, der Rotdrossel; Linien in **Rot** dargestellt. Hybridisierungseignisse zwischen eurasischen und Neuwelt-Arten sind gestrichelt dargestellt. Die neun Arten der westindischen Inseln sind gelb hervorgehoben (*T. ravidus* ist inzwischen ausgestorben). Vier von ihnen, *T. aurantius*, *T. plumbeus*, *T. swalesi* und *T. therminieri* (die Weißkinn-, die Rotfuß-, die Haiti- und die Antillendrossel) gelten als Ursprung aller anderen Drosseln der Neuen Welt, siehe Abb. 11. Für weitere Einzelheiten siehe Haupttext.

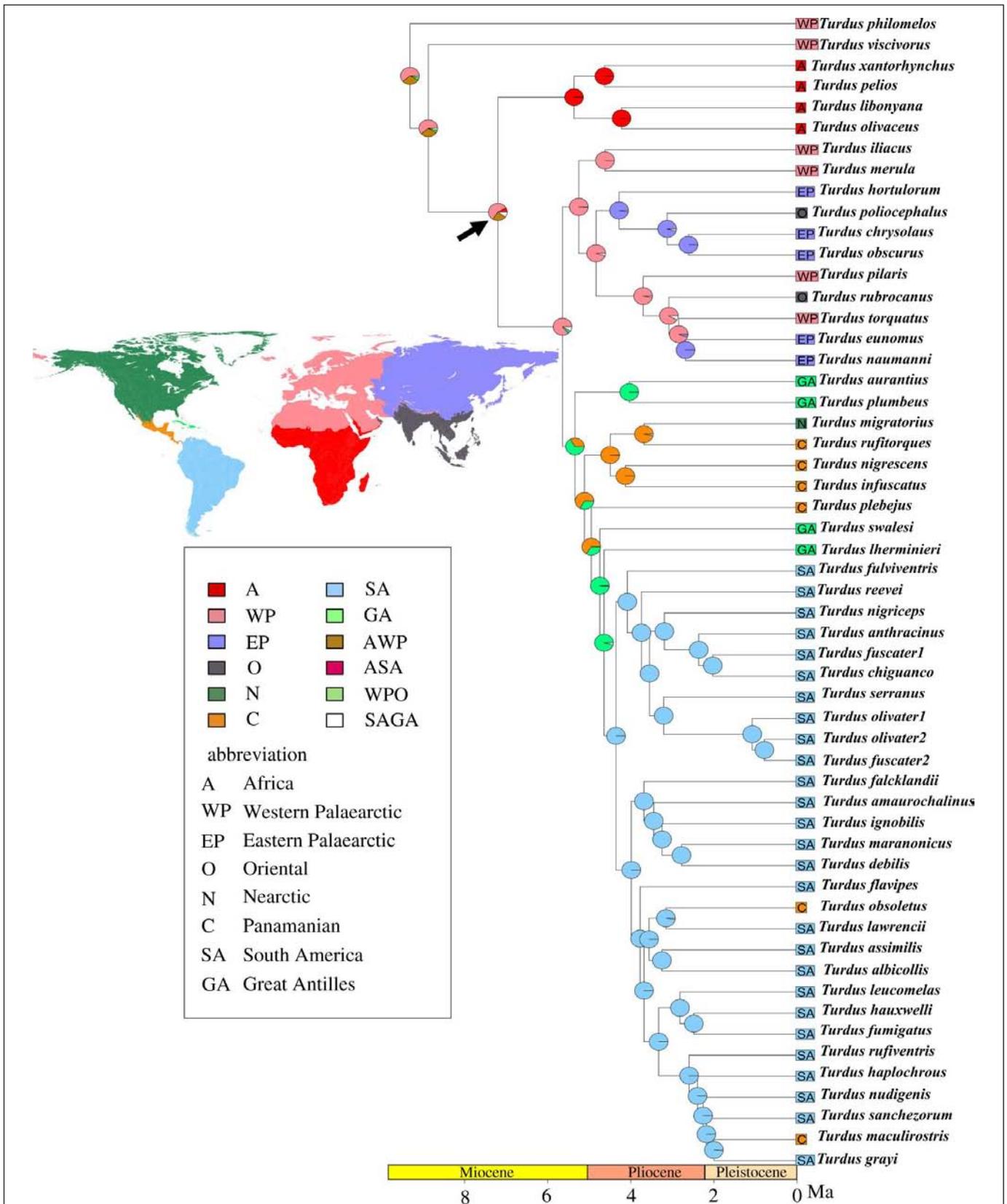


Abb. 11 Phylogenese der Drosseln, Turdidae. Die gefärbten Kleinkreise zeigen geschätzte Ursprungsgebiete. Die Kleinkarte zeigt die biogeographischen Regionen an, die für diese Analyse benötigt wurden. (Aus BATISTA et al. 2020)

Drossel (*T. swalesi*) auf Hispaniola teilt, aber eine Kreuzung mit den Weißaugen- und Weißkinndrosseln (*T. jamaicensis* und *T. auranus*) auf Jamaika, der inzwischen leider ausgestorbenen Rotaugendrossel (*T. ravidus*) und der Antillendrossel (*T. lherminieri*) auf den Kleinen Antillen vermeidet. Vieles deutet darauf hin, dass eine divergente Radiation stattgefunden hat, die sich auf die Westindischen Inseln konzentrierte. BATISTA

et al. (2020), die über eine umfassende molekulargenetische Studie berichteten, wiesen nach, dass die westindischen Arten wahrscheinlich alle Drosseln der Neuen Welt hervorgebracht haben. Die Gattung scheint in Nordafrika entstanden zu sein und sich nach und nach über Eurasien ausgebreitet zu haben. Die Daten deuten jedoch darauf hin, dass sie den Atlantik überquerten und ursprünglich die Karibik und von dort aus

Mittel-, Süd- und Nordamerika besiedelten (siehe **Abb. 11**). Interkontinentale Hybriden deuten darauf hin, dass die globale Ausbreitung nicht von langer Dauer gewesen sein dürfte.

Kolibris (Trochilidae)

Die Trochilidae oder Kolibris sind eine Familie, die in den tropischen Regionen Mittel- und Südamerikas beheimatet ist. Die Trochilidae sind die drittgrößte Vogelfamilie mit 352 Arten in 113 Gattungen, die in 9 Kladen unterteilt sind (GILL et al. 2021). Aufgrund ihrer geringen Größe, ihres exquisit gefärbten, schillernden Gefieders und ihres einzigartigen Schwebeflugs in der Nähe von Blüten – sie sind Nektarfresser, auch wenn sie ihre Nahrung durch winzige Insekten ergänzen –, bilden sie eine sehr eigenständige Vogelfamilie. Ihre Nester sind filigrane Gebilde, kleine Schalen aus Pflanzenfasern und -haaren, die außen mit Flechten verziert sind und mit Spinnweben zusammengehalten werden. Die Nester enthalten zwei winzige Eier von der Größe einer Erbse. Kolibris hybridisieren ausgiebig. Die bei MCCARTHY (2006, 144–155) aufgeführten gattungsübergreifenden Hybriden umspannen einen Großteil der Kolibri-Arten: ca. 330 Arten gehören also mindestens zu diesem Grundtyp (vgl. MCGUIRE et al. 2014, Fig. S3; FARIAS 2017, 66; <https://www.bird-phylogeny.de/superorders/strisores/>, am 26.01.24). All diese Fakten deuten darauf hin, dass Kolibris ein

einzig Grundtyp, eine genetische Familie sind (WELLER 1999a; 1999b).

Kolibris sind in ganz Amerika verbreitet, leben aber hauptsächlich in Mittel- und im nördlichen Südamerika. Zur Familie gehört der kleinste Vogel der Welt, die Bienenelfe (*Mellisuga helenae*), die auf Kuba und der Isle of Pines beheimatet ist. Die Phylogenetik der Familie wurde auf molekularer Ebene eingehend untersucht (MCGUIRE et al. 2014). Von den 9 Kladen sind 4 auf den Westindischen Inseln beheimatet: Eine einzige Art gehört zur „Hermit“-Gruppe, die anderen zur „Mango-“, „Bienenelfen-“ und „Smaragd-Gruppe“. Insgesamt gibt es 17 Arten auf den westindischen Inseln, von denen 14 endemisch sind, was auf eine adaptive Radiation hinweist. Sie scheint aus drei separaten adaptiven Radiationen zu bestehen.

Die Mango-Gruppe ist die Unterfamilie Polytminae mit 12 Gattungen und 30 Arten; 6 sind endemisch und zwei sind auf den Westindischen Inseln beheimatet, die in zwei nahe verwandten Gattungen vorkommen: *Anthracothorax* („Mangos“) und *Eulampis* („Kariben“). Molekulare Studien (REMEN et al. 2015) zeigen, dass *Eulampis* innerhalb von *Anthracothorax* eingeschachtelt ist. Zusammen bilden sie eine Gruppe von 10 Arten, deren geografische Standorte einen Ring um Mittelamerika, das nördliche Südamerika sowie die Kleinen und Großen Antillen bilden, was eine transitorische Radiation zur Folge hat **Abb. 12**. Dieser Ring, der in Mexiko beginnt und in Jamaika endet, umfasst den Grünbrust-,

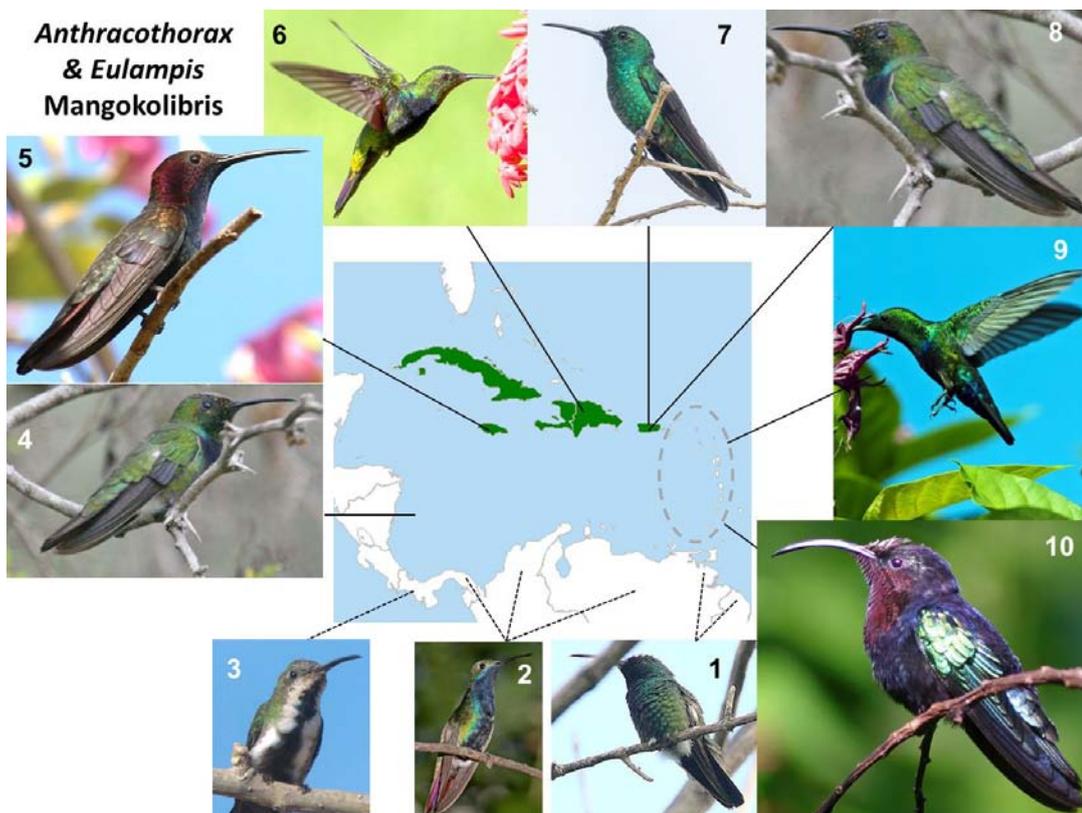


Abb. 12 Einige Arten der Mangokolibri der Gattungen *Anthracothorax* und *Eulampis*. **1** Smaragdkehl-Mango (*Anthracothorax viridigula*), **2** Schwarzbrust-Mango (*A. nigricollis*), **3** Veragua-Mango (*A. veraguensis*), **4** Grünbrust-Mango (*A. prevostii*), **5** Jamaika-Mango (*A. mango*), **6** Dominikaner-Mangokolibri (*A. dominicus*), **7** Smaradkolibri (*A. viridis*), **8** Puerto-Rico-Mangokolibri (*A. aurulentus*), **9** Blaustern-Antillenkolibri (*Eulampis holosericeus*), **10** Purpurkehl-Antillenkolibri (*E. jugularis*). Es gibt nur Veränderungen in der Verzierung, keine grundlegenden Veränderungen. Es handelt sich um deutlich isolierte Arten in zwei Gattungen, die sich sowohl in der Farbe als auch im Muster deutlich unterscheiden. (Quellenangaben am Ende des Artikels)

den Veragua-, den Smaragdkehl- und den Schwarzbrust-Mango, den Purpurkehl- und den Blaustern-Antillenkolibri, den Puerto-Rico-Mangokolibri, den Smaragdmangokolibri, den Dominikanermangokolibri und den Jamaika-Mango-Kolibri (*A. prevostii*, *A. veraguensis*, *A. viridigula*, *A. nigricollis*, *E. jugularis*, *E. holosericeus*, *A. aurulentus*, *A. viridis*, *A. dominicus* und *A. mango* [Arten der westindischen Inseln sind fett hervorgehoben]).

Die Gruppe der Bienenelfen bilden die Tribus der Mellisugini mit 16 Gattungen und 37 Arten; zu ihr gehört auch die Bienenelfe, der kleinste aller Vögel. 4 Arten sind endemisch und eine ist auf den Westindischen Inseln heimisch, die in drei Schwestergattungen (mit jeweils 2 Arten) vorkommen: *Archilochus*, *Nesophlox* und *Mellisuga*. Dazu gehören der Rubinkehlkolibri (*A. colubris*), der Bahamasternkolibri und der Inaguasternkolibri (*N. evelynae* und *N. lyrura*) sowie die Bienenelfe und Zwergelfen (*M. helenae* und *M. minima*). *Nesophlox* und *Mellisuga* bilden zwar isolierte Inselarten, aber die stark wandernde Art *A. colubris*, die im gesamten Osten der USA brütet, jedoch auf den Bahamas und auf Kuba überwintert, teilt einige der gleichen Standorte, bleibt aber von ihren nahen Verwandten, den Bienenelfen, getrennt, was auf eine divergente Radiation hinweist. Die Mangos und Bienenelfen der Westindischen Inseln zeigen, wie adaptive Radiationen auf natürliche Weise die Artenzahl in bestehenden Kladen erhöhen.

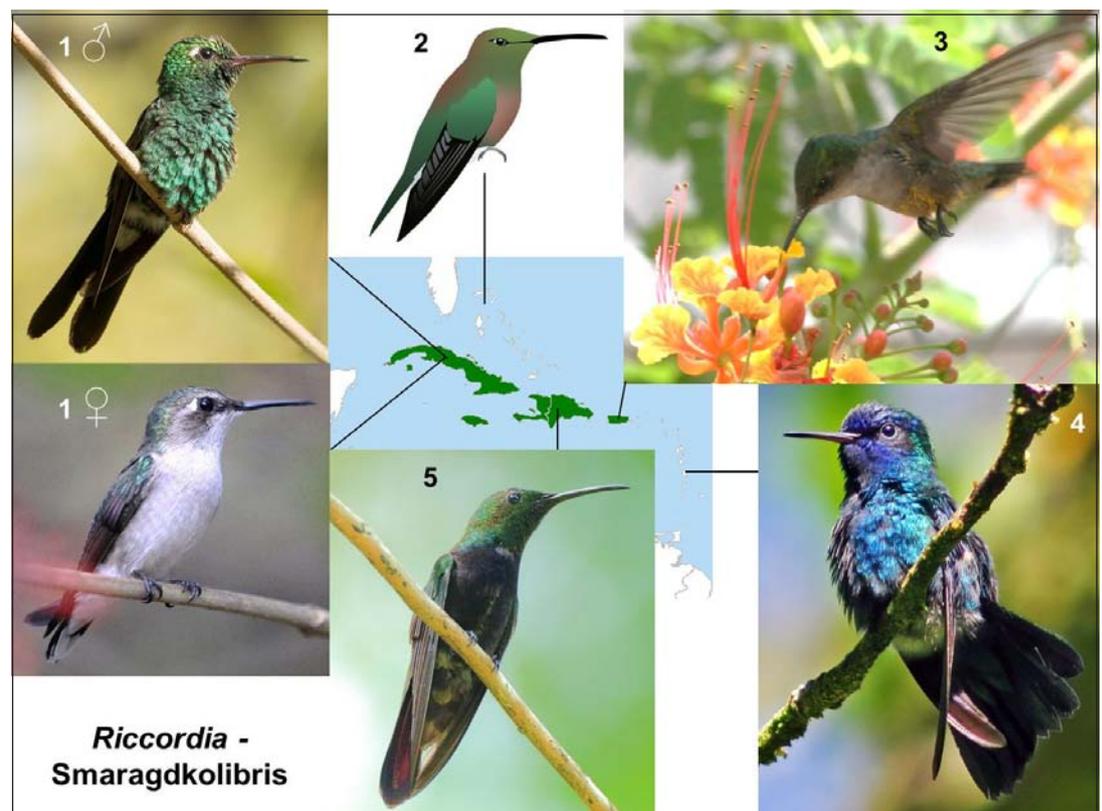
Die Smaragd-Klade ist die Tribus Trocholini mit 36 Gattungen und 114 Arten. Die Gattung

Riccordia umfasst 5 Arten, die alle auf den Westindischen Inseln beheimatet sind: der Bahama-Smaradkolibri (New Providence, ausgestorben), der Kuba-Smaradkolibri, der Hispaniola-Smaradkolibri, der Puerto-Rico-Smaradkolibri und der Blaukopfkolibri (Dominica und Martinique) (*R. bracei*, *R. ricordii*, *R. swainsonii*, *R. maugaeus* und *R. bicolor*) (Abb. 13). Möglicherweise gibt es einen sechsten Smaradkolibri aus Jamaika, Goulds Smaradkolibri [*R. elegans*], der ausgestorben ist). Die Smaradkolibris der Westindischen Inseln bilden eine allopatrische Radiation: die Gattung *Riccordia*, die in eine der Trocholini-Untergruppen eingebettet ist (STILES et al. 2017), was einmal mehr bestätigt, wie adaptive Radiationen auf natürliche Weise Artengruppen hervorbringen, in diesem Fall eine Gattung.

Waldsänger (Parulidae)

Die Parulidae oder Waldsänger sind auf die Neue Welt beschränkt. Wie die Vireonidae sind sie eine Gruppe kleiner Sperlingsvögel, die sich von Insekten ernähren, aber sie sind oft hell gefärbt und leben eher in Bäumen. Auf der Grundlage neuerer Studien zur Genomsequenzierung wurden viele Vögel, die früher als Waldsänger galten, in andere Familien eingeordnet. Waldsänger gelten als nur entfernt verwandt mit den Altwelt-Laubsängern, die ebenfalls erhebliche taxonomische Veränderungen erfahren haben. Die Parulidae sind weit wandernde Vögel und

Abb. 13 Einige Arten der Smaradkolibris. **1** Kuba-Smaradkolibri (*Riccordia ricordii*), **2** Bahama-Smaradkolibri (*R. bracei*), **3** Puerto-Rico-Smaradkolibri (*R. maugaeus*), **4** Blaukopfkolibri (*R. bicolor*), **5** Hispaniola-Smaradkolibri (*R. swainsonii*). Es gibt nur Veränderungen in der Verzierung, keine grundlegenden Veränderungen. Es handelt sich um deutlich isolierte Arten, die sich sowohl in der Farbe als auch im Muster unterscheiden. (Quellenangaben am Ende des Artikels)

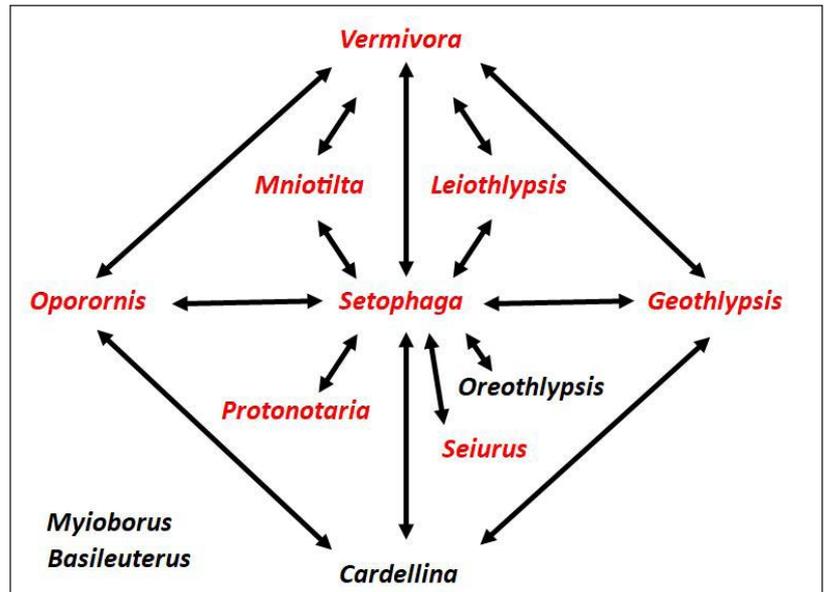


umfassen mindestens 111 Arten in 18 Gattungen. MCCARTHY (2006) beschreibt 71 Waldsänger-Hybriden, die über die gesamte Familie verteilt sind und 8 ihrer Gattungen direkt miteinander verbinden, um eine beeindruckende Hybridmatrix zu bilden (siehe **Abb. 14**). Die Matrix liefert deutliche Hinweise darauf, dass Waldsänger einen Grundtyp, eine genetische Familie, bilden. Nach SCHOLL (2024) bilden 118 der 120 Waldsängerarten aufgrund der kladenverbindenden Hybriden einen Grundtyp; lediglich die beiden Arten *Seiurus aurocapilla* (im Gegensatz zu anderen *Seiurus*-Arten) und *Helmitheros vermivorum* zweigen vor den Verbindungen durch Hybriden ab (vgl. LOVETTE et al. 2010, Fig. 5).

Die Waldsänger sind auf den Westindischen Inseln mit 45 Arten vertreten, die sich in drei Hauptgruppen aufteilen. Die erste Gruppe umfasst alle 10 Arten von 7 eng verwandten Gattungen (praktisch eine Tribus): *Seiurus*, *Helminthos*, *Parkesia*, *Vermivora*, *Mniotilta*, *Protonotaria* und *Limnothlypsis* (LOVETTE et al. 2010). Sie alle brüten in Nordamerika, einige in ganz Nordamerika und einige im Südosten, aber die gesamte Gruppe überwintert gemeinsam auf den Westindischen Inseln, möglicherweise als Ergebnis einer gemeinsamen adaptiven Radiation, die einst auf den Inseln stattfand. Die zweite Gruppe umfasst zwei Gattungen: *Setophaga* mit 36 Arten (früher *Dendroica*), von denen 24 auf den Westindischen Inseln vorkommen, und *Catharopeza* mit einer einzigen Art, dem Pfeifwaldsänger, *C. bishopi*, und nur diese letztere Art ist auf den Westindischen Inseln endemisch, nämlich auf St. Vincent. Die dritte Gruppe umfasst 4 Gattungen mit 24 Arten, von denen 6 auf den Westindischen Inseln vorkommen, aber nur der Blassfußwaldsänger (*Leucopoeza semperi*), ist auf St. Lucia endemisch. Obwohl die Parulidae die Familie mit den meisten Arten auf den Westindischen Inseln sind, fast doppelt so viele wie jede andere, gibt es nur indirekte Hinweise darauf, dass adaptive Radiation zu ihrer Artenvielfalt beigetragen hat.

Echte Eulen (*Strigidae*) und Schnepfenvögel (*Scolopacidae*)

Die Strigidae oder Echten Eulen sind eine große Familie mit 225 heute lebenden oder kürzlich ausgestorbenen Arten (jedoch ohne die Schleiereulen, Tytonidae). Sie zeichnen sich durch ihr großköpfiges, halsloses Erscheinungsbild, ihren lautlosen Flug, die asymmetrische Anordnung der Ohren zur Unterstützung der Geräusch- und Beuteortung und die außergewöhnliche Fähigkeit aus, ihren Kopf um bis zu 270 Grad zu drehen (was einzigartige Blutgefäße und Öffnungen – Foramina – in ihren Halswirbeln



erfordert). Von den 7 Eulenarten, die auf den Westindischen Inseln vorkommen, gibt es zwei potenzielle Artbildungslinien, eine in der Tribus Surniinae, die drei Arten umfasst, und eine in der Tribus Asionini, die ebenfalls drei Arten umfasst. In beiden Fällen ist eine der drei Arten auch auf dem amerikanischen Festland zu finden. Abgesehen von diesen kurzen Abstammungslinien gibt es keine zwingenden Beweise für eine adaptive Radiation. MCCARTHY (2006) beschreibt 17 Hybriden, von denen nur einer ein Gattungshybrid ist, was in gewissem Maße darauf hindeuten könnte, dass die Strigidae ein Grundtyp sind. Aufgrund von Hybriden zwischen den beiden Familien der Eulen, Schleiereulen (Tytonidae) und Eigentliche Eulen (Strigidae), die immerhin die Hälfte der Embryonalentwicklung durchlaufen haben (Schleiereule × Schreieule; vgl. FLIEG 1971, 178; MCCARTHY 2006, 155), geht SCHOLL (2025, in Vorb.) davon aus, dass die gesamte Ordnung der heute lebenden Eulen einen einzigen Grundtyp bildet.

Die Scolopacidae (die Familie der Strandläufer und Wassertreter) umfasst 98 Arten in 15 Gattungen. MCCARTHY (2006) nennt 16 Hybriden, von denen nur einer ein Gattungshybrid ist, was auch ein wenig darauf hindeutet, dass die Familie bzw. eine Klade innerhalb der Familie ein Grundtyp ist. Obwohl sie mit 23 Arten die zweithöchste Artenzahl aller Familien der westindischen Inseln aufweist, sind ihre Mitglieder in erster Linie Zugvögel. BOND (1971) berichtete, dass nur eine einzige Art einheimisch ist. Es handelt sich um Küstenvögel, die auf den Westindischen Inseln überwintern oder diese auf ihrem Weg zu den Brutgebieten, typischerweise in Nordamerika, durchqueren. Wenig deutet darauf hin, dass eine adaptive Radiation der Scolopacidae in der Karibik stattgefunden hat.

Abb. 14 Kreuzungsmatrix zwischen den Gattungen bei den Waldsängern. Die Parulidae umfassen 18 Gattungen. MCCARTHY (2006) berichtet von 71 Hybriden in 10 Gattungen, was bestätigt, dass es sich bei fast der ganzen Familie um einen Grundtyp, eine genetische Familie, handelt SCHOLL (2024). Die beiden Gattungen, die nicht mit der Hauptmatrix verbunden sind, weisen nur gattungsinterne Hybride auf – sind aber durch kladenübergreifende Hybriden ebenfalls in denselben Grundtyp eingeschlossen. Die Gattungen, die Arten der westindischen Inseln enthalten, sind rot hervorgehoben, sie gehören zu allen drei Kladen (Einzelheiten siehe Text).

Tyrannenschnäpper (Tyrannidae) und Spottdrosseln (Mimidae)

Die Tyrannidae oder Tyrannenschnäpper sind eine Familie der Neuen Welt, die nicht mit den Fliegenschnäppern der Alten Welt (Muscicapidae) verwandt ist. Die Familie umfasst 447 Arten in 104 klar definierten Gattungen. Innerhalb einer Gattung können sich die Arten jedoch so sehr ähneln, dass sie sich in einigen Fällen nur durch die Lautäußerungen unterscheiden. MCCARTHY (2006) beschreibt 32 Hybriden, von denen nur 2 Hybriden gattungsübergreifend sind, was darauf hindeutet, dass die Familie bzw. Kladen innerhalb der Familie, wie die Contopini und Tyrannini, den Status eines Grundtyps haben. Sechs Gattungen von Tyrannenschnäppern sind in der Karibik vertreten, aber keine Gattung hat mehr als zwei endemische Arten. Es gibt keine zwingenden Beweise dafür, dass eine adaptive Radiation der Tyrannidae auf den Westindischen Inseln stattgefunden hat.

Die Mimidae (die Spottdrosseln und Drosseln) umfassen 30 Arten in 10 Gattungen. MCCARTHY (2006) beschreibt sechs Hybriden; zwei davon sind Gattungshybriden, an denen die Nördliche Spottdrossel und die Drosseln beteiligt sind, was darauf hindeutet, dass es sich bei der Familie um einen Grundtyp handelt. Die Familie ist mit einer Reihe von endemischen Arten in der Karibik vertreten. Diese sind jedoch so dünn verteilt, dass keine Gattung mehr als zwei endemische Arten aufweist. Es gibt keine zwingenden Hinweise darauf, dass eine adaptive Radiation der Mimidae in Westindien stattgefunden hat.

Diskussion

Adaptive Radiationen auf Inseln sind keine häufig vorkommenden Ereignisse. Dennoch zeigten 10 der 72 beobachteten Vogelfamilien auf den Westindischen Inseln Hinweise auf Kladen, die als Folge adaptiver Radiationen entstanden sind. Legt man 13 (Anzahl der Radiationen) oder 10 (Anzahl der Familien) zugrunde, so ergibt sich, dass etwa jede sechste Familie zu adaptiven Radiationen auf Archipelen geführt hat. Diese Schätzungen stehen unter dem Vorbehalt, dass sie möglicherweise eher für nahe gelegene Inselgruppen gelten. Die auf den Westindischen Inseln beobachteten adaptiven Radiationen sind oft mit größeren Radiationen auf dem amerikanischen Festland verbunden, was auf die Bewegung von Arten zwischen den beiden Regionen hinweist, wie es bei Vögeln zu erwarten ist. Bei den Familien, die Anzeichen für adaptive Radiationen aufweisen und für die

weiteren Untersuchungen durchgeführt wurden, handelte es sich nicht um Küstenfamilien, sondern um Familien aus dem Landesinneren. Dies ist auch zu erwarten, wenn die reproduktive Isolation eine wichtige Rolle bei der Entstehung der adaptiven Radiationen spielt, da die Wanderbewegungen über das Meer dies eher abschwächen würden. Die Mehrzahl der Radiationen war von bescheidener Größe. **Nur in zwei Familien gab es Radiationen mit rund 10 endemischen Arten.** Die Häufigkeit dieser ausgeprägten Radiationen ist mit weniger als 1 zu 36 sehr gering. Beide Werte, 1 zu 6 und 1 zu 36, sind als erste Näherungswerte zu betrachten, bieten aber dennoch wichtige Anhaltspunkte für die weitere Diskussion.

Hybridisierung und Grundtypen

Die Mendel'sche Artbildung führt zur Bildung von Kladen genetisch verwandter Organismen, die taxonomisch in der Regel als Familien klassifiziert werden. Die innerhalb dieser Kladen beobachteten adaptiven Radiationen haben zu Unterfamilien, Triben, Gattungen oder Artengruppen geführt; all dies ist Teil des Prozesses der *Cis*-Evolution (Artbildung innerhalb von Grundtypen auf der Basis präexistenter Variationsprogramme), der die biologische Vielfalt einer Klade ohne die Notwendigkeit von Mutationen hervorbringt. Viele Hybriden in den Vogelfamilien finden sich bei MCCARTHY (2006). Die Hybridisierung wird als Kriterium für die Einteilung von Artengruppen in Grundtypen verwendet (SCHERER 1993). Sie ist ein leistungsfähiges taxonomisches Instrument, das eine weitgehende genetische und phänotypische Kompatibilität zwischen Arten bestätigt, die durch Abstammung miteinander verwandt sind.

Es stellen sich wichtige Fragen zu den durch Hybridisierung definierten Grundtypen: Wie häufig werden sie beobachtet und bilden sie Gruppen des gleichen taxonomischen Ranges? Die Vögel der Westindischen Inseln liefern klare Antworten auf diese Fragen. **Bei bemerkenswerten zwei Dritteln der 15 ausgewählten Familien (Familien mit fünf oder mehr endemischen Arten) wurde ein Spektrum von Hybriden festgestellt, das auf einen Grundtyp hinweist.** In drei Fällen bezeichnet der Grundtyp einzigartige Gattungen der westindischen Inseln: *Icterus*, *Coccyzus* und *Turdus*; in sechs Fällen bezeichnet er ganze Familien: *Todidae*, *Psittacidae*, *Vireonidae*, *Picidae*, *Trochilidae* und *Parulidae* (in zwei von sechs Fällen handelte es sich dabei auch um Gattungen); und in einem Fall bezeichnet er eine Superfamilie von Vögeln innerhalb der Passerioidea, einer Gruppe, die für

ihre Widerstandsfähigkeit gegen die Unterteilung in Familien bekannt ist. Die Klassifizierung auf der Grundlage von Hybriden ist für ein korrektes Verständnis der Taxonomie weiterhin von entscheidender Bedeutung.

Adaptive Radiationen

Die umfangreichen Felddaten, die in dieser Arbeit ausgewertet wurden, bestätigen, dass viele Kladen von Vögeln durch adaptive Radiationen auf den Westindischen Inseln entstanden sind (siehe Tabelle 3). Im extremsten Fall ist eine komplette Familie, die Todis, heute durch eine einzige divergente Radiation vertreten. Die Tangaren-Familie (die Thraupidae) ist ein viel komplexerer Fall und war schon immer schwierig zu kategorisieren. Drei ihrer Arten hybridisieren mit dem Kanarienvogel aus der Familie der Fringillidae, der erstaunlicherweise mit 70 Arten hybridisieren kann, unter anderem mit Arten aus den Familien Estrildidae, Cardinalidae, Icteridae, Ploceidae und Emberizoidae (McCARTHY 2006). Drei weitere Tangaren-Arten hybridisieren auch mit Arten der Estrildidae, Cardinalidae und Icteridae. **Diese verschiedenen Hybriden zeigen, dass die Tangaren zu einer Superfamilie von finkenähnlichen Vögeln gehören, einem einzigen, umfangreichen Grundtyp.** In der Neotropis bilden zwei adaptive Radiationen innerhalb der Tangaren die Unterfamilie Coerebinae, die Kuppelfink-Tangaren, eine mehrere Gattungen umfassende Gruppe (eine der Radiationen umfasst die Darwinfinken).

Adaptive Radiationen wurden in vielen anderen Familien der Westindischen Inseln beobachtet (siehe Tabelle 3). Divergente Radiation führte zu bedeutenden Teilen der Gattung

Geotrygon in der Familie der Tauben (7 von 10 Arten); zur Gattung *Coccyzus* in der Familie der Kuckucke (9 von 13 Arten); zur Gattung *Vireo* in der Familie der Vireos (14 von 34 Arten) und zur Gattung *Icterus* in der Familie der Neuwelttrupiale (11 von 34 Arten); und trug auch eine Artengruppe zur Gattung *Turdus* in der Familie der Drosseln (9 von 87 Arten) bei. Transitorische Radiationen führten zu einem bedeutenden Teil der Gattung *Amazona* in der Familie der Papageien (9 von 30 Arten) und bildeten einen Teil der Gattung *Melanerpes* bei den Spechten (6 von 25 Arten). Kolibris kommen hauptsächlich in der Neotropis vor, und auf den Westindischen Inseln wurden Belege für drei verschiedene adaptive Radiationen in dieser Familie beobachtet. Die Transitorische Radiation führte zu einer Klade von zwei Gattungen in der Unterfamilie Polytmidae (8 von 10 Arten); divergente Radiation führte zu einer Klade von drei Gattungen im Stamm Mellisugini (5 von 6 Arten); und allopatrische Radiation führte zu einer ganzen Gattung der Smaragd-Kolibris, *Riccordia* (5+ von 5+ Arten), siehe Tabelle 3.

Artengruppen oder Kladen auf den Westindischen Inseln, die aus adaptiven Radiationen hervorgegangen sind, nehmen drei verschiedene Formen an: allopatrisch, transitorisch und divergent. Bei einer der Radiationen sind alle einzelnen Arten auf verschiedenen Inseln zu finden, was auf eine allopatrische Radiation hinweist. Individuen einer Pionierart besiedeln verschiedene Inseln. Wenn die Gründerpopulationen wachsen, werden geringfügige phänotypische Unterschiede fixiert, und die einzelnen Inseln beherbergen getrennte Arten. Bei vier Radiationen gehen die Phänotypen der Arten auf dem Weg entlang einer Inselkette nacheinander ineinander über, was als Trend erkannt wird und auf eine transitorische

Familie	Familie Anz. Arten	Clade	Clade Arten	W. Indies Arten	Endemische Arten	Adaptive Radiation
<u>Todidae</u>	5	<u>Todidae</u>	5	5	5	Divergent
<u>Thraupidae</u>	381	<u>Coerebinae</u>	15*	13	10	Divergent
<u>Psittacidae</u>	175	<u>Amazona</u>	30*	5	5	Transitorisch
<u>Psittacidae</u>	175	<u>Amazona</u>	30*	4	4	Transitorisch
<u>Vireonidae</u>	63	<u>Vireo</u>	34	14	7/8*	Divergent
<u>Icteridae</u>	105	<u>Icterus</u>	34	14	7	Divergent
<u>Columbidae</u>	348	<u>Geotrygon</u>	9+1*	7	5	Divergent
<u>Cuculidae</u>	147	<u>Coccyzus</u>	13	9	6	Divergent
<u>Picidae</u>	233	<u>Melanerpes</u>	24+1*	6	6	Transitorisch
<u>Turdidae</u>	174	<u>Turdus</u>	87	9	6	Divergent
<u>Trochilidae</u>	366	<u>Polytmidae</u>	10*	8	6	Transitorisch
<u>Trochilidae</u>	366	<u>Mellisugini</u>	6*	5	4	Divergent
<u>Trochilidae</u>	366	<u>Riccordia</u>	5/6*	5/6	5/6	Allopatrisch

Tab. 3 Liste der Familien, Kladen, Artenzahlen und adaptiven Radiationstypen der Westindischen Inseln. *Für weitere Details siehe Text (W. Indies steht für James Bonds „Birds of the West Indies“ von 1936).

Radiation hinweist. Wenn sich eine Pionierart von einer Insel zur nächsten entlang einer Kette bewegt und von einem Phänotyp zum nächsten übergeht, zeigt sich eine klare Abfolge oder ein Trend der phänotypischen Veränderungen im Einklang mit der Inselkette.

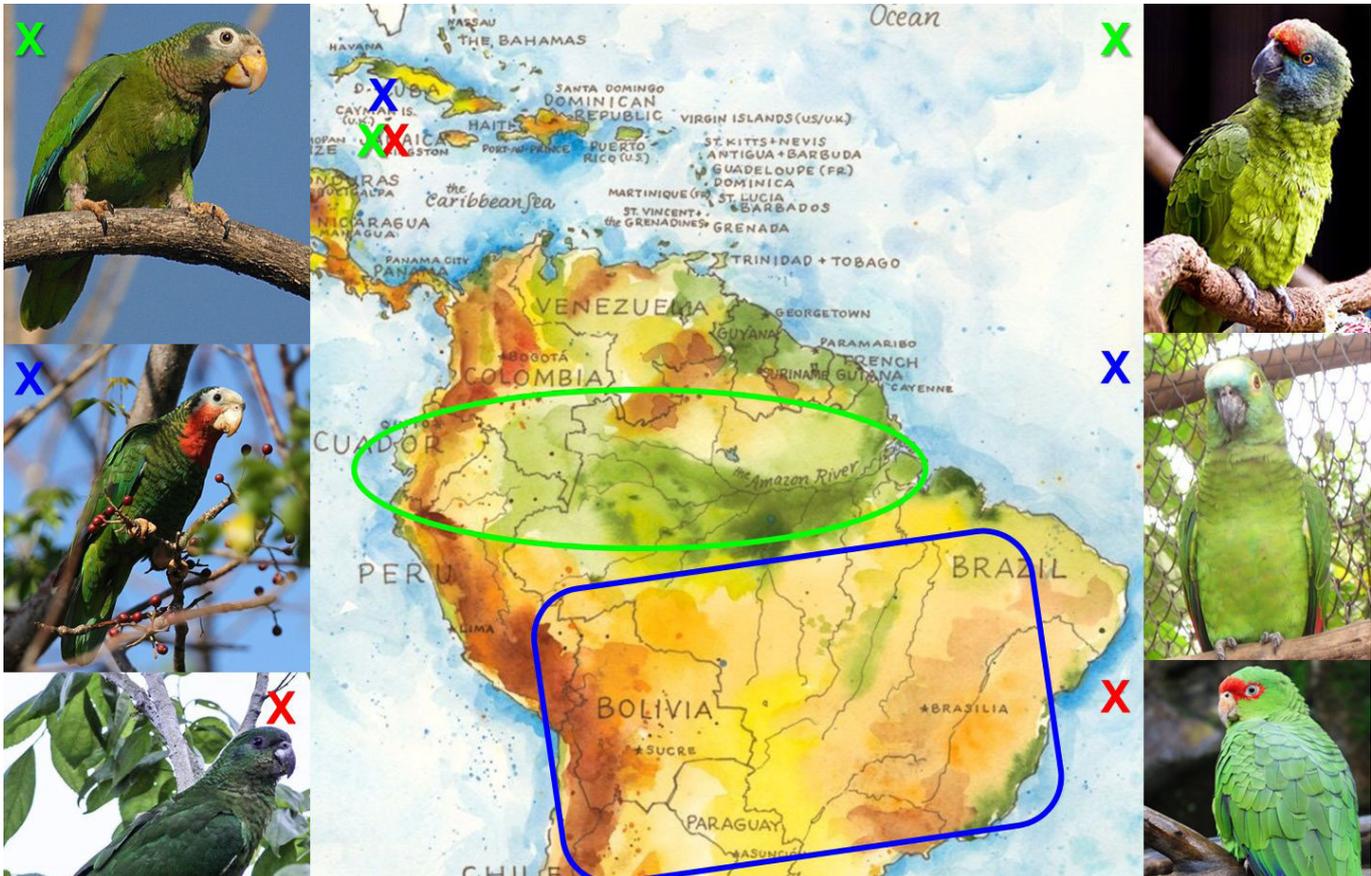
Bei acht Radiationen wurden separate Arten auf separaten Inseln am häufigsten von Schwesterarten oder -gattungen auf denselben Inseln begleitet, was auf eine divergente Radiation hinweist. Individuen einer Pionierart besiedeln separate Inseln. Wenn die Gründerpopulationen wachsen, werden geringfügige phänotypische Unterschiede fixiert, und getrennte Inseln beherbergen getrennte Arten. Irgendwann in diesem Prozess besiedeln jedoch eine oder mehrere Schwesterarten oder -gattungen eine oder mehrere der gleichen Inseln. Schwesterarten am selben Ort erfordern eine reproduktive Isolation, die eine Hybridisierung, eine Homogenisierung des Phänotyps und das potenzielle Aussterben einer der beiden Arten verhindert (TODESCO et al. 2016). Reproduktive Isolation ist ein zentrales Element der Mendel'schen Artbildung (CROMPTON 2018b). Obwohl auch andere Formen der Radiation denkbar sind, waren dies die drei beobachteten Formen. Sie bieten die einfachsten Erklärungen dafür, wie die drei Formen entstanden sind. **Da die Variation in einer Artengruppe aus der Heterozygotie ihrer Pioniere resultiert, entstehen Multi-Spezies-Radiationen aus wenig heterozygoten Pionieren, Multi-Gattungs-Radiationen jedoch aus extensiv heterozygoten Pionieren.**

Die Artenvielfalt der Vögel der Westindischen Inseln ist vor allem das Ergebnis adaptiver Radiationen, aus denen Artengruppen, Gattungen, Triben, Unterfamilien oder sogar eine Vogelfamilie hervorgegangen sind. Adaptive Radiationen sind das natürliche Ergebnis der Mendel'schen Artbildung; durch Meiose werden neue Kombinationen von Merkmalsausprägungen rekombiniert, und die reproduktive Isolation fixiert dieselben (MARQUES et al. 2019; ROSSER et al. 2024). Die dabei entstehenden Kladen weisen Arten auf, die sich zwar im Dekor (Ornament), nicht aber im grundlegenden Aufbau (Fundament) unterscheiden. Zu den zwischen den Arten beobachteten Veränderungen des Phänotyps gehören Gefiederfarben, Gefiederschmuck, Gesangsart und Körpergröße. Der Vogel behält den grundlegenden Aufbau der Mitglieder seiner ursprünglichen Familie bei, nur sein Dekor variiert. Die Mendel'sche Artbildung führt zu getrennten, vitalen Arten. Da diesen Arten nichts fehlt, was sie am Gedeihen hindert, werden keine grundlegend überlegenen Arten

beobachtet, sondern nur vergleichbar fitte Arten. **Subtile Unterschiede mögen gelegentlich die natürliche Selektion begünstigen, aber adaptive Radiationen bringen durchweg vitale und angepasste Arten hervor.** Dies ist auf den Westindischen Inseln zu beobachten, und es ist die Norm, die allgemein in der Feldbiologie beobachtet wird. Die Einzelheiten dieser universellen Form der natürlichen Artbildung wurden bei der Schmetterlingsgattung *Delias* genauer untersucht (CROMPTON 2014). Bei der Rekombination von Merkmalen, die durch bereits existierende genetische Programme entstanden sind, wird eine Fülle von kerngesunden und gleich-fitten Arten erwartet. **Das Fehlen von Belegen für ungünstige oder nachteilige Phänotypen sind ein starkes Argument gegen Ursprungserklärungen, die auf der Anhäufung von Mutationen beruhen, die in der Regel nachteilig sind.**

Geschwindigkeit der Artbildung

Eine weitere wichtige Eigenschaft der Mendel'schen Artbildung ist die Geschwindigkeit, mit der sie stattfindet. Mathematische Modellierungen zeigen, dass sie innerhalb von einigen Dutzend Generationen auf Inseln stattfinden kann (CROMPTON & SPRAGUE, Manuskript in Vorbereitung). Auf der Basis dieser Modelle würde die gesamte karibische Vogelwelt nicht mehr als ein paar hundert Jahre für ihre Entwicklung benötigen. Untersuchungen an der Gattung *Amazona* (KOLCHANOVA et al. 2021) haben weitere Bestätigungen für kurze Zeiträume gebracht. Die mitochondriale Sequenzierung deutet darauf hin, dass die Amazonenpapageien der Großen Antillen eine transitorische Radiation durchlaufen haben. Einige der daraus hervorgegangenen Arten bilden Hybriden (siehe Abb. 8), was beweist, dass die beiden betroffenen Arten genetisch nah beieinander liegen und eine normale embryonale Entwicklung ihrer Verbindung ermöglichen. Die Artbildung erfordert jedoch eine reproduktive Isolation, die die genotypische und phänotypische Trennung der Tochterarten fördert. Im Laufe der Zeit, mit jeder neuen Generation, nehmen die Unterschiede zwischen den Tochterarten allmählich, aber unaufhaltsam zu, und die Tochterarten sind immer weniger in der Lage, zu hybridisieren. Dies ist gut dokumentiert. Die Hybridisierungsraten zwischen rezenten Silberschwert-Arten auf Hawaii (1,24 Hybriden pro Art) und etablierten Tarweed-Arten in Kalifornien (0,11 Hybriden pro Art) unterscheiden sich aufgrund des Alters der beiden Pflanzenkladen (CROMPTON 2023). Auf der Grundlage von Mutationsraten und



traditionellen Zeitskalen wird angenommen, dass sich die Klade der Amazonen der westindischen Inseln vor sechs Millionen Jahren von ihren südamerikanischen Schwestern getrennt hat (KOLCHANOVA et al. 2021). Geht man von einer fünfjährigen Generationszeit für Amazonenpapageien aus, so sind diese Kladen seit mehr als einer Million Generationen getrennt. Dennoch bilden drei Arten der Großen Antillen-Amazonen (*A. leucocephala*, *A. agilis* und *A. collaria*), die Jamaika-Amazonen, die Kuba-Amazonen und die Rotspiegelamazonen, immer noch Hybriden mit drei weit voneinander entfernten südamerikanischen Amazonenarten: die Blaubartamazonen (entlang des größten Teils des Amazonas, die Blaustirnamazone (südlich des Amazonas), und die Prachtamazonen (in Rio Grande do Sul, dem südlichsten Bundesstaat Brasiliens) (*A. aestiva*, *A. pretrei* und *A. festiva*) (Abb. 15).

Das gleiche Paradox ist bei der Gattung *Turdus*, den Drosseln, zu beobachten. MCCARTHY (2006) berichtet von Hybriden zwischen lange getrennten Arten dieser Gattung (siehe Abb. 5). Die Amsel kann mit der Singdrossel hybridisieren, obwohl sich diese Arten im späten Miozän getrennt haben (BATISTA et al. 2020). Nach traditionellen Zeitmaßstäben geschah dies vor 9,3 Millionen Jahren, d. h. vor mehr als 4 Millionen Generationen (unter der Annahme einer 2-jährigen Generationszeit für Drosseln), und dennoch bilden die beiden Arten immer noch Hybriden. Man könnte argumentieren, dass sich

ihre Verbreitungsgebiete überschneiden und sie daher die Fruchtbarkeit der Hybriden beibehalten haben könnten. Dasselbe ließe sich über die Hybriden zwischen der Amsel und der Wanderdrossel (*T. migratorius*) sagen, auch wenn letztere nur selten nach Europa kommt. Doch wie lassen sich Hybriden aus Arten erklären, deren Verbreitungsgebiete auf verschiedenen Kontinenten sich nicht überlappen? Zum Beispiel die Hybriden zwischen der Grauflügeldrossel (*T. boulboul*) aus Südostasien und der Riesendrossel (*T. fuscater*) aus den Anden oder zwischen der Scheckendrossel (*T. cardis*) aus Ostasien und der Gilbdrossel (*T. grayi*) aus Mittelamerika. Die Elternvögel sind durch große Entfernungen voneinander getrennt, ohne dass sich ihre Verbreitungsgebiete überschneiden. Wie bei den Vögeln der Gattung *Amazona* ist dies auch bei diesen Vögeln der Gattung *Turdus* der Fall. Entweder sind diese Arten seit mehr als einer Million Generationen isoliert und können trotzdem irgendwie hybridisieren, oder es handelt sich tatsächlich um Jahrhunderte, und die Arten sind höchstens seit Hunderten von Generationen isoliert (Abb. 16).

Die Bildung von Hybriden zwischen reproduktiv isolierten Arten ist ein deutlicher Indikator für geringe Zeiträume seit der Trennung der Elternarten. Es gibt keine offensichtliche Erklärung dafür, wie Arten, die über Millionen von Generationen getrennt waren, eine ausreichende genetische und phänotypische Kompatibilität bewahren konnten, um wieder-

Abb. 15 Drei Beispiele weit entfernte Hybridbildungen bei Amazonenpapageien. Grün: Jamaika-Amazonen × Blaubart-Amazonen. Blau: Kuba-Amazonen × Blaustirnamazone × Prachtamazonen. Rot: Rotspiegel-Amazonen. Die Amazonen-Radiation auf den großen Antillen soll seit geschätzten 8 Millionen radiometrischen Jahren von der südamerikanischen Gruppe getrennt sein. Die Generationszeit der Amazonen beträgt 4 Jahre; damit gäbe es etwa zwei Millionen Generationen; eine Zahl, die mit der leichten Hybridisierbarkeit nicht vereinbar ist. (MCCARTHY, 2006; weitere Quellenangaben am Ende des Artikels).

Abb. 16 Hybridbildung bei den Drosseln, Gattung *Turdus*. Unsere beliebte Amsel (*T. merula*) kann Hybriden bilden mit der Singdrossel (*T. philomelos*) und auch der Wanderdrossel (*T. migratorius*). Ihre Verbreitungsgebiete überlappen. Mittel- und südamerikanische Drosseln sollen sich vor ca. 5,3 Millionen radiometrischen Jahren von asiatischen Drosseln getrennt haben. Ihre Verbreitungsgebiete überlappen nicht. Da die Generationszeit der Drosseln 2 Jahre beträgt, ergäben sich 2,5 Millionen Generationen; eine Zahl, die mit der leichten Hybridisierbarkeit nicht vereinbar ist. Blau: Gilbdrossel (*T. grayi*) × Scheckendrossel (*T. cardis*). Rot: Riesendrossel (*T. fusca*) × Graufügelndrossel (*T. boulboul*). (McCARTHY 2006; weitere Quellenangaben am Ende des Artikels).



holt Hybriden zu bilden – insbesondere wenn man betrachtet, welche gewaltigen evolutionären Veränderungen in solchen Generationszeiten (bei Wirbeltieren) sonst postuliert werden (so beträgt der Abstand zwischen dem postulierten letztem gemeinsamen Vorfahren von Schimpanse und Mensch bei 20 Jahren Generationszeit ca. 350.000 Generationen). Tatsächlich ist auf den Westindischen Inseln reproduktive Isolation die Norm; in 8 von 13 Fällen wird von divergenten Radiationen berichtet. Außerdem würden die Arten bei wiederholter Hybridisierung zur Homogenisierung neigen, was zum Verlust rezessiver Merkmale und sogar von Arten führen würde (durch genetische Vermischung, Todesco et al. 2016). **Das Gewicht der Belege bestätigt, dass die Artbildung bei Vögeln am besten so zu verstehen ist, dass sie einige Jahrhunderte, höchstens Jahrtausende dauert, und dass sie die Rekombination und Ausprägung alternativer Merkmale beinhaltet, die bereits in ihren Genomen kodiert sind.**

Dies gilt für die Ausbreitung der Vögel auf den Westindischen Inseln ebenso wie für die spektakuläre Ausbreitung der Silberschwertpflanzen auf Hawaii. Auf der begrenzten Fläche, die auf den letzten Vulkanen der Inselkette zur Verfügung steht, wurde eine biologische Explosion einzigartiger und doch vielfältiger Phänotypen in Form von 28 vitalen Pflanzenarten in drei verschiedenen Gattungen beobachtet. Die pflanzliche Radiation entstand durch Mendel'sche Artbildung und benötigte kaum mehr als 20 Generationen, um sich zu etablieren; eine Erklärung, die durch

die 41 bekannten Silberschwert-Hybriden, die alle existierenden Arten zu einer genetisch sehr nahen Gruppe verbinden, überzeugend bestätigt wird (CROMPTON 2023). **Adaptive Radiationen, die durch Mendel'sche Artbildung entstehen und durch Hybriden miteinander verbunden sind, bestätigen, dass nur einige Dutzend Generationen erforderlich sind, um die Erde mit einer Fülle von vielfältigen und lebendigen Tier- und Pflanzenarten zu füllen.** Die Artenvielfalt der Vögel auf den Westindischen Inseln und der Silberschwertpflanzen auf Hawaii zeigen, dass Erklärungen für ihre Entstehung, die auf Millionen von Jahren beruhen, unnötig und fehlgeleitet sind.

Schlussfolgerungen

1. Es gibt eine endliche, maximale Anzahl von Vogelfamilien, doch keine offensichtliche Grenze für die Anzahl neuer Vogelarten, die innerhalb dieser Familien entstehen können. Zwei Drittel der Familien auf den Westindischen Inseln, die eine adaptive Radiation hervorgebracht haben, sind anerkannte (minimale) Grundtypen.

2. Adaptive Radiationen führten zur Entstehung von 13 der auf dem Archipel beobachteten taxonomischen Kladen. Etwa 1 von 6 Familien führte zu einer adaptiven Radiation, aber nur 1 von 36 zu einer ausgeprägten adaptiven Radiation (10 Arten oder mehr).

3. Die adaptive Radiation bringt immer nur neue Arten innerhalb ihrer Familie hervor

(Cis-Evolution). Sie verändert das Dekor (oberflächlicher Phänotyp), aber nicht den fundamentalen Aufbau (charakteristischer Phänotyp). So entstehen aus Kolibris immer nur Kolibris, und aus Papageien immer nur Papageien. Dies deutet darauf hin, dass genetische Familien stabil sind, was bestätigt, dass es eine endliche, maximale Anzahl von Vogelfamilien gibt; aber Arten variieren frei, was bestätigt, dass es keine offensichtliche Grenze für die Anzahl neuer Vogelarten gibt, die innerhalb von Familien entstehen können.

4. Adaptive Radiation tritt in drei unterschiedlichen Formen auf: allopatrisch, transitorisch und divergent. Mehr als die Hälfte (8/13) sind divergent, d. h. Schwesterarten leben zusammen; dies bestätigt, dass reproduktive Isolation ebenso häufig vorkommt, was die Bildung von Hybriden und den Verlust von Schwesterarten verhindert.

5. Die Untersuchung der Vogelfamilien der westindischen Inseln, ihrer adaptiven Radiation und der globalen Hybriden deutet darauf hin, dass die Artenvielfalt in der Karibik innerhalb weniger Dutzend Generationen durch Mendel'sche Artbildung entstanden sein kann.

Danksagung

An dieser Stelle ist es nur recht, dass ich Dr. Reinhard Junker für seine brillante und unermüdliche Arbeit sowohl bei der Durchsicht dieses Manuskripts als auch bei der Drucklegung öffentlich meine große Dankbarkeit ausspreche. Seine stets hervorragende Unterstützung bei der redaktionellen Arbeit für die Zeitschrift *Studium Integrale Journal* hat dazu beigetragen, dieses sehr wichtige Thema der Mendel'schen Artbildung einem breiten deutschsprachigen Leserkreis nahezubringen. Seine Arbeit ist genau und detailliert, seine Kritik ist auf den Punkt gebracht, aber immer höflich, seine Übersetzungsarbeit ist von höchster Qualität, und die Geduld, die er bei der Arbeit mit mir an den Tag legt, ist mehr als außergewöhnlich. Danke, Reinhard, du erfreust uns alle und ehrst unseren Schöpfer mit deinen feinen Gaben. Es ist eine große Freude, mit dir zusammenzuarbeiten. Ein herzlicher Dank gebührt ebenso Benjamin Scholl für seine Vorschläge und sehr hilfreichen Hinweise.

Literatur

- ALONSO R, CRAWFORD AJ & BERMINGHAM E (2012) Molecular phylogeny of an endemic radiation of Cuban toads (Bufonidae: Peltophryne) based on mitochondrial and nuclear genes. *J. Biogeogr.* 39, 434–451.
- BATISTA R et al. (2020) Phylogenomics and biogeography of the world's thrushes (*Aves*, *Turdus*): new evidence for a more parsimonious evolutionary history. *Proc. R. Soc. B* 287: 20192400, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2019.2400>.
- BOND J (1934) The distribution and origin of the West Indian aviflora. *Proc. Am. Phil. Soc.* 73, 341–349.
- BOND J (1936) *Birds of the West Indies*, 1st ed. Waverly Press, Baltimore.
- BOND J (1971) *Birds of the West Indies*, 2nd American ed. Houghton Mifflin Co. Boston.
- BURNS K, SHULTZ A, TITLE P, MASON N, BARKER F, KLIČKA J, LANYON S & LOVETTE I (2014) Phylogenetics and diversification of tanagers (Passeriformes: Thraupidae), the largest radiation of Neotropical songbirds. *Mol. Phylogenet. Evol.* 75, 41–77.
- CLEMENTS JF et al. (2022). The eBird/Clements checklist of Birds of the World: v2022.
- CROMPTON NEA (2017) Die Paradiesvögel. 1. Farbenpracht, Vielfalt und Einheit ihre Hybriden. *Stud. Integr. J.* 24, 88–97.
- CROMPTON NEA (2018a) Die Paradiesvögel. 2. Präexistente genetische Programme und die Rolle der sexuellen Selektion. *Stud. Integr. J.* 25, 12–19.
- CROMPTON NEA (2018b) Die genetische Familie der Haliotidae – Hybridisierung, Fortpflanzungsisolierung und sympatrische Artbildung. *W+W Special Paper B-18-20*, S. 1–24, https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-18-20_haliotidae.pdf.
- CROMPTON NEA (2019) Mendel'sche Artbildung und die Entstehung der Arten. 1. Woher kommt die Artenvielfalt? *Stud. Integr. J.* 27, 86–92.
- CROMPTON NEA (2020a) Mendel'sche Artbildung und die Entstehung der Arten. 2. Latent Information und präexistente genetische Programme. *Stud. Integr. J.* 27, 12–19.
- CROMPTON NEA (2020b) Mendel'sche Artbildung und die Entstehung der Arten. 3. Fortpflanzungsisolierung und adaptive Radiationen. *Stud. Integr. J.*, 27, 78–87.
- CROMPTON NEA (2022) Die Radiation der Silberschwert Gruppe 1. Indizien für präexistente genetische Programme. *Stud. Integr. J.*, 29, 80–89.
- CROMPTON NEA (2023) Die Radiation der Silberschwert Gruppe 2. Hybriden und die Geschichte der Silberschwert. *Stud. Integr. J.*, 30, 13–21.
- CROMPTON NEA (2024) Schmetterlinge und Mendel'sche Artbildung. *W+W Special Paper*, https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-23-2_Schmetterlinge.pdf
- FARIAS CM (2017) Trabajo Especial de Grado. ¿Son los géneros monotípicos *Hylonympha* y *Sternoclyta* parte del linaje de los brillantes? Un estudio de sus relaciones filogenéticas. Universidad Central De Venezuela, Facultad De Ciencias, Escuela De Biología, Departamento De Ecología, <http://saber.ucv.ve/handle/10872/16760?mode=full>.
- FEDUCCIA A (1999). *The Origin and Evolution of Birds*. Yale University Press. p. 335. ISBN 0300078617.
- FLIEG GM (1971) Tytonidae × Strigidae cross Produces fertile eggs. *The Auk* 88, 178, <https://doi.org/10.2307/4083984>.
- FUCHS J & PONS JM (2015) A new classification of the Pied Woodpeckers assemblage (Dendropicini, Picidae) based on a comprehensive multi-locus phylogeny. *Mol. Phylogenet. Evol.* 88, 28–37, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2015.03.016>.
- GILL F, DONSKER D & RASMUSSEN P (eds.) (2021) *Hummingbirds*. IOC World Bird List Version 11.1. International Ornithologists Union. Retrieved 10 February 2021.
- GILLESPIE MJ et al. (2011) Histological and global gene expression analysis of the 'lactating' pigeon crop. *BMC Genomics* 12, 452, <http://www.biomedcentral.com/1471-2164/12/452>.
- KOLCHANOVA S et al. (2021). Molecular Phylogeny and Evolution of Amazon Parrots in the Greater Antilles. *Genes* 12, 608, <https://doi.org/10.3390/genes12040608>.
- LAMICHHANEY S, HAN F, WENSTER MT, ANDERSSON L, GRANT B.R. & GRANT PR (2018) Rapid hybrid speciation in Darwin's finches. *Nature* 359, 224–228.
- LANDGREN L, GUSTAFSSON L & KUTZELNIGG H (2011)

- Grundtypstudien an Papageien. *Stud. Integr. J.* 18, 4–16.
- LOSOS JB & RICKLEFS RE (2009) Adaptation and Diversification on Islands. *Nature* 457 830–836.
- LOSOS JB & RICKLEFS RE (2010) *The Theory of Island Biogeography Revisited*; Princeton University Press: Princeton, NJ, USA. ISBN 9781400831920.
- LOSOS JB et al. (2006) Adaptation, speciation, and convergence: a hierarchical analysis of adaptive radiation in Caribbean *Anolis* lizards. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 93, 24–33. [https://doi.org/10.3417/0026-6493\(2006\)93\[24:ASACAH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3417/0026-6493(2006)93[24:ASACAH]2.0.CO;2).
- LOVETTE IJ et al. (2010). A comprehensive multilocus phylogeny for the wood-warblers and a revised classification of the Parulidae (Aves). *Mol. Phylog. Evol.* 57, 753–770.
- MAHLER DL, INGRAM T, REVELL LJ & LOSOS JB (2013) Exceptional convergence on the macroevolutionary landscape in island lizard radiations. *Science* 341, 292–295, <https://doi.org/10.1126/science.1232392>.
- Marques DA, Meier JI & Seehausen O (2019) A combinatorial view on speciation and adaptive radiation. *Trends Ecol. Evol.* 34, 531–544.
- MASTRETTA-YANES A et al. (2015) Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the trans-Mexican volcanic belt. *J. Biogeogr.* 42, 1586–1600, <https://doi.org/10.1111/jbi.12546>.
- MAYR G & KNOPF CW (2007) A Tody (Alcediniformes: Todidae) from the early Oligocene in Germany. *Auk* 124, 1294–1304.
- MCCARTHY E (2006) *Handbook of Avian Hybrids of the World*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- MCGUIRE J et al. (2014). Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Curr. Biol.* 24, 910–916.
- MCGUIRE JA et al. (2014) Molecular Phylogenetics and the Diversification of Hummingbirds. *Current Biology* 24, 910–916, <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.016>.
- National Geographic Society (1987) *Field Guide to the Birds of North America*. 2nd ed. National Geographic Society, Washington DC.
- OLIVER PM et al. (2022) et al. Oligo-Miocene colonisation and radiation within South-West Pacific arc terranes underpinned repeated upstream continental colonisations in pigeons (Columbiformes). *Authorea*, doi: 10.22541/au.166549195.57268331/v1.
- OVERTON LC & RHOADS, DD (2004) Molecular phylogenetic relationships based on mitochondrial and nuclear gene sequences for the Todies (Todus, Todidae) of the Caribbean. *Mol. Phylogenet. Evol.* 32, 524–538, doi: 10.1016/j.ympev.2004.01.004.
- PINDELL JL & KENNAN L (2009) Tectonic evolution of the Gulf of Mexico, Caribbean and northern South America in the mantle reference frame: an update. *Geol. Soc. Spec. Publ.* 328, 1–55, <https://doi.org/10.1144/SP328.1>.
- REYNOLDS RG, COLLAR DC, PASACHNIK SA & NIEMILLER ML (2016) Ecological specialization and morphological diversification in Greater Antillean boas. *Evolution* 70, 1882–1895, <https://doi.org/10.1111/evo.12987>.
- RONCAL J, NIETO-BLÁZQUEZ ME, CARDONA A & BACON CD (2020) Historical Biogeography of Caribbean Plants Revises Regional Paleogeography. In book: *Neotropical Diversification: Patterns and Processes*. Springer Nature Switzerland AG, doi: 10.1007/978-3-030-31167-4_20.
- ROSSER N, SEIXAS F, QUESTE LM et al. (2024) Hybrid speciation driven by multilocus introgression of ecological traits. *Nature* 628, 811–817.
- SCHERER S (1993) Basic types of life. In: SCHERER S (ed.) *Typen des Lebens*. Pascal Verl. Berlin, S. 11–30.
- SCHOLL B (2024) *Waldsänger: ein bunter und artenreicher Vogel-Grundtyp?* *Stud. Integr. J.* 31, 62–63.
- SCHOLL B (2025) *Die Ordnung der Eulen – ein einziger Grundtyp?* *Stud. Integr. J.* 32.
- SCHUPPE ER et al. (2022) Forebrain nuclei linked to woodpecker territorial drum displays mirror those that enable vocal learning in songbirds. *PLoS Biol* 20(9): e3001751, <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001751>.
- SHAKYA SB et al. (2017) Tapping the woodpecker tree for evolutionary insight. *Mol. Phylog. Evol.* 116, 182–191, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2017.09.005>.
- STILES FG, SKUTCH AF & GARDNER D (1987) *A Guide to the Birds of Costa Rica*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- STILES GG, REMSEN JV & MCGUIRE JA (2017) The generic classification of the Trochilini (Aves: Trochilidae): reconciling taxonomy with phylogeny. *Zootaxa* 4353, 401–424.
- The Cornell Lab Of Ornithology Birds Of The World, am 03.01.2024. Issn 2771-3105. © 2023 Cornell University, <https://Birdsoftheworld.Org/Bow/Species/Sapayo2/Cur/Introduction>.
- TODESCO M et al. (2016) Hybridization and extinction. *Evolutionary Applications* 9, 892–908.
- Weller AA (1999a) Schillerfarben und Schwirrflyg – Faszination Kolibris (1). *Stud. Integr. J.* 6, 8–13.
- WELLER AA (1999b) Schillerfarben und Schwirrflyg – Faszination Kolibris (2). *Stud. Integr. J.* 6, 69–76.
- WHITTAKER RJ et al. (2017) *Island Biogeography: Taking the Long View of Natures Laboratories*. *Science* 357, 885; eaam 8326.

Bildquellen

Abb. 3

- 1 Kubatodi (*Todus multicolor*): Charles J. Sharp , CC BY-SA 4.0
- 2 Schmalschnabeltodi (*Todus angustirostris*): Jeffrey Gammon, CC BY 4.0
- 3 Breitschnabeltodi (*Todus subulatus*): ZankaM, CC BY-SA 3.0
- 4 Puertoricanischer Todi (*T. mexicanus*): DrE11even, CC BY-SA 4.0
- 5 Jamaikatodi (*T. todus*): Charles J. Sharp, CC BY-SA 4.0

Abb. 4

- 1 Bananengimpel (*Coereba flaveola*): Jeffrey Gammon, CC BY 4.0
- 2 Kubanische Grasmücke (*Phonipara canora*): Richard Taylor, CC BY 2.0

- 3 Gimpelfink (*Loxipasser anoxanthus*): Gosse, Philip Henry, Public Domain
- 4 Schwarzgesichtgimpel (*Melanospiza bicolor*): Charles J. Sharp, CC BY-SA 4.0
- 5 Gelbgesichtgimpel (*Tiaris olivaceus*): Tony Northrup, CC BY 3.0
- 6 Großer Antillengimpel (*Melopyrrha violacea*): Jeffrey Gammon, CC BY 4.0
- 7 Braunlätzchen (*Euneornis campestris*): Dick Daniels (<http://theworldbirds.org>), CC BY-SA 3.0
- 8 Puerto-Rico-Gimpel (*Melopyrrha portoricensis*): Carlos David Hernández, CC BY 3.0
- 9 St. Kitts-Gimpel (*Melopyrrha grandis*): Huub Veldhuijzen van Zanten/Naturalis Biodiversity Center, CC BY-SA 3.0
- 10 Kubagimpel (*Melopyrrha nigra*): Charles J. Sharp, CC BY-SA 4.0

11 Großer Kaiman-Gimpel (*Melopyrrha taylori*): FotoRequest, Adobe Stock

Abb. 7

1 Kubanische Amazone (*Amazona leucocephala*): Laura Gooch - BI110211-174 - Cuban Parrot, CC BY-SA 2.0

2 Hispaniolanische Amazone (*Amazona ventralis*): Yolanda M. León, Public domain

3 Puertoricanische Amazone (*Amazona vittata*): Tom MacKenzie, Public Domain

4 Gelbgeschäbelte Amazone (*Amazona collaria*): Wayne Sutherland, CC BY-SA 2.0

5 Schwarzgeschnäbelte Amazone (*Amazona agilis*): Ron Knight, CC BY 2.0

6 Königsamazone (*Amazona guildingii*): Chenette, CC BY-SA 2.0

7 Blaumaskenamazone (*Amazona versicolor*): slow-motiongli , Adobe Stock

8 Kaiseramazone (*Amazona imperialis*): Asela, Adobe Stock

9 Blaumaskenamazone (*Amazona arausiaca*): Jacques Barraband , CC BY 2.0

Abb. 12

1 Smaragdkehl-Mango (*Anthracothorax viridigula*): Steve Garvie, CC BY-SA 2.0

2 Schwarzbrust-Mango (*Anthracothorax nigricollis*): <http://www.birdphotos.com>, CC BY 3.0

3 Veragua-Mango (*A. veraquensis*): Eric Gropp - <https://www.flickr.com/photos/egropp/25838254691/in/photolist-FneNVR-bW7AYU>, CC BY 2.0

4 Grünbrust-Mango (*Anthracothorax prevostii*): Dick Daniels (<http://theworldbirds.org/>), CC BY-SA

5 Jamaika-Mango (*Anthracothorax mango*): Charles J. Sharp, CC BY-SA 4.0

6 Dominikaner-Mangokolibri (*Anthracothorax dominicus*): ZankaM, CC BY-SA 3.0

7 Smaradkolibri (*Anthracothorax viridis*): © Wich'yanan L, some rights reserved (CC BY) - <https://www.inaturalist.org/photos/282336546>, CC BY 4.0

8 Puerto-Rico-Mangokolibri (*Anthracothorax aurlentus*): Dick Daniels (<http://theworldbirds.org/>), CC BY-SA 3.0

9 Blaustern-Antillenkolibri (*Eulampis holosericeus*): Simonhshepherd, CC BY 3.0

10 Purpurkehl-Antillenkolibri (*Eulampis jugularis*): Charles J. Sharp, CC BY 3.0

Abb. 13

1 Kuba-Smaradkolibri (*Riccordia ricordi*): male & female: Charles J. Sharp, CC BY-SA 4.0

2 Bahama-Smaradkolibri (*Riccordia brucei*): Flea-15038, CC BY-SA 4.0

3 Puerto-Rico-Smaradkolibri (*Riccordia maugaeus*): Katka Nemoková - <http://nemcok.sk/?pic=21657>, CC BY-SA 3.0

4 Blaukopfkolibri (*Riccordia bicolor*): Charles J. Sharp, CC BY 3.0

5 Hispaniola-Smaradkolibri (*Riccordia swainsonii*): ZankaM, CC BY-SA 3.0

Abb. 15

Blaubart-Amazone: Christopher G, CC BY-SA 2.0

Jamaika-Amazone: Wayne Sutherland, CC BY-SA 2.0

Kuba-Amazone: Christoph Moning - <https://www.inaturalist.org/photos/94141151>, CC BY 4.0

Blaustirn-Amazone: Mateus Hidalgo, CC BY-SA 2.5 br

Rotspiegel-Amazone: Ron Knight, CC BY 2.0

Prachtamazone: Paulo Barradas - Amazona pretrei, CC BY 2.0

Abb. 16

Amsel (*Turnus merula*): Bengt Nyman, CC BY 2.0

Singdrossel: Andreas Trepte, CC BY-SA 2.5

Wanderdrossel (*Turnus migratorius*): en>User:Mdf, CC BY-SA 3.0

Gilbdrossel (*Turnus grayi*): Andy Morffew, CC BY 2.0

Scheckendrossel (*Turnus cardis*): Tokumi (user:Gintonic), Gemeinfrei

Riesendrossel (*Turnus fuscater*): <http://www.birdphotos.com>, CC BY 3.0

Grauflügeldrossel (*Turnus boulboul*): Bülbülamse, Francesco Veronesi, CC BY-SA 2.0