

Fossile Vögel aus dem Neogen der Halbinsel Gargano (Italien)

P. Ballmann

Ballmann, P. Fossile Vögel aus dem Neogen der Halbinsel Gargano (Italien) [Fossil birds from the Neogene of Gargano Peninsula (Italy)]. – Scripta Geol., 17: 1-75, 16 figs., 7 pls., Leiden, September 1973 [with an English summary].

Over two hundred bones from the Upper Miocene of Gargano are recognized as belonging to 13 different species of birds. All of them are land birds representing four orders: Falconiformes (5 species), Galliformes (1), Strigiformes (6), Passeriformes (1). One new genus (*Garganoaetus*) and four new species are described. Among the birds of prey *Garganoaetus freudenthali* nov. sp. is an eagle of great size, and *Tyto gigantea* nov. sp. an owl of gigantic dimensions, comparatively speaking.

P. Ballmann, 5 Köln 60, Am Botanischen Garten 68, German Federal Republic.

Einleitung	2
Allgemeines	3
Bisherige Arbeiten über die Fauna von Gargano	3
Material	3
Methoden	4
Systematischer Teil	6
Ordnung Falconiformes	6
Ordnung Galliformes	23
Ordnung Strigiformes	27
Ordnung Passeriformes	53
Problematica	54
Die Verteilung der einzelnen Arten auf die Fundorte	55
Stratigraphie	55
Ökologie und Zoogeographie	57
Summary	59
Literaturverzeichnis	60
Tafeln	62

Einleitung

Die Fortschritte auf dem Gebiet der Paläornithologie innerhalb der letzten Jahre, wie sie aus dem Katalog von Brodkorb (1963-71) zu ersehen sind, weisen künftigen Arbeiten die Richtung.

Die zunehmende Zahl von Arten, die auf verschiedene Skelettelemente begründet sind, macht es notwendig, daß auch das zugeordnete Material beschrieben und wenn möglich, abgebildet wird. Auf diese Notwendigkeit hat in letzter Zeit besonders Kurotchkin (1971, S. 142) hingewiesen. Die Methode betont gleichzeitig die natürlichen Gruppen, deren Merkmale sich in allen Skelettelementen ausprägen, als Grundlage des Bezugssystems der Paläornithologie.

Ferner sollten Beschreibungen stärker auf das System der rezenten Vögel bezogen werden, was durch Aufzeigen osteologischer Besonderheiten auch höherer systematischer Einheiten geschehen kann. Manche Merkmale lassen sich nämlich mit Erfolg in der Systematik verwenden. Die osteologischen Untersuchungen von Suschkin (1905) bilden auch heute noch die Grundlage der Systematik der Tagraubvögel auf generischem und höherem Niveau (Stresemann & Stresemann, 1960).

Im Folgenden sollen diese Punkte berücksichtigt werden, ohne daß jeweils eine vollständige osteologische Definition der höheren systematischen Einheiten gegeben werden kann. Da dies jedoch eines der Fernziele der Paläornithologie ist, soll durch die Aufzählung besonderer Merkmale einzelner Skelettelemente bereits begonnen werden, vorhandene Lücken zu füllen. Es ist hierbei zu bedenken, daß sich die Form eines Knochens nur unzulänglich in Worte und noch schlechter in Zahlen fassen läßt. Daher wird versucht, anhand von etwas schematisierten Umrißzeichnungen auf wesentliche Merkmale hinzuweisen, um so die Kriterien, die zur Bestimmung geführt haben, zu veranschaulichen und zur Diskussion zu stellen. Gleichzeitig sollen die Merkmale von allgemein nach speziell geordnet und der jeweiligen Ebene des Systems, auf der sie zum Tragen kommen, zugewiesen werden.

Maßangaben sind zwar unbedingt notwendig, da aber zum Vergleich meist nur wenige Exemplare einer Art zur Verfügung stehen, können sie nicht die gesamte Variationsbreite ausschöpfen. Sie sollen vielmehr eine Vorstellung von der Größe der betreffenden Art geben: Variation und eventueller Geschlechtsdimorphismus müssen bei weiter reichenden Folgerungen berücksichtigt werden. Eine weitere, noch schwer erfüllbare Forderung ist die funktionelle Deutung der morphologischen Befunde. Schwierig deshalb, weil man heute nicht mehr einfach schreiben kann: „Der robuste, s-förmig gekrümmte Humerus verrät den ausdauernden und gewandten Flieger, während die Konfiguration des proximalen Tarsometatarsus offenbar mit einer bei heutigen Formen nicht mehr bekannten Bewegungsmöglichkeit des Fußes zusammenhängt.“ (Das Zitat ist natürlich frei erfunden, ähnliche sind jedoch in der Literatur durchaus nicht selten).

Auf der anderen Seite wird seitens der funktionellen Anatomie recht häufig nicht genügend Wert auf die osteologischen Feinheiten gelegt. Es ist daher begrüßenswert, daß funktionell-anatomische Untersuchungen auch von Wissenschaftlern betrieben werden, die mit der Problemstellung der Paläornithologie vertraut sind. Als Beispiel hierfür kann die Arbeit von Cracraft (1971) gelten. Freilich steht einer funktionellen Deutung zunächst noch der Umstand hinderlich entgegen, daß trotz moderner Untersuchungsmethoden die Aufgabe vieler Muskeln recht strittig zu sein scheint.

Da das fossile Material auch selten Anlaß zu phylogenetischen Betrachtungen bietet, stellen neben den systematischen Überlegungen, zoogeographische und ökologische Fragen nach wie vor Schwerpunkte der Arbeit über tertiäre Vögel dar.

Am Zustandekommen der vorliegenden Arbeit waren eine Reihe von Freunden, Kollegen und Gönnern beteiligt. Das wertvolle Fossilmaterial vertrauten mir C. Beets und M. Freudenthal vom Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie in Leiden an. Mit rezentem Vergleichsmaterial unterstützten mich: J. Boessneck (München), P. Brodkorb (Gainesville), P. Devillers (Brüssel), P. v. Helsingingen (Leiden), G. F. Mees (Leiden). Die fotografischen Aufnahmen wurden von T. Veldhuyzen im Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie in Leiden durchgeführt. Ihnen allen sei hiermit herzlich gedankt.

Allgemeines

BISHERIGE ARBEITEN ÜBER DIE FAUNA VON GARGANO

Die Fundorte von Gargano sind durch eine vorläufige Mitteilung von Freudenthal (1971) bekannt geworden, in der erstmals über diese bemerkenswerte Fauna veröffentlicht wurde. Sie stammt aus Spaltenfüllungen und besteht aus Säugern aus Insectivora, Rodentia (Gliridae, Cricetidae, Muridae), Lagomorpha und Artiodactyla. Besonders auffallend ist das Fehlen von Carnivora, aber auch Perissodactyla und Proboscidea sind nicht vertreten. Diese Tatsachen und die Tendenz einiger Gruppen Riesenformen auszubilden, sowie einige morphologische Besonderheiten der Artiodactyla sprechen dafür, daß es sich um eine Inselfauna handelt.

Die geologische Situation macht ebenfalls eine Trennung vom italienischen Festland wahrscheinlich: der Foggia-Graben, der die Halbinsel von Gargano im Westen begrenzt, liegt auch heute nicht sehr hoch über dem Meeresspiegel.

Das Alter der Spaltenfüllungen, die in ihrer Gesamtheit einen beträchtlichen Zeitabschnitt umfassen, innerhalb dessen sich eine Entwicklung der Fauna nachweisen läßt, wird von Freudenthal (1971, S. 8) mit Oberem Miozän angegeben. Die Bedeckung von fossilführenden Spaltenfüllungen durch eine marine Schicht, deren Alter als Serravallien angenommen wird, wird eine Korrelation zwischen mariner und kontinentaler Stratigraphie in diesem Punkt ermöglichen.

Inzwischen ist von Freudenthal (1972) eine zweite Arbeit über Gargano veröffentlicht worden, die einen riesenhaften, neuen Insectivoren (*Deinogalerix koenigswaldi*) zum Gegenstand hat. Eine weitere Veröffentlichung, die sich mit der Stratigraphie der Vorkommen anhand der Muriden befassen soll, ist bereits angekündigt.

MATERIAL

Das dieser Arbeit zugrunde liegende Fossilmaterial umfaßt 228 Vogelreste, die aus insgesamt 32 Fundstellen stammen. Die Erhaltung der morphologischen Feinheiten ist sehr gut, die Knochen liegen jedoch selten als ganze vor, sondern sind meist zerbrochen; einige sind gequetscht. Die Farbe der Stücke ist gelblich weiß bis ocker, häufig durch den umgebenden Ton (Munsell-Wert 10 R 4/6 - 2.5

YR 4/6) verfärbt. Die Mineralisierung ist auffallend stark, im Inneren der Knochen befindet sich oft drusig auskristallisierter Calcit.

Häufig vertreten sind Krallen, Phalangen und Langknochen der Extremitäten, besonders der hinteren, aber auch Knochen des Schultergürtels und der Wirbelsäule und sogar des Schädels und des Beckens sind vorhanden. Die 228 Stücke verteilen sich wie folgt auf die verschiedenen Skelettelemente:

	Stücke		Stücke
Krallen	37	Humerus (Hum)	18
Phalangen (Phal)	71	Ulna (Uln)	14
Tarsometatarsus (Tmt)	30	Carpometacarpus (Cmc)	4
Tibiotarsus (Tt)	18	Ulnare	2
Femur (Fem)	14	Mandibula	1
Becken	2	Quadratum	1
Coracoid (Cor)	8	Wirbel	3
Scapula (Sca)	5		

200 dieser Stücke konnten einer der im systematischen Teil beschriebenen Arten zugeordnet werden.

Das gesamte Material wird im Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie in Leiden unter sechsstelligen Zahlen aufbewahrt (Z.B. RGM 177 522).

An rezemem Vergleichsmaterial konnte ich die Sammlungen des Rijksmuseum van Natuurlijke Historie (Leiden) und die des Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Brüssel) zu Rate ziehen. Einige Vergleiche erfolgten auch im Museum Alexander König (Bonn) und im Institut für Paläoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin (München).

METHODEN

Die in früheren Arbeiten des Verfassers eingeführte, weitgehend auf Milne-Edwards (1867-71) fußende und latinisierte Terminologie wurde beibehalten. Sie findet übrigens nach anfänglichen Widerständen (Woelfle, 1967) mehr und mehr Eingang in benachbarte Wissenschaften, die sich mit Osteologie beschäftigen (siehe Kraft, 1972, z.B. Terminologie des Tibiotarsus, S. 24).

Neu hinzu kommen in der vorliegenden Arbeit als Skelettelemente das Os quadratum und die Kralle. Für das Quadratum wurde die von Lambrecht (1933) angeführte Terminologie übernommen, die auch in der Zoologie gebräuchlich ist.

Beibehalten wurden auch die Orientierung der Skelettelemente und die Meßstrecken. Die Messungen wurden teils mit der Schublehre, teils durch Auflegen auf Millimeterpapier und Ablesen unter senkrechtem Winkel durchgeführt und sind auf 0.5 mm genau. Wenn ein Maß rekonstruiert werden konnte, wird es als solches (rek.) gekennzeichnet.

Die Reste werden bei den einzelnen Arten in der gleichen Reihenfolge aufgeführt, wie in obiger Übersichtsliste, wobei bei den größeren Knochen noch jeweils links (sin) oder rechts (dex) angegeben wird und zusätzlich proximal (p) oder distal (d), wenn es sich um ein zerbrochenes Stück handelt. Kleinere Bruchstücke sind mit „fr“ gekennzeichnet. Von den übrigen Phalangen wurden die Krallen unterschieden; innerhalb der Phalangen wurden die basalen dem jeweiligen Strahl zugeordnet und noch angeführt, welche Stellung die Phalanx einnimmt. So heißt z.B. Phal II 1: erste Phalanx der zweiten Zehe. Die distalen Phalangen wurden nicht weiter unterschieden, sondern als „d“ gekennzeichnet. Bei der

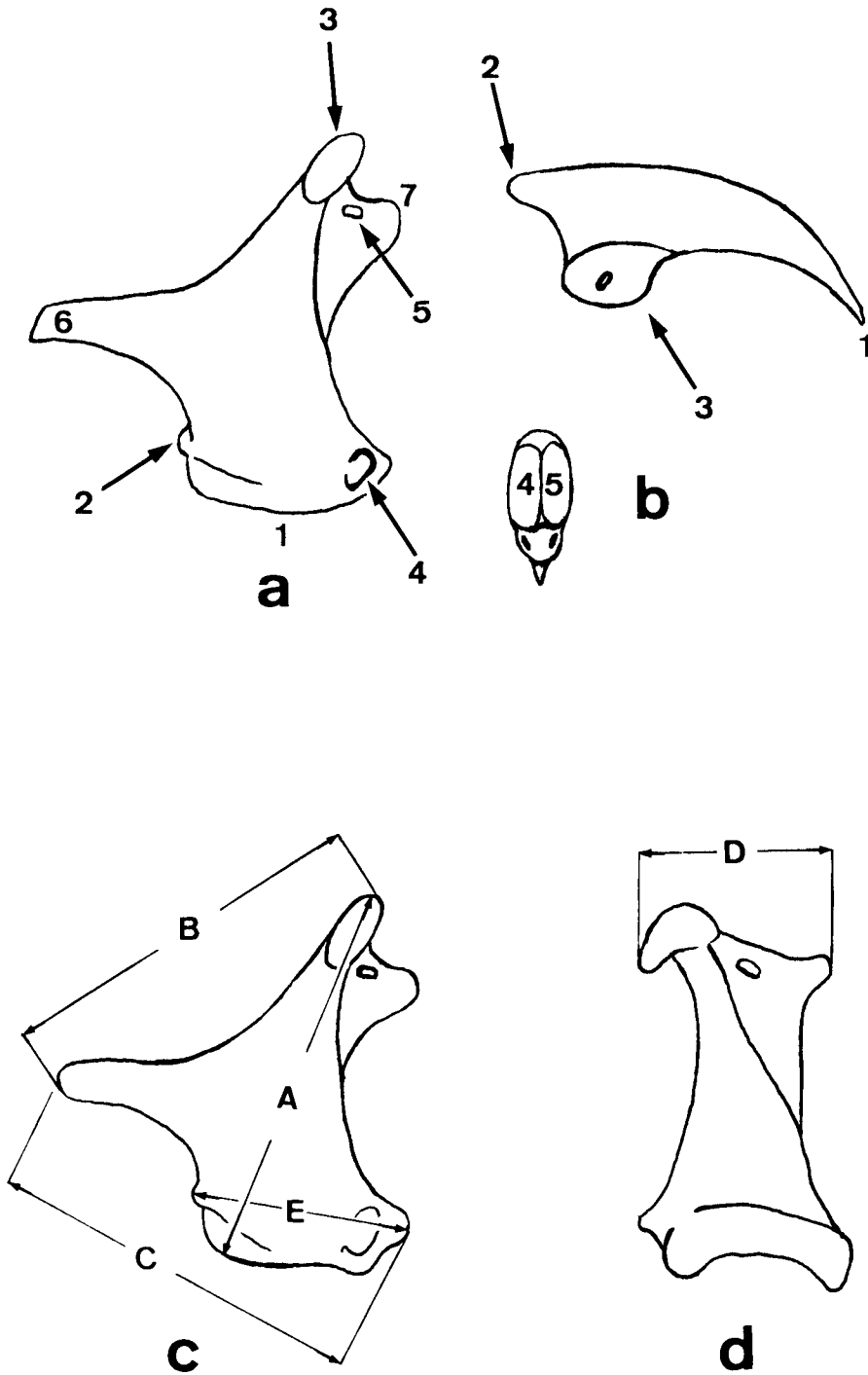


Abb. 1. a. Quadratum lateral, b. Krallen seitlich und proximal, c. Quadratum lateral, d. Quadratum occipital (Schemazeichnungen).

Scapula und dem Coracoid ist von cranial (cr) und caudal (ca) die Rede.

Ergänzungen zur Terminologie

Quadratum (Abb. 1, a)

1. Articulatio mandibularis
2. Articulatio pterygoidalis
3. Articulatio squamosalis
4. Fossa quadratojugalis
5. Foramen pneumaticum
6. Processus orbitalis
7. Processus oticus

Orientierung – Das Quadratum liegt zwischen dem eigentlichen Schädel und dem Unterkiefer. Das Gelenk mit dem Articulare liegt basal, das mit dem Squamosum frontal, die Verbindung mit dem Quadratojugale liegt lateral. Die entgegengesetzte Richtung von occipital ist apical. Die Ausdrücke sind in der Tieranatomie gebräuchlich.

Maße am Quadratum (Abb. 1, c, d)

- A: zwischen der articulatio squamosalis und der articulatio mandibularis
 B: zwischen der articulatio squamosalis und der Spitze des processus orbitalis
 C: zwischen dem occipitalem Rand der fossa quadratojugalis und der Spitze des processus orbitalis
 D: zwischen dem lateralen Rand der articulatio squamosalis und dem medialen Rand des processus oticus
 E: zwischen der articulatio pterygoidalis und dem occipitalen Rand der fossa quadratojugalis

Kralle (Abb. 1, b)

1. Apex
2. Apophysis extensoris
3. Apophysis flexoris
4. Facies glenoidalis externa
5. Facies glenoidalis interna

Systematischer Teil

ORDNUNG FALCONIFORMES

Innerhalb der Tagraubvögel unterscheidet man in erster Linie zwei Gruppen: die Neuweltgeier (Cathartae) und die Tagraubvögel im engeren Sinne (Falcones oder Accipitres). Letztere stellen eine natürliche Gruppe dar, die jedoch keineswegs so geschlossen ist, wie die der Hühnervogel z. B. Neben einigen ausgefallenen Formen, wie *Sagittarius* oder *Pandion*, kann man die Gruppe der Falken (Falconidae mit *Falco*, *Polyborus*, *Herpetotheres*, *Micrastur* u.a.) leicht von den übrigen anhand der meisten Knochen des Skelettes unterscheiden. Als wichtige osteologische

Arbeit sei in diesem Zusammenhang die Untersuchung von Suschkin (1905) genannt, an welche sich auch die neueren systematischen Einteilungen (Stresemann & Stresemann, 1960) anlehnen.

Familie Accipitridae

Diese kosmopolitisch verbreitete Familie umfaßt eine Reihe von Unterfamilien, wie die Milane (Milvinae), die Seeadler (Haliaeetinae), Altweltgeier (Aegyptiinae und Gypaetinae), Adler und Bussarde (Buteoninae), Habichte (Accipitrinae) und andere, die hier aus dem Rahmen der Betrachtungen fallen.

Einige osteologische Besonderheiten der Familie sind: *Tmt.*: trochleae bogenförmig angeordnet, alle drei reichen fast gleich weit nach distal; Plantarseite des Schaftes rinnenförmig ausgehöhlt; facies articularis metatarsalis 1 deutlich in die Plantarseite eingedrückt; planum cutaneum externum breit, planum cutaneum internum fehlt; foramen inferius groß. *Tt.*: Fibula distal angewachsen, nicht richtig verwachsen; Knochenbrücke über dem sulcus extensoris vorhanden; distaler Gelenkkopf breit und dorso-plantar abgeplattet; area intercondylica und incisura intercondylica breit und wenig tief: *Cor.*: pneumatisiert; processus procoracoideus nicht gekrümmt, breit; foramen supracoracoideum meist vorhanden; lateralen Rand der facies glenoidalis springt lippenförmig hervor. *Mandibula.*: kräftiger processus internus mit foramen pneumaticum; processus posterior fehlt; processus externus stumpf. *Quadratum.*: articulatio mandibularis in eine mediale und eine laterale Gelenkfläche unterteilt; articulatio quadratojugalis ovale, tiefe Grube; articulatio pterygoidalis hervorspringend; Gelenkfläche mit dem Schädel zweigeteilt.

Neben diesen allgemeinen Merkmalen besitzen die einzelnen Formen auch speziellere, die es erlauben, die Familie anhand osteologischer Kriterien zu unterteilen und zwar leichter als andere, wie die Strigidae.

Die oben erwähnten und in diesem Zusammenhang interessanten Unterfamilien umfassen Vögel höchst unterschiedlicher Größe. Zur Orientierung seien einige Größenangaben gemacht, jeweils von einer sehr großen, einer mittleren und einer kleinen Art. Die Maße sind aus Iwanow et al. (1951) übernommen, bis auf das Gewicht von *Buteo buteo*, das aus Glutz von Blotzheim (1971) stammt.

Art	Flügelänge in mm	Tarsus in mm	Gewicht in kg
<i>Gyps fulvus</i>	650 - 750	100 - 110	7
<i>Buteo buteo</i>	340 - 435	65 - 80	0.620 - 1.36
<i>Accipiter nisus</i>	188 - 258	52 - 65	0.117 - 0.28

Die Milane (Milvinae) sind Vögel mittlerer Größe, mit verhältnismäßig kurzem und gedrungenem Tarsometatarsus, bei denen das erste und das zweite Glied der 2. Zehe miteinander verwachsen sind, eine Besonderheit, die sie mit den Seeadlern (Haliaeetinae) teilen.

Die Altweltgeier (Aegyptiinae und Gypaetinae) sind fast alle groß und stellen osteologisch keine stark geschlossene Gruppe dar.

Die Habichte (Accipitrinae) stehen trotz einiger morphologischer Besonderheiten den Adlern und Bussarden recht nahe.

Letztere beiden werden häufig zu einer Unterfamilie zusammengefaßt, da gewisse Eigenschaften, wie der kreisende, segelnde Flug ihnen gemeinsam ist und sich die Grenze zwischen großen Bussarden und eigentlichen Adlern schwer ziehen läßt. Die Adler und Bussarde sind mittelgroße bis große Vögel, die mit Ausnahme weniger Gebiete, wie der Sahara, auf der ganzen Welt verbreitet sind. Die größten

Verbreitungsgebiete haben die Gattungen *Buteo* und *Aquila*. Letztere Gattung, der auch der Steinadler (*Aquila chrysaetos*) angehört, ist beinahe kosmopolitisch. Sie fehlt – wenn man den australischen Adler *A. audax* mit einbezieht, den manche Autoren als gesondertes Genus „*Uroaetus*“ betrachten – nur in der neotropischen Region und im malaiischen Gebiet. Die Gattung *Buteo* ist außer in der Holarktis, in der äthiopischen und in der neotropischen Region vertreten und fehlt nur in der australischen und der orientalischen Faunenregion.

Weit verbreitet sind auch *Hieraaetus* (paläarktisch, äthiopisch, orientalisch und australisch) und *Spizaetus* (orientalisch, äthiopisch, neotropisch).

Auf die Tropen beschränkt sind eine Reihe von weiteren Adlern: *Polemaetus* und *Stephanoaetus* leben in der äthiopischen Region, *Pithecophaga* ist auf die Philippinen begrenzt, *Harpia* auf die Neotropis, *Harpypopsis* auf Neuguinea.

Große Raubvögel, die mit den eigentlichen Bussarden (*Buteo*) eng verwandt sind, wie *Buteogallus*, *Parabuteo* und *Geranoaetus*, kommen in der Neuen Welt, vorzüglich in Südamerika vor.

Die Ernährung der Adler und Bussarde besteht aus Säugern und Reptilien, Vögel nehmen eine geringere Bedeutung ein. Sie sind an keinen bestimmten Biotop gebunden, einige von ihnen leben in Hochgebirgen, viele in offener oder bewaldeter Landschaft; auch in den tropischen Regenwäldern sind sie vertreten.

Nach Brodkorb (1971) sind 42 ausgestorbene Arten von Adlern und Bussarden bekannt, womit es sich wohl um die am besten belegte Gruppe der Tagraubvögel handelt.

Die Gattung *Buteo* ist fossil seit dem mittleren Oligozän bekannt, Brodkorb (1964, 1971) führt 10 Arten an, von denen 8 aus Nordamerika stammen und je eine aus Asien und Europa. Einige von ihnen, wie „*B.*“ *contortus* und „*B.*“ *conterminus* wurden ursprünglich als *Geranoaetus* beschrieben. Diese Gattung wird von einigen Autoren in das Genus *Buteo* mit einbezogen.

Gattung Garganoaetus nov. gen.

Generotyp — *Garganoaetus freudenthali* gen. et sp. nov.

Namengebung — Nach der italienischen Halbinsel Gargano und aetos (griech.) = Adler.

Vorkommen — Oberes Miozän von Gargano (Italien).

Diagnose Mittelgroße bis große Tagraubvögel; *Tmt.*: schlank, gestreckt und im Mittelteil nach plantar gekrümmt; m. extensor hallucis brevis nur wenig in die Dorsalfläche eingetieft; deutliche fossa anterior, tuberositas tibialis springt dorsal nicht über das planum cutaneum externum hervor; trochlea 4 groß, reicht so weit nach distal wie die beiden anderen trochleae; medialer Fortsatz der trochlea 2 kräftig entwickelt; facies articularis metatarsalis 1 tief in die Plantarfläche des Knochens eingedrückt, seitliche Begrenzung steht bei größeren Formen medial über den inneren Rand des Knochens heraus; sulcus extensoris digitorum longi von der medialen Ursprungsfläche des m. extensor hallucis brevis deutlich abgesetzt. *Krallen* mit stark ausgeprägter apophysis flexoris, die medio-lateral schmal ist. *Tt.*: sulcus peronei brevis bis auf den condylus externus gezogen, apophysis externa ligamenti obliqui lateral hervorspringend. *Cor.*: schlank; foramen supracoracoideum vorhanden. *Quadratum*: große Öffnung medial an der Basis des processus orbitalis; deutliche Rinne auf der Occipitalseite; occipitaler Vorsprung der articulatio mandibularis schmal.

Garganoaetus freudenthali nov. sp.

Taf. 1, Fig. 1-9, Taf. 2, Fig. 1-10, Taf. 3, Fig. 1-3

Holotypus — Rechter Tarsometatarsus (RGM 177 924).*Typlokalität* — Spaltenfüllung von San Giovannino (Gargano).*Namengebung* — Zu Ehren von Dr. M. Freudenthal (Leiden), der maßgeblich an der Entdeckung und Bergung des Materials von Gargano beteiligt war.

Diagnose – Großer Vertreter der fossilen Gattung *Garganoaetus*; von der Größe des rezenten Steinadlers (*Aquila chrysaetos*); *Tmt*: crista interna hypotarsi langgezogen und etwas nach lateral gebogen; tuberositas tibialis relativ weit medial gelegen; fossa musculi abductoris digiti 4 greift auf das planum cutaneum externum über; cavitas glenoidalis externa springt dorsal nicht hervor. *Tt*: kräftig und stark gestreckt; *Becken*: die beiden Iliä berühren sich nicht in der Mediane; *Kralen*: ähnlich *Spizaetus nipalensis*, aber kräftiger; weniger gekrümmt als bei *Haliaeetus albicilla*; die 2. Phalange der 2. Zehe kräftiger als bei *H. albicilla*, aber schwächer als bei *Stephanoaetus coronatus*.

Material – 16 Stücke.

Skelettelement	Fundort	Aufbewahrungsnummer
Kralle II	San Giovannino	RGM 177 689
Kralle	„	RGM 177 548
„	„	RGM 177 598
Phalangen II 1, II 2 fr, III 2 fr	„	RGM 177 591
Phal II 2	„	RGM 177 753
„	„	RGM 177 547
Phal III 2	„	RGM 177 693
„	„	RGM 177 922
Tmt dex	„	RGM 177 924
Tt dex d	Chiro 4	RGM 177 757
Tt dex Diaphyse	Chiro 4	RGM 177 758
Pelvis	San Giovannino	RGM 177 697
Cor dex	„	RGM 177 920
Uln dex p	Chiro 4	RGM 177 759
Quadratum sin	San Giovannino	RGM 177 690
Mandibula sin	„	RGM 177 686

Maße – Zum Vergleich mit den Werten von *Garganoaetus freudenthali* sind die eines großen Exemplares von *Aquila chrysaetos* angeführt (Maße in mm.).

Holotypus		<i>Garganoaetus freudenthali</i>	<i>Aquila chrysaetos</i>	
Tmt (RGM 177 924)	Länge	132	108	
	Breite proximal	23	24	
	Breite distal	27	28	
Zugeordnetes Material	Kralle II (RGM 177 598)	Länge	35	38
		Tt (RGM 177 757)	Länge	210 (rek.)
		Breite distal	26	22
		Breite der Diaphyse	14	12
	Pelvis (RGM 177 697)	Länge in der Mediane	110	90

Cor (RGM 177 920)	Länge Breite am processus procoracoideus	84 (rek.) 20	76 20
Uln (RGM 177 759)	Breite proximal	25	21
Quadratum (RGM 177 690)	Höhe (A) Länge (E)	25 19	22 17

Kurzbeschreibung des Holotypus (Abb. 2, A - F)

1. Trochlea 2 mit kräftig entwickeltem medialem Fortsatz, trägt eine tiefe Bandgrube.
2. Schaft des Knochens schlank, im Mittelteil nach plantar durchgebogen.
3. M. extensor hallucis brevis ist beim Übertritt von der fossa anterior auf die Medialseite nicht tief in die Dorsalfläche des Knochens eingeschnitten.
4. Freier Rand der crista interna hypotarsi etwas nach lateral gebogen.
5. Fossa anterior stark eingetieft; die noch etwas in ihr gelegene tuberositas tibialis ragt in der Lateralansicht nicht über das planum cutaneum externum heraus (a); die Lage der tuberositas tibialis ist relativ weit medial (b).
6. Mediale Ursprungsgrube des m. extensor hallucis brevis von der fossa anterior nicht nur durch den sulcus m. extensoris digitorum longi abgegrenzt, sondern auch durch einen Längswulst.
7. Facies articularis metatarsalis 1 tief in die Plantarfläche des Knochens eingedrückt, ihre mediale Begrenzung steht seitlich über den Rand des Knochens heraus (a); die mediale Begrenzung der Plantarfläche ist erhaben und läuft an die facies articularis metatarsalis (b).
8. Trochlea 4 kräftig ausgebildet, reicht mindestens ebenso weit nach distal wie die übrigen trochlea; in der Lateralansicht erscheint sie nicht verkürzt und trägt eine große, flache Bandgrube.
9. Crista interna hypotarsi langgestreckt, medial ausgehöhlt.
10. Cavitas glenoidalis externa springt nicht nach dorsal hervor.
11. Rinne für den m. abductor digiti 4 an der Basis der trochlea 4 nur angedeutet.
12. Fossa musculi abductoris digiti 4 greift im Proximalteil des Knochens auf das planum cutaneum externum über.

Ganz allgemeine Merkmale, die allen Tagraubvögeln gemeinsam sind, wurden hier bewußt weggelassen, sie werden teilweise bei der folgenden Art berücksichtigt.

Merkmal 1 ist u.a. bei den rezenten Adlern und Bussarden vorhanden, 2 - 6 unterscheiden *Buteo* von den Adlern; bei letzteren ist der kurze Daumenstrecker stärker in die Dorsalseite des Knochens eingetieft, die tuberositas tibialis springt stärker hervor und der Tmt im Allgemeinen gedrungener. Die Gelenkfläche des Daumens (7) ist ebenfalls bei den Bussarden und auch bei den Habichten so ausgebildet, wie bei *Garganoaetus freudenthali*. Das mediale Hervortreten der facies articularis metatarsalis 1 ist von *Geranoaetus contortus* Wetmore aus dem Oberen Miozän von Nebraska bekannt, den Brodkorb (1964) zur Gattung *Buteo* stellt. Die große trochlea 4 ist ein Gattungsmerkmal, das *Garganoaetus freudenthali* mit der folgenden Art teilt. Da von letzterer aber der Proximalteil des Tmt nicht erhalten ist, kann die Frage, ob die Merkmale 9 und 10 beiden Arten gemeinsam sind, nicht beantwortet werden. Soweit die Aussagen des Materials reichen, stimmen beide Arten in allen Besonderheiten gut überein, Merkmal 11 ist allerdings bei *G. freudenthali* nicht so deutlich ausgebildet, wie bei

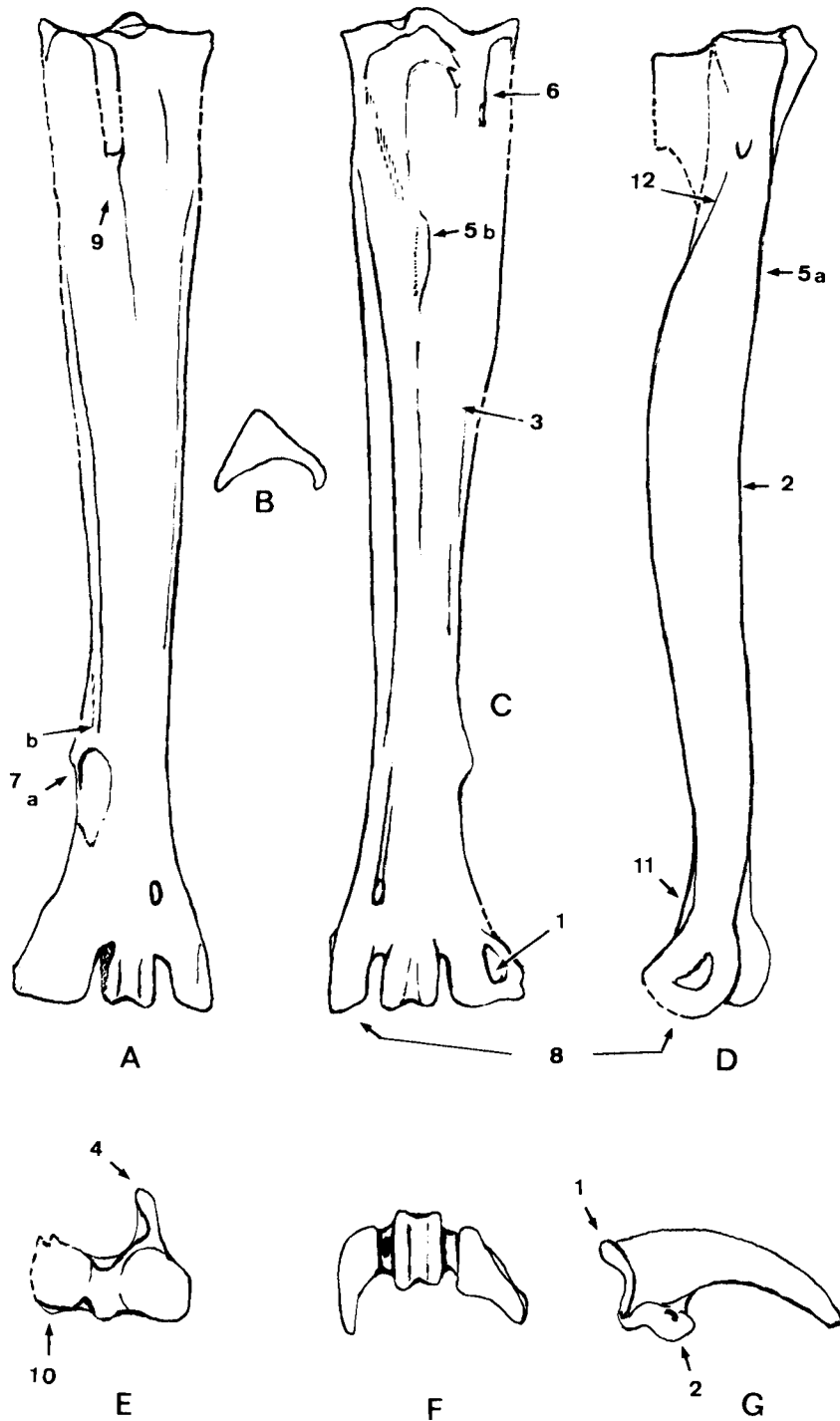


Abb. 2. *Garganoetus freudenthali*. Rechter Tarsometatarsus (Holotypus): A. plantar, B. Querschnitt, C. dorsal, D. lateral, E. proximal, F, distal. Krallen II: G. seitlich.

der folgenden Art. Nr. 12 ist möglicherweise ebenfalls für das Genus charakteristisch, leider ist die crista externa hypotarsi, die für die Diskussion der Verwandtschaft des Genus von Bedeutung sein könnte, auch bei *G. freudenthali* nicht erhalten.

Zugeordnete Skelettelemente

Kralle II (Abb. 2, G)

1. Apophysis extensoris deutlich.
2. Apophysis flexoris weit hervorspringend, medio-lateral schmal.

Beide Merkmale finden sich sowohl bei Bussarden, als auch bei Adlern und Habichten. Die Krallen der Geier (Aegyptiinae) zeigen in der Regel keine richtige apophysis extensoris. An Größe lassen sich die Krallen am ehesten mit *Aquila chrysaetos* vergleichen, beim Seeadler sind die Krallen zierlicher und stärker gekrümmt; die Adler mit ausgesprochen starken Fängen, wie *Harpia* oder *Stephanoaetus* haben sowohl kräftigere Krallen als auch mächtigere Phalangen.

Tibiotarsus (Abb. 3, A - D)

1. Fibula distal an den Tibiotarsus angewachsen.
2. Distaler Gelenkkopf latero-medial breit, dorso-plantar schmal.
3. Area intercondylica breit und relativ flach.
4. Sulcus peronei brevis deutlich ausgebildet und bis auf die Lateralseite des condylus externus gezogen.
5. Bandgruben tief.
6. Knochenbrücke über den sulcus extensoris nicht steil gestellt.

Merkmale 1 - 3 sind typisch für alle Falconiformes. Der sulcus peronei brevis (4) ist bei den Geiern schwächer ausgebildet und reicht nicht so weit nach distal wie bei den Adlern, ebenso sind bei ersteren die Bandgruben (5) weniger stark eingetieft. Die Form der Knochenbrücke (6) unterscheidet *Garganoaetus freudenthali* von den Seeadlern und nähert ihn stärker an die Bussarde und Adler an. Die auffallendsten Merkmale des Tt sind jedoch seine große Länge und seine Stärke.

Becken – Der craniale Rand des Iliums und der Verlauf der linea glutea entsprechen dem der Adler und Bussarde und sind von dem der Seeadler verschieden. Im weiter caudal gelegenen praeacetabularen Teil treffen sich die beiden Iliä nicht in der Mediane, sondern sind durch einen deutlichen Steg voneinander geschieden.

Diese Konfiguration findet man beim Steinadler (*Aquila chrysaetos*) nicht, bei dem sich die beiden Iliä in der Mediane berühren. Eine ähnliche Ausbildung wie bei *Garganoaetus* findet man jedoch bei den kleineren Formen der Gattung *Aquila* bereits angedeutet. Bei *Buteo* sind die beiden Iliä ebenfalls voneinander getrennt.

Coracoid (Abb. 4, A, B) – Dieser Knochen zeichnet sich unter den entsprechenden Skelettelementen vergleichbarer Raubvögel durch seine schlanke Gestalt aus.

1. Processus procoracoideus nicht gekrümmt, läuft in eine fast rechtwinklige Spitze aus.
2. Ansatznarbe des ligamentum acrocoraco-humerale deutlich ausgebildet.
3. Facies glenoidalis springt lateral hervor.
4. Facies scapularis tief und merklich kleiner als facies glenoidalis.
5. Facies clavicularis ventral gelegen.
6. Foramen supracoracoideum randständig.

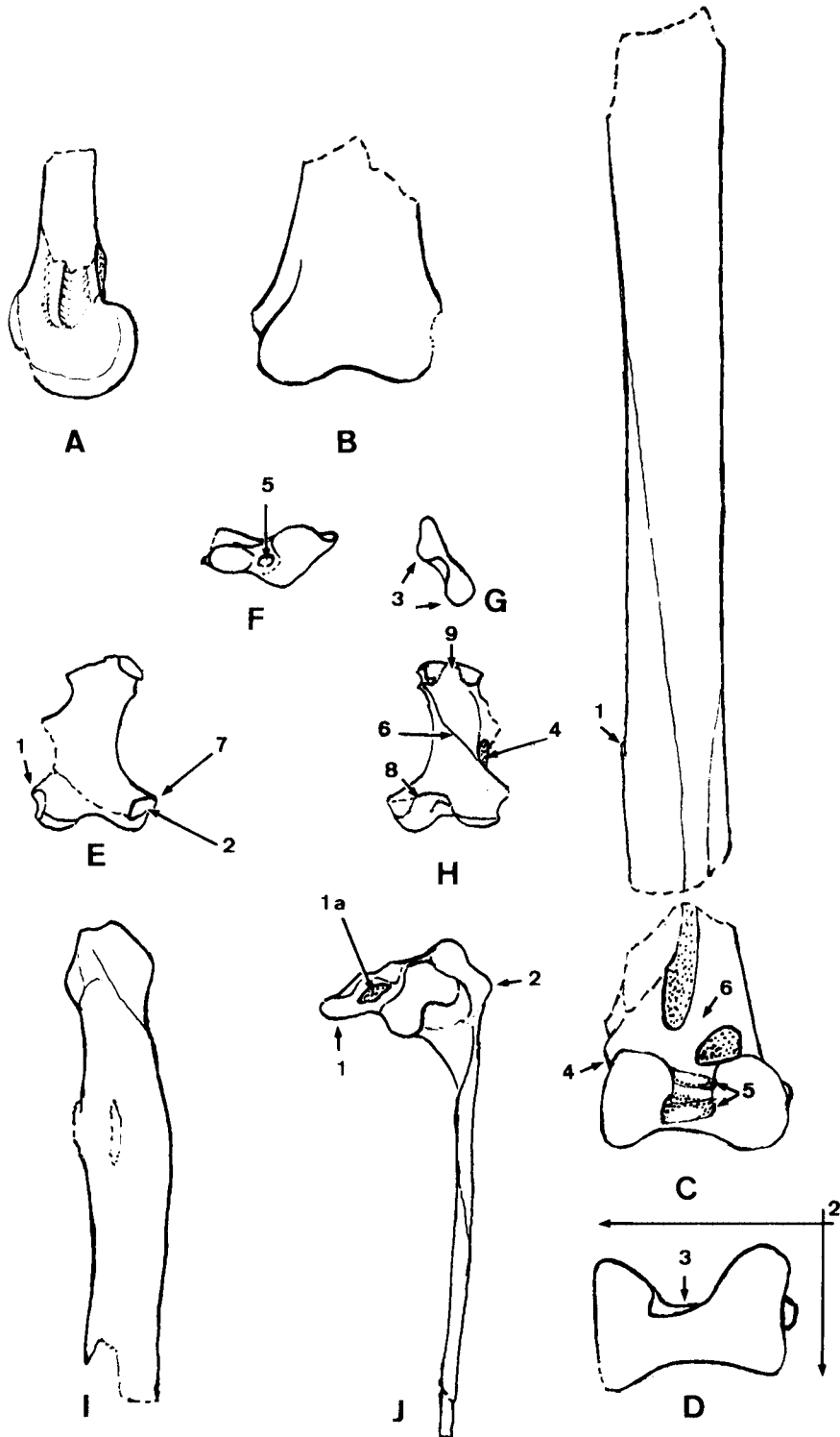


Abb. 3. *Garganoaetus freudenthali*. Rechter Tibiotarsus: A. lateral, B. plantar, C. dorsal, D. distal. Linkes Quadratum: E. lateral, F. basal, G. frontal, H. medial. Linke Mandibula: I. lateral, J. frontal.

7. Foramen pneumaticum klein.

Das Coracoid bietet sicher noch einige spezielle Merkmale mehr, es ist jedoch beim rezenten Vergleichsmaterial meist noch mit der Scapula verbunden und am montierten Skellett überhaupt schwer zugänglich. Merkmale 1 - 7 sind alle falconiform, nur bei den Habichten fehlt das foramen supracoracoideum. Zu Merkmal 7 sollte bemerkt werden, daß die Form und selbst die Lage der foramina pneumatica bei großen Raubvögeln ziemlich variabel zu sein scheinen.

Ulna – Dieses Skelettelement ist durch ein proximales Fragment belegt, dessen Gelenkkopf etwas gequetscht ist. Es zeigt übereinstimmend mit Adlern und Bussarden keine foramina pneumatica. Die Ulna der Geier ist leichter gebaut und meist an mehreren Stellen pneumatisiert.

Quadratum (Abb. 3, E - H)

1. Articulatio pterygoidalis ein kleiner Vorsprung.
2. Fossa quadratojugalis tief und leicht oval.
3. Gelenkfläche mit dem Schädel deutlich in eine articulatio squamosalis und einen processus oticus geteilt.
4. Große ovale Öffnung auf der medialen Seite der Basis des processus orbitalis.
5. Kleine Öffnung palatal (foramen pneumaticum?).
6. Rinne auf der Occipitalseite zwischen processus oticus und der Basis des processus orbitalis sehr deutlich ausgebildet.
7. Occipitale Umrandung der fossa quadratojugalis springt nach lateral hervor.
8. Occipitaler Vorsprung der articulatio mandibularis schmal, weit frontal gelegen.
9. Kein foramen pneumaticum zwischen der articulatio squamosalis und dem processus oticus.

Merkmale 1 - 3 sind charakteristisch für die Accipitridae, deren Quadratum dadurch jedoch nicht erschöpfend definiert ist. 4 - 9 sind speziellere Merkmale, die *Garganoaetus* stark an die Adler und Bussarde annähern. Vor allem die große ovale Öffnung an der Basis des processus orbitalis, weist in diese Richtung (4). Einige Merkmale, wie 5, 6 und 7 findet man außer bei den Buteoninae auch noch bei *Haliaeetus*. Nr. 9 unterscheidet *Garganoaetus* von den großen Arten der Gattung *Aquila* und von *Polemaetus*, bei denen sich auf der Occipitalseite zwischen articulatio squamosalis und processus oticus ein foramen pneumaticum befindet. Hierdurch und durch die nur mäßig hervorspringende articulatio pterygoidalis, liefert das Quadratum wichtige Hinweise auf die Verwandtschaft des Genus *Garganoaetus*.

Mandibula (Abb. 3, I, J)

1. Kräftiger processus internus mit großem foramen pneumaticum (a).
2. Stumpfer processus mandibularis externus.

Beide Merkmale sind recht allgemein, Merkmal 2 nähert *Garganoaetus* stärker an die Adler und Bussarde, als an die Seeadler an.

Einige der Merkmale des Tmt und des Tt lassen die Frage aufkommen, ob es sich bei *Garganoaetus* um eine vorzugsweise bodenlebende Form gehandelt hat. Der lange, schlanke Tmt mit einer wohlgerundeten trochlea 4 und der gestreckte Tt weisen zwar in diese Richtung, es kann aber m.E. noch kein abschließendes Urteil gefällt werden, nicht zuletzt deshalb, weil die funktionelle Anatomie von stärker bodenlebenden Formen, wie *Melierax*, nicht genügend untersucht ist.

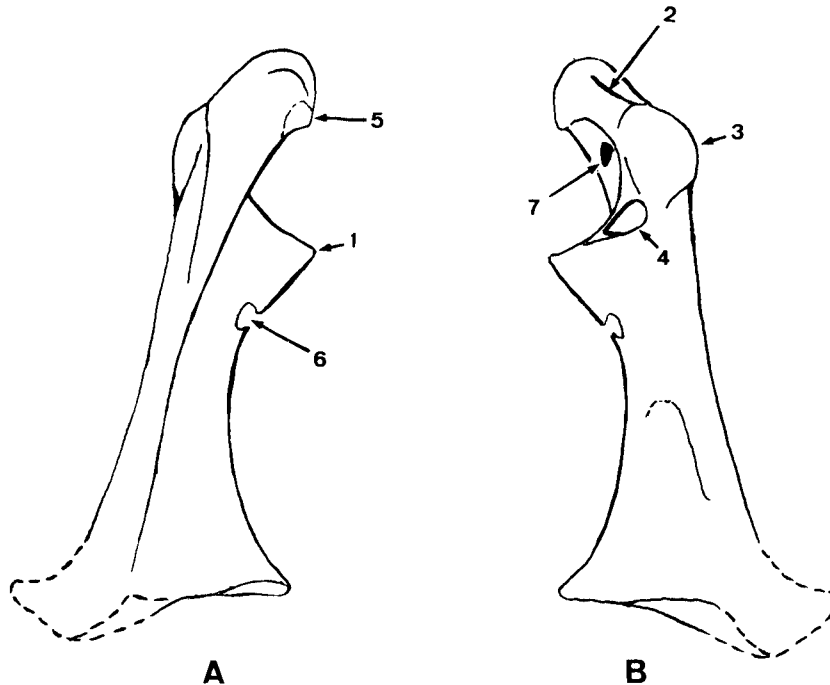


Abb. 4. *Garganoaetus freudenthali*. Rechtes Coracoid: A. ventral, B. dorsal.

Vergleiche – Unter den lebenden Formen kommen in erster Linie die großen Adler (im weiteren Sinne) und Geier zum Größenvergleich mit *G. freudenthali* in Betracht. Einige Vertreter dieser Gruppen gehören nicht nur zu den größten Raubvögeln, sondern zu den mächtigsten Flugvögeln überhaupt.

Art	Flügelänge in mm	Tarsuslänge in mm	Gewicht in kg
<i>Aquila chrysaetos</i>	585 - 740	94 - 113	3.3 - 6.6
<i>Aquila heliaca</i>	568 - 665	90 - 102	2.5 - 3.0
<i>Haliaeetus albicilla</i>	593 - 727	90 - 100	3.6 - 6.25
<i>Hieraaetus fasciatus</i>	460 - 525	100 - 110	1.7 - 2.4
<i>Spizaetus nipalensis</i>	419 - 540	108	2.5 - 3.5
<i>Polemaetus bellicosus</i>	445 - 675	97 - 130	bis 6.2
<i>Harpyopsis novaeguineae</i>	368 - 485	135 - 145	—
<i>Gyps fulvus</i>	650 - 760	100 - 110	ca. 7.0
<i>Gypaetus barbatus</i>	720 - 912	93 - 102	5.0 - 6.9
<i>Aegyptius monachus</i>	750 - 870	118 - 135	7.0 - 12.5

Die Maße stammen aus Iwanow et al. (1951) und wurden hier in vereinfachter Form wiedergegeben, das heißt, es wurde nicht zwischen Unterarten und Geschlechtern unterschieden. Die Weibchen sind in der Regel größer als die Männchen. Einige Angaben, wie das Gewicht von *Aquila chrysaetos*, wurden nach Glutz von Blotzheim (1971) ergänzt, die Exoten wurden aus Brown & Amadon (1968) entnommen.

Vergleicht man die Größe des Holotypus von *Garganoaetus freudenthali* mit den oben angeführten Maßangaben, so zeigt sich, daß er mit einer ungefähren Tarsuslänge von 135 mm fast alle verglichenen Formen übertraf, wobei jedoch

bemerkt werden muß, daß hier die schlanke, lange Gestalt des Knochens ins Gewicht fällt.

Ähnlich verhält es sich mit dem Tibiotarsus, der im Vergleich zum Tarsometatarsus etwas groß ausgefallen ist.

Art	Distale Breite des Tt in mm	Abstand der crista fibularis vom dist. Ende des Tt in mm
<i>Garganoaetus freudenthali</i>	26	130
<i>Aquila chrysaetos</i>	22	105
<i>Stephanoaetus coronatus</i>	25	102
<i>Haliaeetus albicilla</i>	20	100
<i>Gyps fulvus</i>	23	119
<i>Gypaetus barbatus</i>	22	114
<i>Aegyptius monachus</i>	28	130
<i>Torgos tracheliotus</i>	29	132

Unter den lebenden Formen, die hier verglichen werden konnten, hat von den Adlern nur *Stephanoaetus* einen annähernd so kräftigen Tt, der aber bedeutend kürzer ist. Die großen Geier sind zwar von vergleichbarer Größe, aber morphologisch unterscheidbar. Bei ihnen ist der sulcus peronei nicht so weit nach distal gezogen und weniger deutlich ausgebildet. Vor allem fehlt ihnen die nach lateral hervorspringende dorsale Begrenzung, die für Adler und Bussarde charakteristisch ist und sich auch bei *G. freudenthali* findet (Abb. 3, C 4).

Die Größenmaße des Beckens und des Coracoids zeigen übereinstimmend, daß *G. freudenthali* zwar größer als die meisten rezenten Adler ist, aber von den großen Geiern an Größe doch weit übertroffen wird.

Ähnliches gilt auch für die erhaltenen Schädelknochen: Quadratum und Mandibula.

Art	Höhe des Quadratoms in mm
<i>Garganoaetus freudenthali</i>	25
<i>Aquila chrysaetos</i>	22
<i>Aquila (Uroaetus) audax</i>	20.5
<i>Stephanoaetus coronatus</i>	22
<i>Haliaeetus albicilla</i>	22.5
<i>Gyps fulvus</i>	25
<i>Gypaetus barbatus</i>	27.5

Das Unterkieferbruchstück, das eine Rekonstruktion der gesamten Länge des Astes mit etwa 11 cm erlaubt, geführt zur gleichen Größenvorstellung: die verglichenen Adler sind kleiner, die großen Geier dagegen, vor allem *Torgos* und *Aegyptius* sind größer als *G. freudenthali*. Die Aegyptiinae und *Gypaetus* unterscheiden sich am Quadratum stark von den Buteoninae; auch sind sie selbst keine geschlossene Gruppe, sondern weisen beträchtliche Verschiedenheiten untereinander auf.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß *Garganoaetus freudenthali* an Größe zwischen *Aquila chrysaetos* und den größten Adlern, wie *Polemaetus bellicosus*, gelegen hat und durch seine gestreckte Hinterextremität ausgezeichnet war.

Unter den fossilen Arten aus La Grive, Wintershof und anderen europäischen Fundorten miozänen Alters sind bisher kaum Raubvögel dieser Größe bekannt. Die größte Art ist außer einem Raubvogel von Wintershof, der nur mit drei Krallen belegt ist, eine Form aus La Grive, die von Gaillard (1939, S. 38, Fig. 18) als Falconide indéterminé (= Accipitridarum gen. et sp. indet.) bezeichnet wurde.

Sie ist nur von einem proximalen Bruchstück des Tmt her bekannt, das mit einer proximalen Breite von $B = 23$ mm so groß ist, wie der entsprechende Knochen von *Garganoaetus freudenthali*. Eine Identität ist aber nicht anzunehmen, da sich *Garganoaetus freudenthali* mit großer Wahrscheinlichkeit aus der kleineren Art *G. murivorus*, die anschließend behandelt werden wird, durch Größenzunahme entwickelt hat.

Andere Arten, wie *Aquila delphinensis* Gaill. oder *Aquila pennatoides* Gaill. sind deutlich kleiner als *G. freudenthali* von Gargano. Beide Arten stammen auch aus La Grive – St. Alban (Frankreich).

Aus dem Pleistozän sind dagegen Raubvögel gleicher oder sogar bedeutenderer Größe bekannt geworden. Von den Bahamas wurde von Wetmore (1937) der riesenhafte *Titanohierax gloveralleni* beschrieben, den er morphologisch mit *Hypomorphnus* (= *Buteogallus*) *urubitinga* vergleicht, der aber etwa doppelt so groß gewesen sein soll, wie die rezente Form. Sein gestreckter Tmt, der wesentlich schlanker ist als der eines Adlers und der Cmc, der einen scharfen proximo-medialen Rand auf seiner Ventralseite hat, was für die Gattung *Buteo* und eng verwandte Genera charakteristisch ist (Ballmann, 1969a, S. 172), zeigen deutlich, daß es sich bei *Titanohierax* trotz seiner enormen Größe um einen Bussard handelt und nicht um einen Adler. Der Begriff „Bussard“ ist hier in einem weiteren Sinne zu verstehen, als nur das Genus *Buteo* umfassend.

Eine weitere Gattung aus einer pleistozänen Inselfauna ist *Harpagornis* aus Neuseeland. Dieser riesenhafte Raubvogel besaß größere Ausmaße als *Garganoaetus freudenthali*. Sein Tmt hat eine Länge von 137 - 162 mm, der Tt ist 210 - 249 mm lang und die Mandibula 113 mm. Über die systematische Stellung dieses Vogels ist nur sehr wenig bekannt.

Riesenhafte Raubvögel sind auch von anderen pleistozänen Fundorten bekannt, es soll hier jedoch der Vergleich auf Inselformen beschränkt bleiben.

Garganoaetus murivorus nov. sp.

Taf. 3, Fig. 4 - 7.

Holotypus — Rechter Tarsometatarsus, dem der proximale Gelenkkopf fehlt (RGM 177 646).

Typlokalität — Spaltenfüllung von Chiro 10 C (Gargano).

Namengebung — *murivorus* (lat.) = sich von Mäusen ernährend.

Diagnose – Mittelgroßer Vertreter der fossilen Gattung *Garganoaetus*, von der Größe von *Spizaetus cirrhatus*. *Tmt*: Rinne für den m. abductor digiti 4 tief in Oberfläche des Knochens eingeschnitten. Von *Garganoaetus freudenthali* durch dieses Merkmal und durch sein geringere Größe verschieden. Die weniger stark nach medial hervorspringende *facies articularis metatarsalis 1* scheint unmittelbar mit der geringeren Größe zusammenzuhängen.

Material – 1 Stück.

Maße – Zum Vergleich werden die entsprechenden Maße (in mm) vom rezenten Mäusebussard (*Buteo buteo*), sowie die der vorhergehenden Art *G. freudenthali* mit angeführt.

	<i>G. murivorus</i>	<i>G. freudenthali</i>	<i>Buteo buteo</i>
distale Breite	18	27	13
Breite der trochlea 2	7	11	5
„ 3	5	8	4
„ 4	3	5	2.5

Man erkennt hieraus, daß trotz des Größenunterschiedes zwischen *Garganoaetus murivorus* und *G. freudenthali*, die Proportionen gewahrt bleiben und daß sie auch mit denen von *Buteo buteo* gut übereinstimmen.

Kurzbeschreibung der Holotypus (Abb. 5, A - E)

1. Trochleae bogenförmig angeordnet.
2. Alle drei trochleae reichen etwa gleich weit nach distal.
3. Plantarfläche stark konkav.
4. Planum cutaneum externum breit, planum cutaneum internum zu einer Kante verschmälert.
5. Gelenkgrube auf trochlea 2 tief.
6. Foramen inferius groß und sulcus m. extensoris digiti 4 deutlich eingetieft.
7. Facies articularis metatarsalis 1 stark eingetieft.
8. Dorsalseite trägt keine breite Rinne für den m. extensor hallucis brevis.

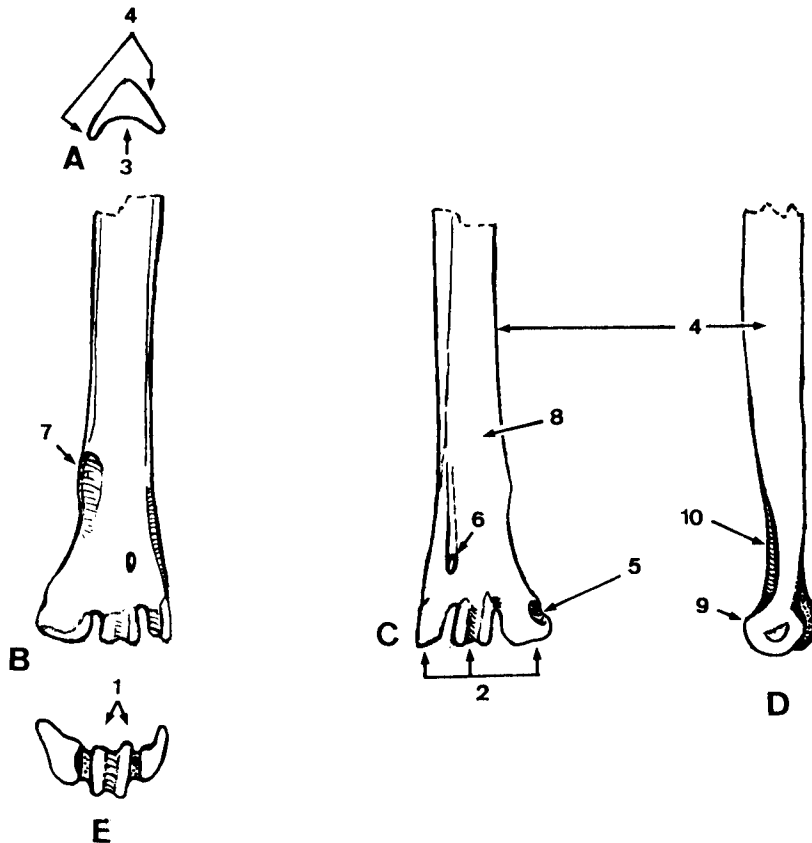


Abb. 5. *Garganoaetus murivorus*. Rechter Tarsometatarsus: A. Querschnitt, B. plantar, C. dorsal, D. lateral, E. distal.

9. Trochlea 4 groß und plantar gerundet.
10. Rinne für den m. abductor digiti 4 deutlich in die lateroplantaren Kante des Knochens eingeschnitten.

Merkmale 1 - 6 sind allgemein bei den Accipitridae vorhanden und zwar hängen einige von ihnen, wie 3, mit der starken Greiffunktion des Fußes zusammen. Merkmal 2 soll so verstanden werden, daß nicht eine oder zwei der trochleae weiter proximal gelegen sind, während die mittlere weiter nach distal reicht. Innerhalb der Accipitridae gibt es dann natürlich noch feinere Unterschiede, wie aus 9 hervorgeht. Merkmale 7 - 9 sind für das Genus *Garganoaetus* charakteristisch, wobei 7 und 8, zusammen mit der gestreckten, schlanken Gestalt des Knochens auch bei den Bussarden und kleineren Adlern zu finden sind. Nr. 10 ist schließlich spezifisch für *G. murivorus*.

Vergleiche – Eine Gegenüberstellung mit vergleichbaren fossilen Formen zeigt, daß *Garganoaetus murivorus* größenmäßig zwischen *Aquila delphinensis* und *A. pennatoides* liegt, die Gaillard (1939) aus La Grive beschrieben hat. Da von beiden der distale Tmt nicht bekannt ist, kann hier kein morphologischer Vergleich erfolgen; auf die möglichen Beziehungen zu diesen Arten wird jedoch bei der Diskussion der Stellung der Gattung *Garganoaetus* im System noch eingegangen werden.

Von *Garganoaetus freudenthali*, der bis auf die tiefe Rinne für den m. abductor digiti 4 alle Merkmale mit *G. murivorus* teilt, ist letzterer durch seine geringere Größe unterschieden.

Garganoaetus? sp.

Material – 3 Stücke.

Skelettelement	Fundort	Aufbewahrungsnummer
Cor dex	Chiro 5 A	RGM 177 578
Uln dex p	Chiro 11 A	RGM 177 586
Uln dex d	„	RGM 177 587

Coracoid (Abb. 6, A, B)

1. Facies glenoidalis springt nach lateral hervor.
2. Foramen supracoracoideum vorhanden.
3. Facies scapularis deutlich eingetieft.
4. Großes foramen pneumaticum vorhanden.

Diese Merkmale des Coracoids genügen, um eine Zuordnung zu der Familie der Accipitridae sicherzustellen. An der Ulna sind es der flache, etwas gestreckte condylus externus und die proximal davon liegende, wenig eingetieft Gelenkgrube, die den gleichen Schluß zulassen.

Vergleiche – Innerhalb der Accipitridae sind die Habichte durch ihr schlankes, nur wenig nach medial gebogenes Coracoid gekennzeichnet, dem außerdem noch das foramen supracoracoideum fehlt.

Die Milane (Milvinae) dagegen besitzen ein relativ kurzes, gedrungenes Coracoid, dessen facies scapularis nicht stark eingetieft ist.

Aufgrund der erwähnten Merkmale steht die vorliegende Form den Bute-

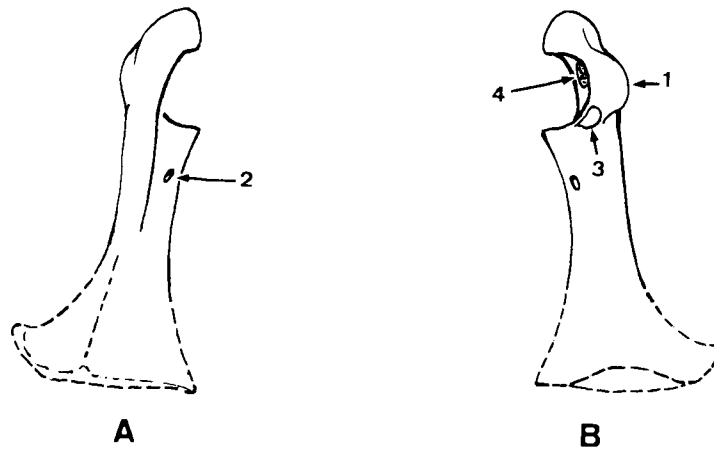


Abb. 6. *Garganoaetus* ? sp. Rechtes Coracoid: A. ventral, B. dorsal.

oninae nahe und es stünde der Auffassung, daß es sich um eine Art der Gattung *Garganoaetus* handelt, nichts im Wege. Beweisen läßt es sich allerdings anhand des vorhandenen Materials nicht. Größenmäßig liegt *Garganoaetus*? sp. zwischen *G. murivorus* und *Buteo buteo*, so daß man sogar daran denken könnte, es handle sich um das kleinere Männchen der erstgenannten Art. Vorläufig erscheint es mir jedoch zweckmäßig, beide Formen auseinander zu halten.

Ein Vergleich mit den entsprechenden Arten von La Grive ist leider nicht möglich, eine nahe Verwandtschaft mit *Aquila pennatoides* wäre aber durchaus denkbar.

Accipitridarum gen. et. sp. indet.
Taf. 1, Fig. 10.

Material – 2 Stücke.

Kralle	Biancone	RGM 177 624
„	Chiro 6	RGM 177 940

Beide Krallen sind nicht größer als die entsprechenden von *Buteo buteo*. Sie gleichen in ihrer Form den Krallen von *Garganoaetus freudenthali* so stark, daß auch hier wieder die Annahme nahe liegt, es handle sich um einen Vertreter der gleichen Gattung. Das Material ist jedoch zu spärlich, um eine derartige Zuordnung zu erlauben.

Stellung der Gattung Garganoaetus im System

Über die Einteilung der Accipitridae hat nicht stets Einmütigkeit geherrscht und das letzte Wort bezüglich der Systematik dieser Gruppe, auf höherem als auf generischen Niveau, ist wohl noch nicht gefallen.

Suschkin hat in seinen verschiedenen systematischen Untersuchungen über die Tagraubvögel innerhalb dieser Familie 14 Unterfamilien unterschieden (Stresemann & Stresemann, 1960), u. zw.: Elaninae, Pandioninae, Perninae, Milvinae, Haliaeetinae, Aquilinae, Circinae, Circaetinae, Aegyptiinae, Urubitinginae, Busarellinae, Butasturinae, Buteoninae, Accipitrinae.

Heute neigt man eher dazu, diese große Anzahl etwas zu reduzieren. So kommt Brown (1964) noch auf 11 Unterfamilien: Accipitrinae, Circaetinae, Circinae, Polyboroidinae, Milvinae, Aegyptiinae, Perninae, Machaerhamphinae, Pandioninae. Er fügt hinzu, daß die Fischadler eigentlich als eine selbständige Familie (Pandionidae) betrachtet werden müßten und manche Autoren innerhalb der Altweltgeier zwei Unterfamilien (Aegyptiinae und Gypaetinae) unterscheiden. An Änderungen gegenüber obiger Einteilung sieht man vor allem, daß die Seeadler zu den Milanen gestellt und sämtliche Bussarde, Adler und Habichte in einer Unterfamilie vereint werden. Neu hinzu kommen die Polyboroidinae und die Machaerhamphinae. Letztere Unterfamilie enthält nur eine einzige Art, *Machae-rhamphus alcinus*, die in Afrika und Ostasien zuhause ist. Die andere Unterfamilie, die der Polyboroidinae ist hauptsächlich afrikanisch, man stellt jedoch auch ein südamerikanisches Genus hier her. Von beiden war mir kein Skelettmaterial zugänglich, weshalb hier nichts weiter über sie zu sagen ist.

An Skeletten von Vertretern der übrigen Gruppen konnte ich Vergleiche anstellen und möchte deshalb nicht unerwähnt lassen, daß das Genus *Accipiter*, obwohl es den Bussarden sehr nahesteht, sich doch in verschiedenen Merkmalen, z. B. der Form des Coracoids, von ihnen unterscheidet. Es erscheint mir daher zweckmäßig, die Bezeichnung Accipitrinae auf das Genus *Accipiter* zu konzentrieren und noch zu prüfen, welche nahe verwandte Gattungen mit hineingehören. Die Adler und Bussarde dagegen sollte man als Buteoninae zusammen lassen. Mit dieser Abwandlung und unter Einbeziehung der beiden die Fischadler und die Altweltgeier betreffenden Änderungen, spiegelt das von Brown (1964) vertretene System die osteologischen Verhältnisse gut wider, so daß ich es als Rahmen für die folgende Betrachtung zugrundelegen möchte.

In dem neuesten Werk über die Tagraubvögel unterscheiden Brown & Amadon (1968) innerhalb der Accipitridae keine Unterfamilien. Sie bevorzugen neutrale Bezeichnungen, wie, „Habichte“ oder „Bussarde“, ohne den systematischen Rang einer solchen Gruppe festzulegen. Ihrem Argument, daß diese Gruppen nicht gleichsermaßen deutlich abgegrenzt werden können, vermag man sich nicht zu verschließen. Dennoch möchte ich am älteren System festhalten, bis ein neues, besseres vorliegt.

Da von *Garganoaetus* verschiedene Skelettelemente bekannt sind, ist es nicht schwer, einige der oben angeführten Unterfamilien sofort auszuklammern und als für nähere Verwandtschaft nicht infragekommend zu betrachten. Der Tmt von *Elanus* ist kurz, etwas gedrunken und weist eine hervorspringende tuberositas tibialis auf; die crista interna hypotarsi ist weit medial und proximal gelegen und ihr distales Ende springt sichelförmig hervor. Bei *Pernis* ist der Hypotarsus wesentlich komplizierter gebaut, als bei anderen Accipitriden.

Die Aegyptiinae und die Gypaetinae zeigen in der Ausbildung ihres Hypotarsus Anklänge an die Circaetinae: die Rinne lateral der crista externa hypotarsi ist zwar angedeutet, aber nicht so deutlich ausgebildet, wie bei den folgenden Unterfamilien: Buteoninae, Accipitrinae, Circinae. Die Altweltgeier sind zusätzlich durch Besonderheiten, wie starke Pneumatisierung der Ulna, abweichende Ausbildung des Quadratum und kleinere Unterschiede an verschiedenen Skelettelementen, einschließlich der Krallen, von den restlichen Accipitriden deutlich unterschieden. Sie stellen außerdem keine stark in sich geschlossene Gruppe dar, sondern weisen beträchtliche Unterschiede auf.

Die Milvinae, einschließlich der Seeadler, sind vielleicht am auffälligsten durch ihre zweite Zehe gekennzeichnet, bei der die erste mit der zweiten Phalanx

verwachsen ist, ein Merkmal, das auch in der Systematik Verwendung findet (Glutz von Blotzheim, 1971). Bei genauerer Betrachtung weisen sie noch andere Besonderheiten auf, wie die Form der crista externa hypotarsi, die breit nach lateral gezogen ist und keine Rinne lateral von sich hat. Von *Garganoaetus freudenthali* ist die erste Phalanx der zweiten Zehe, zusammen mit dem proximalen Stück der zweiten Phalanx erhalten. Sie sind nicht miteinander verwachsen, womit eine engere Verwandtschaft mit der Unterfamilie der Milvinae nicht gegeben ist. Dieser Umstand wird auch durch kleinere Merkmale des Coracoids, des Beckens, ja sogar der Krallen erhärtet.

Von den verbleibenden drei Unterfamilien sind die Circinae und die Accipitrinae durch ihren besonders langen und schlanken Tarsometatarsus gekennzeichnet, der an Länge fast an den Tibiotarsus heranreicht. Bei *Accipiter* findet sich im schlanken Coracoid kein foramen supracoracoideum mehr, bei *Circus* ist es zu einer schwachen Kerbe am margo internus geworden. Auch am Quadratum gibt es Übereinstimmungen zwischen beiden Gruppen: der processus oticus ist schmal und nach lateral und occipital in die Länge gezogen. *Garganoaetus* teilt keine dieser Eigenschaften: sein Tibiotarsus kann zwar nicht direkt gemessen werden, aber er war nach den erhaltenen Stücken zu schließen, bedeutend länger als der Tmt.

Die Gattung *Garganoaetus* gehört mit Sicherheit in die Gruppe der Bussarde und Adler. Erstere, zu denen außer der Gattung *Buteo* auch noch eine Reihe anderer, meist amerikanischer Gattungen gerechnet werden, wie *Parabuteo*, *Busarellus*, *Leucopternis*, *Geranoaetus* u. a., zeigen viele Übereinstimmungen: hier findet man die schlanke Form des Tmt, das relativ schlanke Coracoid und die weniger kräftigen Krallen. Einige kleine Details weisen jedoch darauf hin, daß *Garganoaetus* kein Bussard ist: Bei *Buteo* und noch ausgeprägter bei eng verwandten größeren Arten, wie *Geranoaetus melanoleucus*, ist die articulatio pterygoidalis am Quadratum stark hervorspringend, wesentlich kräftiger als bei *Garganoaetus*. Auch ist der Tmt proximal vergleichsweise breit bei den Bussarden und wird nach distal zu schon im proximalen Drittel bedeutend schmaler.

Die großen Adler, die in ihren Ausmaßen der Art *G. freudenthali* entsprechen, wie *Aquila chrysaetos*, *Stephanoaetus coronatus* oder *Harpia harpyja*, haben kräftigere Krallen und kürzere, gedrungene Tarsometatarsen, auf denen die tuberositas tibialis stark hervorspringt. Die größten Übereinstimmungen mit rezenten Formen zeigt *Garganoaetus* mit der Gruppe *Hieraaetus*, *Spizaetus* und *Lophaetus*. Als Beispiel sei *Spizaetus nipalensis* gewählt: er zeigt den gleichen schlanken Tmt, ebenfalls mit einer tiefen fossa anterior, einer etwas abgesetzten Ursprungsgrube für den m. extensor hallucis brevis und einer ähnlichen Anordnung der trochleae. Auch die Krallen weisen die gleiche schmale adophysis flexoris auf, wie bei *Garganoaetus*.

Daneben sind aber noch genügend Unterschiede vorhanden, wie die große trochlea 4 am Tmt und die relative Lage der Iliä am Becken, die sich bei *Garganoaetus* im Gegensatz zu *Spizaetus* nicht in der Mediane berühren. Der Querschnitt der ersten Phalanx der zweiten Zehe ist bei *Garganoaetus* flacher, die Stellung der Gelenkfacette für den Tmt weniger steil als bei *Spizaetus*.

Zusammenfassend kann man sagen, daß *Garganoaetus* zur Unterfamilie der Buteoninae gehört und hier den kleineren Adlern am nächsten steht. Die nahestehenden rezenten Arten weisen alle einen befiederten Tarsus auf, so daß der Schluß nahe liegt, auch *Garganoaetus* gehörte zu der Gruppe der Adler mit befiedertem Lauf, die von Brown & Amadon (1968) für die höchstenwickelte

innerhalb der Accipitridae gehalten wird. Die Adler mit unbefiedertem Tarsus stellen in der Alten Welt Reliktförmigkeiten dar (*Pithecophaga*, *Harpyopsis*), sind aber in der Neuen Welt noch stärker vertreten (*Morphnus*, *Harpia*). Leider konnte von diesen Formen nur *Harpia* verglichen werden; es ergaben sich jedoch keine wesentlichen Übereinstimmungen.

Aus La Grive-Saint-Alban wurde von Gaillard (1939) die Art *Aquila pennatoides* beschrieben, die er ausdrücklich mit der rezenten Form *Aquila pennata* (= *Hieraetus pennatus*) vergleicht und entsprechend benennt. Möglicherweise gehört hierher auch die größere Art *A. delphinensis*. Leider sind beide nur mit dem proximalen Tmt belegt, so daß ein eingehender Vergleich mit *Garganoetus* nicht erfolgen kann; das aber, was an den Holotypen der beiden Arten von La Grive erhalten ist, weist darauf hin, daß es sich hier um die engsten Verwandten von *Garganoetus* handeln könnte.

Wenn die Ausbreitung schneller erfolgt als die Entwicklung, und dies ist – wie beinahe kosmopolitisch verbreitete Arten bezeugen – bei den Accipitres der Fall, so wäre auch daran zu denken, daß Formen, die zwar geographisch entfernt sind, aber ein ähnliches geologisches Alter haben, mit *Garganoetus* verwandt sein könnten. In erster Linie kämen hier aus dem Obermiozän Nordamerikas beschriebene Formen, wie *Geranoetus contortus* Wetmore, *Buteo typhoius* W. oder *Geranoetus dananus* (Marsh) in Frage.

Aegyptiarum gen. et sp. indet.

Material – 2 Stücke.

Kralle	Chiro 12	RGM 177 524
„	„	RGM 177 527

Beide Krallen gehören einem Vertreter der Altweltgeier an, der etwa die Größe von *Gyps fulvus* besessen haben muß. Das spärliche Material erlaubt keine nähere Bestimmung.

ORDNUNG GALLIFORMES

Die Hühnervögel stellen eine natürliche Gruppe dar, innerhalb der sich aufgrund osteologischer Kriterien nur einige Untergruppen, wie die Cracidae, die Megapodiidae oder die Tetraonidae, näher umreißen lassen. Das Gros der Galliformes läßt sich nur schwer zu homogenen Familien gruppieren, die Phasianidae z.B., umfassen recht unterschiedliche Formen. Auch eine Gliederung auf dem Niveau zwischen Gattung und Familie ist problematisch (Vgl. Ballmann, 1969b, S. 27f.). Dieses Ergebnis wird übrigens durch Untersuchungen mit anderen Methoden bestätigt (Sibley, 1965, S. 116).

Es sei in diesem Zusammenhang auch auf zwei Arbeiten über die osteologischen Merkmale rezenter Hühnervögel hingewiesen: die Unterscheidungsmerkmale der meisten in Mitteleuropa vorkommenden Arten wurden von Erbersdobler (1968) und Kraft (1972) zusammengestellt. Beide Arbeiten enthalten zahlreiche Maßangaben.

Im Knochenbau weist die Ordnung der Galliformes verhältnismäßig wenige spezielle Merkmale auf, was eine Definition entsprechend erschwert: *Tmt*: Hypo-

tarsus einfach, in der Regel nur ein Kanal vorhanden, u.zw. für den m. flexor digitorum longus; plana cutanea auf beiden Seiten ausgebildet; vielfach Neigung zur Ausbildung einer medioplantaren Leiste und (oder) eines Spornes; trochlea 3 reicht am weitesten nach distal, trochlea 4 in der Regel etwas weiter als trochlea 2. *Tt*: fossa plantaris vorhanden; sulcus extensoris axial oder etwas nach medial verschoben; Knochenbrücke vorhanden; distaler Gelenkkopf schlank; area intercondylica schmal. *Fem*: kann proximal auf der Craniaalseite oder (selten) an der Caudalseite ein foramen pneumaticum tragen; epicondylus internus springt oft hakenförmig über den Schaft hervor. *Cor*: schlank, äußerer Rand gerade, innerer schwach konkav; processus procoracoideus fehlt; Acrocoracoideum klein; ein foramen pneumaticum kann in der impressio sterno-coracoidea vorhanden sein. *Hum*: wenig gekrümmt, mit plumpen Gelenkköpfen; incisura collaris ist allseitig umgrenzte Eintiefung; Neigung zur Ausbildung einer fossa tricipitalis, besonders bei kleinen Formen; crista pectoralis nach cranial gerichtet; Ansatzfacette des m. supracoracoideus deutlich distal des tuberculum externum; Ansatzfläche der mm. latissimi dorsi im ventralen Teil der Caudalfläche gelegen (Ausnahme Megapodiidae). *Uln*: kürzer als Humerus, stark gekrümmt; Querschnitt auch im Proximalteil dreieckig. *Cmc*: bei den meisten Gruppen (ausgenommen Cracidae, Megapodiidae und Numididae) tuberositas muscularis vorhanden.

Die Hühnervögel sind meist von mittlerer Größe, seltener groß oder klein. Als Beispiel für die drei Größenklassen seien hier das Auerhuhn, das Steinhuhn und die Wachtel angeführt.

Art	Flügelänge in mm	Gewicht in kg
<i>Tetrao urogallus</i>	295 - 373	1.7 - 5.0
<i>Alectoris graeca</i>	140 - 176	0.4 - 0.7
<i>Coturnix coturnix</i>	89 - 114	0.076 - 0.106

Wenn Geschlechtsdimorphismus auftritt, wie dies bei vielen Arten der Fall ist, – von den aufgeführten am deutlichsten beim Auerhuhn –, dann ist das Männchen größer als das Weibchen. (Maße aus Gladkow et al., 1964).

Die Galliformes sind eine kosmopolitische Ordnung und kommen in allen Klimazonen vor.

Die einzelnen Arten sind sehr unterschiedlichen Biotopen angepaßt, viele Formen, vor allem unter den primitiveren Hühnervögeln sind baumbewohnend, andere, wie die Rebhühner, baumen nie auf. Auch die engeren rezenten Verwandten des tertiären Genus *Palaeortyx*, die Schmuckwachteln, sind an keinen bestimmten Biotop gebunden, sondern kommen in Wald (*Arborophila*), in offener Landschaft (*Ptilopachus*) oder selbst in Trockengebieten (*Ammoperdix*) vor.

Gattung *Palaeortyx* Milne-Edwards, 1871

Die wichtigsten Punkte der ergänzten Gattungsdiagnose (Ballmann, 1969b, S. 30, 31) seien hier noch einmal angeführt, zusammen mit einigen neuen Kriterien, die durch den Fund des Sternums von *Palaeortyx phasianoides* in La Grive und das Vorhandensein eines os lumbo-sacrale im Material von Gargano der Diagnose nunmehr angefügt werden können.

Tmt: medioplantare Leiste und Sporn fehlen; Rinne für den m. flexor hallucis longus schwach ausgebildet; *Fem*: foramen pneumaticum fehlt; epicondylus internus springt, besonders bei größeren Arten, hakenförmig hervor. *Sternum*: im

cranialen Teil sind zwei Dellen ausgebildet; foramen pneumaticum fehlt; *Cor*: nicht pneumatisiert, ebensowenig die Scapula; *Hum*: große und sehr tiefe fossa tricipitalis; große fossa pneumo-anconaea ohne Verschlusslamelle und ohne Spongiosa; foramen pneumaticum fehlt. *Cmc*: tuberositas muscularis kräftig zahnförmig; incisura interna vorhanden; facies digitalis posterior tritt nur wenig weiter nach distal als der konvexe Teil der facies digitalis anterior, der seinerseits den ebenen Teil der facies digitalis anterior nur wenig überragt.

Das os lumbo-sacrale ist dadurch gekennzeichnet, daß es caudal der Verwachungsstelle der beiden Iliä dorsal aufgebläht ist.

Es mag im Hinblick auf die rezente Systematik fraglich erscheinen, ob man zwei Arten von so unterschiedlicher Größe wie *P. phasianoides* und *P. grivensis* zu einer Gattung stellen soll. Erstere ist größer als *Alectoris graeca*, letztere kleiner als eine Wachtel (*Coturnix coturnix*). Hierzu ist jedoch zu bemerken, daß es durchaus möglich ist, daß weitere Funde aufgrund neu hinzukommender Merkmale eine Aufspaltung in mehrere Gattungen erlauben werden. Im Augenblick erscheinen die morphologischen Übereinstimmungen, denen man durch den gemeinsamen Gattungsnamen Rechnung trägt, wichtiger als die unterschiedliche Größe. Als differentialdiagnostisches Merkmal sollte die Größe nach Möglichkeit auf das Niveau der Art beschränkt bleiben.

Palaeortyx grivensis Lydekker, 1893

Taf. 4, Fig. 13-14.

1893 *Palaeortyx grivensis* Lydekker, S. 521, Taf. 4, Fig. 1 - 2.

1964 *Plioperdix grivensis* (Lydekker) — Brodkorb, S. 317.

? 1930 *Palaeortyx depereti* Ennouchi, S. 72, Taf. 3, Fig. 1 - 8.

? 1964 *Plioperdix depereti* (Ennouchi) — Brodkorb, S. 317.

? 1969 *Palaeortyx depereti* Ennouchi — Ballmann, S. 180.

Sowohl *Palaeortyx grivensis* als auch *Palaeortyx depereti* sind bisher nur aus dem „Torton“ von La Grive-Saint-Alban bekannt und es wurde bereits früher darauf hingewiesen (Ballmann, 1969b, S. 181), daß es sich wohl um die gleiche Art handelt. In diesem Falle wäre der von Lydekker eingeführte Name der gültige.

Material – 35 Stücke.

Skelettelement	Fundort	Aufbewahrungsnummer
Tmt dex	San Giovannino	RGM 177 682
„ „	„	RGM 177 522
„ fr	Fina D	RGM 177 642
„ „	„	RGM 177 640
„ „	Rinascita 1	RGM 177 727
Tt dex d	„	RGM 177 750
„ dex p	„	RGM 177 737
Fem dex	Pirro 11 A	RGM 177 700
„ „	„	RGM 177 702
„ „	Chiro 5 A	RGM 177 581
„ dex p	San Giovannino	RGM 177 607
„ dex d	„	RGM 177 606
„ sin d	„	RGM 177 599
„ fr	„	RGM 177 601
Pelvis fr	Cantatore 3A	RGM 177 616
Cor fr	Rinascita 1	RGM 177 745

Skelettelement	Fundort	Aufbewahrungsnummer
Scap fr	San Giovannino	RGM 177 609
" fr	"	RGM 177 604
Hum sin	Chiro 11 B	RGM 177 615
" "	Chiro 5 A	RGM 177 582
" sin p	Pirro 11 A	RGM 177 699
" dex p	Gervasio 2	RGM 177 769
" sin d	Rinascita 1	RGM 177 731
" "	Biancone	RGM 177 621
" "	Fina D	RGM 177 645
" "	"	RGM 177 644
" "	San Giovannino	RGM 177 602
" "	"	RGM 177 603
" "	Rinascita 1	RGM 177 729
" fr	Chiro 14 A	RGM 177 654
Uln dex d	Rinascita 1	RGM 177 747
" sin d	San Giovannino	RGM 177 600
Cmc sin	Chiro 3	RGM 177 558
" dex p	Rinascita 1	RGM 177 744
" dex d	San Giovannino	RGM 177 597

Maße – Da es sich bei *Palaeortyx grivensis* um einen sehr kleinen Hühnervogel handelt, werden zum Vergleich die entsprechenden Maße (in mm) der Wachtel (*Coturnix coturnix*) und der chinesischen Zwergwachtel (*Coturnix chinensis*) angegeben.

	<i>Palaeortyx grivensis</i>	<i>Coturnix cot.</i>	<i>Coturnix chin.</i>
Tmt RGM 177 682 Länge	24	26.5	23
Fem RGM 177 700 Länge	35	37	29
Hum RGM 177 615 Länge	30	34	24

Die Länge des als Holotypus zu betrachtenden Humerus wird bei Lydekker (1893, S. 521) mit 0.0337 mm angegeben, was offensichtlich m heißen soll. Er ist damit etwas größer als die aus Gargano vorliegenden Humeri, der Unterschied liegt aber durchaus noch innerhalb der Variation einer Art. Zur Veranschaulichung werden anschließend die Maße des Humerus verschiedener Arten von Hühnervögeln aufgeführt. Links steht jeweils der kleinste und rechts der größte Wert, der Mittelwert steht dazwischen, n ist die Anzahl der vermessenen Individuen.

Art	Länge des Humerus in mm	n
1. <i>Alectoris graeca</i>	47.8 - 51.4 - 57.6	14
2. <i>Alectoris rufa</i>	47.6 - 48.4 - 50.1	8
" "	48.0 - 50.6 - 52.8	12
3. <i>Perdix perdix</i>	47.0 - 48.4 - 49.8	23
" "	47.3 - 49.1 - 50.8	25
4. <i>Lagopus mutus</i>	54.3 - 56.8 - 59.8	17
" "	52.9 - 56.5 - 59.2	11
5. <i>Colinus virginianus</i>	32.0 37.7	84
6. <i>Palaeortyx phasianoides</i> (von Wintershof - West)	50.0 59.9	12

Die Angaben 1 - 4 stammen aus Kraft (1972), die Maße von *Colinus virginianus* aus Holman (1961) und die von *Palaeortyx phasianoides* aus Ballmann (1966).

Es fällt zunächst auf, daß die Variation beim Rebhuhn gering ist, im Vergleich zu den übrigen Arten. Aber selbst hier liegt sie noch über 5%, wenn man

die Differenz zwischen dem größten und dem kleinsten Wert auf den Mittelwert bezieht.

Obwohl man die Variation von *Palaeortyx phasianoides* nicht unmittelbar auf die Art. *P. grivensis* übertragen darf, besonders da wir nicht wissen, wie weit Geschlechtsdimorphismus vorliegt, so zeigt es sich doch, daß einige Millimeter Größenunterschied an Humeri von 3 cm und mehr Länge, nicht der Anlaß sein sollten, von unterschiedlichen Arten zu sprechen.

So weit die vorliegenden Reste von *Palaeortyx grivensis* einen Schluß erlauben, war die Art in allen Fundorten von Gargano, in denen sie vorkommt, von etwa gleicher Größe.

ORDNUNG STRIGIFORMES

Die Eulen lassen sich auch von den auf den ersten Blick osteologisch recht ähnlichen Tagraubvögeln gut trennen. Über ihre Stellung im System und ihre verwandtschaftlichen Beziehungen zu anderen natürlichen Gruppen vermag das Skelett nicht viel auszusagen. Die Systematiker stellen die Eulen meist in die Nähe der Caprimulgiformes, wofür es zwar anatomische, aber keine osteologischen oder gar paläontologischen Hinweise gibt. Auch die Muskulatur der Hinterextremität ist nach Hudson (1937) bei beiden Ordnungen recht unterschiedlich. Für eine Verwandtschaft mit den Falken, wie sie in letzterer Zeit wieder diskutiert worden ist (Starck & Barnikol, 1954, Starck, 1959, Sibley, 1965), liefert das Skelett keinen Anhaltspunkt.

Charakteristisch sind für die Strigiformes unter anderen folgende osteologische Merkmale: *Krallen*: weniger stark gekrümmt als bei Tagraubvögeln; *apophysis extensoris* lang; Kralle III trägt an der Innenseite eine Kante. *Phalangen*: die drei basalen Phalangen der 4. Zehe sind sehr kurz. *Tmt*: trochleae halbkreisförmig angeordnet; trochleae 2 und 3 reichen gleich weit nach distal; trochlea 2 trägt einen plantaren Fortsatz; trochlea 4 weit nach plantar gezogen, (die 4. Zehe kann als Wendezehe fungieren); Schaft nach plantar durchgebogen; Plantarseite und proximaler Teil der Dorsalseite rinnenförmig konkav; Sehnennrinne für den m. adductor digiti 2 läuft auf der Plantarseite deutlich bis zur incisura intertrochlearis interna; fossa anterior stark ausgeprägt, die tuberositas tibialis liegt in ihr; Hypotarsus besteht nur aus der crista interna. *Tt*: sulcus extensoris mit Knochenbrücke fehlt; Distalteil der Fibula mit dem Tt verwachsen; apophysis interna ligamenti obliqui deutlich, am margo anterior gelegen; mediale Bandgrube der area intercondylica in den condylus internus eingetieft; crista cnemialis externa stumpf; tuberositas poplitea deutlich, als unregelmäßige Rauhhigkeit am margo posterior gelegen; fossa plantaris vorhanden, und zwar auf der Medialseite des Knochens; incisura tibialis tief. *Fem*: zum condylus internus laufender Ast der linea aspera bildet mediocaudal eine scharfe Kante; apophysis muscoli gastrocnemii externi ist als Grube ausgebildet; Trochanter dorso-plantar schmal, ist weit nach distal gezogen; caput femoris deutlich vom Schaft abgesetzt, mit tiefer fossa ligamenti teretis; linea anterior sehr deutlich ausgebildet, spaltet sich distal in zwei zu den condyli laufende Äste auf. *Cor*: Acrocoracoid verdickt; facies glenoidalis lang und schmal; processus procoracoideus spangenförmig, nicht mit dem Acrocoracoid verwachsen; foramen supracoracoideum vorhanden; facies scapularis kaum eingetieft. *Hum*: apex tuberculi interni kräftig, zwischen Ansatzstelle des m. coracobrachialis posterior und der des m. subcoraco-scapularis walzenförmig gestreckt; kräftige Ansatz-

narbe für den m. scapuli-humeralis posterior; runde fossa pneumo-anconea, kaum in die Oberfläche des Knochens eingetieft; facies bicapitalis schmal und erhaben; impressio coracobrachialis anterioris deutlich ausgebildet; impressio brachialis groß, distal flach; kleiner processus supracondylicus liegt auf der Höhe des condylus radialis; condylus ulnaris walzenförmig gestreckt. *Uln*: proximal des condylus externus keine Grube, condylus hervortretend und stark schräggestellt; condylus metacarpalis scharf hervorspringend.

Von Bock & McEvey (1969) ist eine auf die Strigiformes beschränkte osteologische Besonderheit des Radius wiederbeschrieben worden: auf seiner Caudal-seite trägt er eine Knochenspanne, die mit dem Ursprung des m. extensor indicis longus in Beziehung steht.

Die Ordnung der Strigiformes ist verhältnismäßig gut fossil belegt, Brodkorb (1971, S. 214 ff.) zählt 41 ausgestorbene Arten auf, von denen 5 auf die nur aus dem Eozän Nordamerikas bekannte Familie der Protostrigidae, 25 auf die Strigidae, 10 auf die Tytonidae und eine auf die „Phodilidae“ entfallen. Letztere Art ist der von Milne-Edwards (1871) unter dem Namen *Bubo arvernensis* beschriebene Rest aus dem Aquitan von Langy, den Brodkorb (1970) unter dem Namen *Paratyto* zu den „Phodilidae“ rechnet. Es wäre aufgrund der in den letzten Jahren erarbeiteten Zusammenhänge zwischen der oligozänen und miozänen Vogelwelt Europas und der beiden großen paläotropischen Faunenregionen der Jetztzeit (Ballmann 1969a, b) denkbar, daß enge Verwandte des Genus *Phodilus* früher auch in Europa vorkamen.

Die Strigiformes sind in den verschiedensten Biotopen zu finden: im Wald ebenso wie in offener Landschaft und obwohl die meisten baumliebend sind, kommen Eulen in der Tundra vor, in trockenen Grassteppen, Sümpfen und Kakteenwüsten (*Micrathene whitneyi*). Manche Arten sind bezüglich des Biotops besonders tolerant. So trifft man den Uhu (*Bubo bubo*) in der Taiga ebenso wie in der nordafrikanischen Wüste an. Bodenbewohnende Formen findet man sowohl unter den echten Eulen (*Speotyto*), wie unter den Schleiereulen (*Tyto capensis*).

Ihre Nahrung besteht größtenteils aus kleinen Säugern, wie Nagern und Insektenfressern, daneben werden aber auch Vögel erbeutet und kleinere Eulen ernähren sich zu einem großen Anteil von Insekten.

Bei den Nachtraubvögeln sind die Weibchen in der Regel größer als die Männchen. Zur Veranschaulichung der Größenordnungen seien anschließend noch die Maße je einer großen, einer mittleren und einer kleinen Eule aus Gladkow et al. (1964) angeführt.

Art	Flügelänge in mm	Gewicht in kg
<i>Bubo bubo</i>	404 - 520	2.5 - 3.5
<i>Asio flammeus</i>	281 - 335	0.3 - 0.4
<i>Glaucidium passerinum</i>	92 - 102	0.05 - 0.06

Familie Tytonidae

Die Schleiereulen stellen eine an äußeren und osteologischen Merkmalen von den übrigen Eulen unterscheidbare Gruppe dar, die hauptsächlich aus einem Genus besteht (*Tyto Billberg*), wobei meist auch die Gattung *Phodilus* hierher gestellt wird. Die hier angegebenen osteologischen Merkmale beziehen sich auf *Tyto*.

Phalangen: Phal I 1 trägt in der apophysis flexoris eine deutliche Rinne für die Sehne des m. flexor hallucis longus; Phal II 1 wesentlich länger als Phal

III 1, wodurch die zweite Zehe verhältnismäßig lang ist. *Tmt*: der plantare Fortsatz der trochlea 2 trägt keine tiefe Bandgrube, die Grube ist schwach ausgebildet und liegt im Vergleich zu anderen Eulen weiter distal an der Basis des Fortsatzes; trochlea 3 reicht auf der Dorsalseite weit nach proximal; schlanker Schaft mit langer konvexer Dorsalseite; tiefe fossa flexoris hallucis brevis tritt weit auf die Medialseite und nimmt fast das gesamte planum cutaneum internum ein; fossa anterior medial und lateral tief, Knochenspanne über den sulcus extensoris digitorum longi fehlt; crista interna hypotarsi setzt deutlich distal der cavitas glenoidalis interna an; proximale Gelenkflächen etwa gleich breit; apophysis peronei brevi nur nach plantar gerichtet; die Rinne für den m. extensor digitorum longus ist nur wenig in die Proximalseite des Knochens eingekerbt. *Ti*: Grube auf der Plantarseite proximal der epicondyli nur schwach angedeutet; die Grube auf der Dorsalseite proximal der condyli ist ebenfalls relativ flach; incisura intercondylica tief und schmal; epicondyli, vor allem der epicondylus internus, springen stark nach plantar hervor. *Fem*: cranialer Rand des Trochanter verdickt. *Cor*: nicht pneumatisiert; collum acroracoidei gestreckt, processus procoracoideus nicht zum Acroracoid hingebogen, so daß das foramen triosseum weit ist. *Scap*: nicht pneumatisiert. *Hum*: impressio coracobrachialis anterior sehr tief.

Nach Bock & McEvey (1969, S. 57) fehlt bei *Tyto* das os prominens (eine Verknöcherung der Sehne des m. tensor patagii longus, cranial des distalen Gelenkendes des Radius gelegen), während es bei echten Eulen stets vorhanden ist.

Die heutige Verbreitung der Schleiereulen zeigt, daß es sich um wärmeliebende Formen handelt. Die nördlichste Art (*Tyto alba*) erreicht nach Voous (1966, S. 155, Karte 220) in Nordamerika nach Norden hin die Jahresisotherme von 8°C und in Europa die von 6°C. Sie fehlt damit in Skandinavien außer in Dänemark und dringt nach Osten nur bis Weißrußland, Litauen, Lettland und bis in die westliche Ukraine vor (Gladkow et al., 1964, S. 269). Weit verbreitet sind die Schleiereulen dagegen in den warmen Zonen: in ganz Afrika ausschließlich der Sahara, aber auch auf Madagaskar, in Mittelamerika, ganz Südamerika außer Patagonien, sowie in Arabien, Indien, Hinterindien, Indonesien und Australien. Hier sind sie am reichsten vertreten: von den rund 10 Arten der Gattung leben 5 in der australischen Faunenregion. Die bodenlebenden Graseulen *Tyto capensis* (A. Smith) und *Tyto longimembris* (Jerdon) sind auf die äthiopische bzw. die orientalische und die australische Faunenregion beschränkt. Die Fossilgeschichte der Tytonidae war lange durch eine nomenklatorische Verwirrung belastet, da in der älteren Literatur die Schleiereule als *Strix flammea* bezeichnet wird und fast alle fossilen Schleiereulen dadurch bei Lambrecht (1933) in der Familie der Strigidae geführt wurden. Seit der Richtigstellung (Ballmann, 1969b, S. 38; Brodkorb 1971, S. 229 ff) dieses Irrtums weiß man, daß sich die Schleiereulen bis ins Aquitan zurückverfolgen lassen. Die älteste Form ist *Prosybris antiqua* (Milne-Edwards) aus dem Aquitan von St. Gerand-le-Puy. Insgesamt kennt man 10 fossile Arten von Schleiereulen (Brodkorb, 1971), die sich auf drei Gattungen verteilen: neben *Tyto* und *Prosybris* gibt es noch die Gattung *Lechusa* L. Miller aus dem mittleren Pliozän Nordamerikas.

Die Nahrung von *Tyto alba* besteht aus kleinen Nagern, wie Mäusen, aus Spitzmäusen und Kleinvögeln.

Tyto sanctialbani (Lydekker, 1893)

Taf. 4, Fig. 1 - 6, Taf. 5, Fig. 13, 15

- 1893 *Strix sancti-albani* Lydekker, S. 518, Taf. 41, Abb. 1 - 4.
 1930 *Strix sancti albani* Lydekker — Ennouchi, S. 66.
 1969 *Tyto sanctialbani* (Lydekker) — Ballmann, S. 191.
 1971 *Tyto sancti-albani* (Lydekker) — Brodkorb, S. 230.

Diese Art war bisher nur aus dem „Torton“ von La Grive-Saint-Alban bekannt, wo sie relativ häufig vorkommt. Ihre Zugehörigkeit zu den Schleiereulen war bereits von Lydekker (1893) mit Sicherheit erkannt worden und nur durch ein Mißverständnis von Lambrecht ist sie (1933, S. 462) unter die echten Eulen geraten. Auf ihre wahren Verwandtschaftsbeziehungen ist inzwischen hingewiesen worden (Ballmann, 1969a, S. 191). Die Stellung zu den Tytonidae wird von Brodkorb (1971, S. 230) bestätigt.

Material – 32 Stücke.

Skelettelement		Fundort	Aufbewahrungsnummer
Kralle	III	Chiro 20 D	RGM 177 562
„		Gervasio 2	RGM 177 771
„		Rinascita 1	RGM 177 748
„	(juv.)	„	RGM 177 740
„		Chiro 15	RGM 177 532
„		Biancone	RGM 177 632
„		San Giovannino	RGM 177 556
Phal	d	„	RGM 177 921
„	d	Rinascita 1	RGM 177 730
„	d	„	RGM 177 734
„	d	Biancone	RGM 177 630
„	d	Cantatore 3A	RGM 177 617
„	I 1	San Giovannino	RGM 177 674
„	I 1	„	RGM 177 673
„	I 1	Biancone	RGM 177 633
„	I 1	Rinascita 1	RGM 177 742
„	I 1	San Giovannino	RGM 177 669
„	II 1	„	RGM 177 671
„	II 1	„	RGM 177 754
„	II 1 (juv.)	Rinascita 1	RGM 177 738
„	II 1	„	RGM 177 938
„	III 2	Chiro 15	RGM 177 531
„	III 2	San Giovannino	RGM 177 670
„	III 2	„	RGM 177 679
„	IV 3	Rinascita 1	RGM 177 743
Tmt	dex p	San Giovannino	RGM 177 659
„	dex d	Rinascita 1	RGM 177 735
„	„	Fina D	RGM 177 637
„	sin	San Giovannino	RGM 177 657
Tt	sin p (juv.)	Chiro 2 S	RGM 177 546
„	sin d	San Giovannino	RGM 177 658
Uln	dex d	Chiro 3	RGM 177 557

Maße – Zum Vergleich mit den Maßen (in mm) von *Tyto sanctialbani* sind die entsprechenden der rezenten mitteleuropäischen *Tyto alba guttata* mit angegeben.

Skelettelement		T. sanctialbani	T. alba guttata
Phal I 1 (RGM 177 669)	Länge	16	12
	Breite proximal	5.5	4
Phal II 1 (RGM 177 938)	Länge	17	12
Phal III 2 (RGM 177 670)	Länge	17	12
	Breite proximal	5	4
Tmt (RGM 177 657)	Länge	77	62
	Breite proximal	12	10
Tt (RGM 177 658)	Breite distal	12	9
Uln (RGM 177 557)	Breite distal	10	6

Die Krallen haben eine Länge bis zu etwa 20 mm (*T. alba guttata* 15 mm).

Kurzbeschreibung des Tmt (Abb. 7, E - I)

1. Bandgrube an der Medialseite der trochlea 2 liegt an der Basis des plantaren Fortsatzes.
2. Trochlea 3 auf der Dorsalseite weit nach proximal gezogen.
3. Fossa m. flexoris hallucis brevis stark ausgeprägt; sie tritt weit auf die Medialseite des Knochens und nimmt fast das gesamte planum cutaneum internum ein.
4. Knochenspange über den sulcus extensoris digitorum longi fehlt.
5. Proximale Gelenkflächen etwa gleich breit.
6. Apophysis peronei brevis nur nach plantar gerichtet.
7. Rinne für den m. extensor digitorum longus nur wenig in den proximalen Gelenkkopf eingekerbt.
8. Plantarer Fortsatz der trochlea 2 lang.
9. Schaft besonders schlank und deutlich gekrümmt.
10. Laterale Gelenkfläche springt stark über den Schaft hervor.

Merkmale 1 - 7 sind tytonid, der Tmt der Schleiereulen erscheint gegenüber dem der anderen Eulen schlanker, symmetrischer und weniger stark von der Funktion des Greifens geprägt. Merkmal 1 ist bereits so charakteristisch, daß es zur Unterscheidung zwischen Schleiereulen und echten Eulen genügt. Aber auch das von Lydekker (1893, S. 518) erwähnte Fehlen der Knochenspange am proximalen Tmt (Nr. 4) oder die große Grube für den kurzen Daumenbeuger (Nr. 3) sind sichere Kennzeichen, die allein schon genügen, um den Tmt der Tytonidae zu erkennen.

Von den übrigen Skelettelementen bieten weder die Ulna noch die Phalangen besondere Merkmale, die auf spezifischem Niveau zur Unterscheidung dienlich sein könnten.

Die mit 1 - 4 bezeichneten Merkmale des Tt (Abb. 7, A - D) geben ebenfalls nur tytonide Kennzeichen wieder, die anhand des Tt von *Tyto robusta* auf S. 35 erläutert werden sollen. Die tiefen Bandgruben, der sehr deutliche sulcus peronei brevis und der im Vergleich zum schlanken Schaft sehr kräftige Gelenkkopf des Tt lassen die Frage des Bodenlebens aufkommen, die noch näher erörtert werden wird.

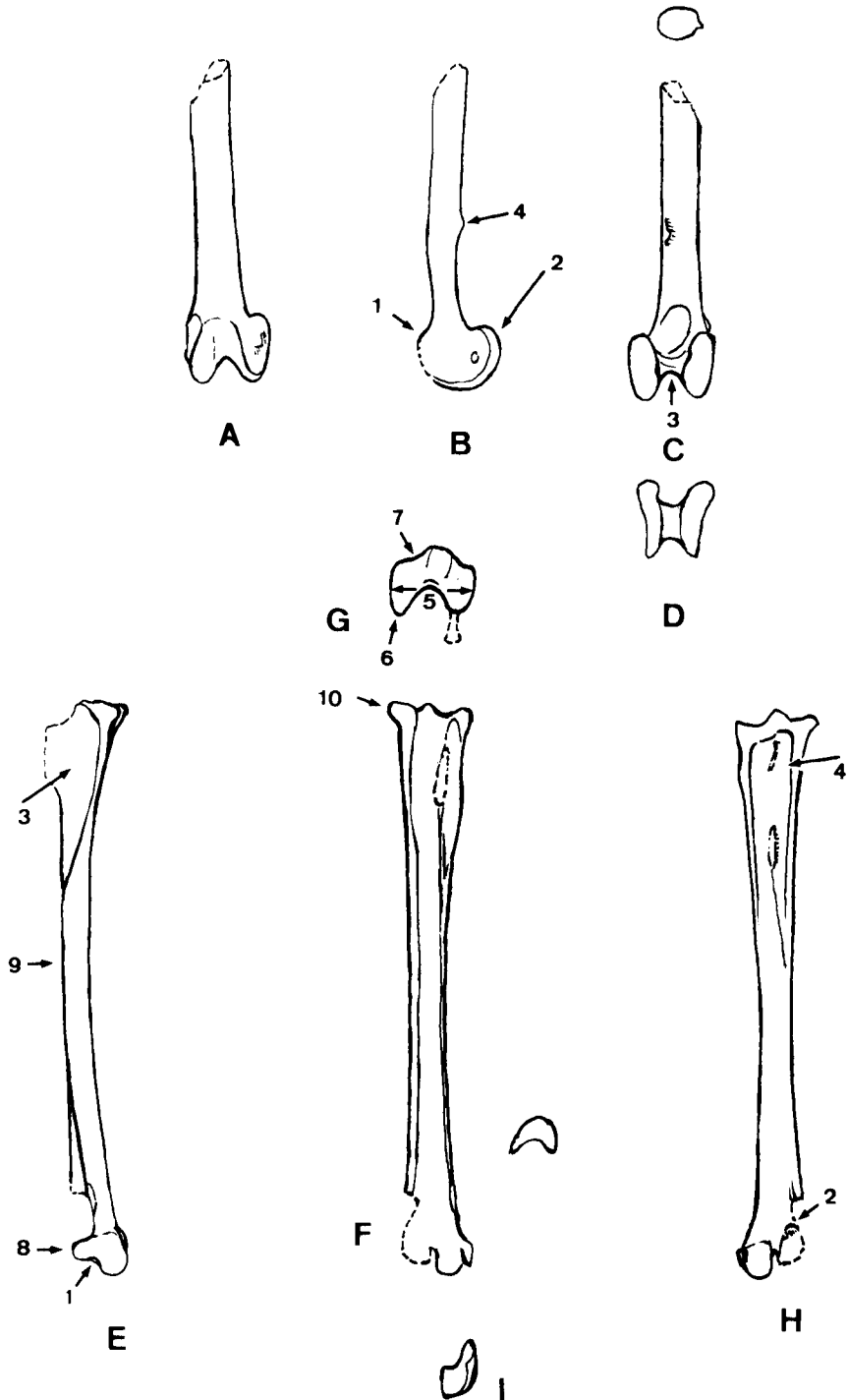


Abb. 7. *Tyto sanctialbani*. Linker Tibiotarsus: A. plantar, B. medial, C. dorsal, D. distal. Linker Tarsometatarsus: E. medial, F. plantar, G. proximal, H. dorsal, I. distal.

Tyto robusta nov. sp.

Taf. 5, Fig. 1 - 12, 14.

Holotypus — Rechter Femur (Nr. 177 523), dem die distale Hälfte fehlt.*Typlokalität* — Spaltenfüllung von Chiro 12 (Gargano).*Namengebung* — Von *robustus* (lat.) = kräftig.*Diagnose* — Große Schleiereule, größer als alle rezenten Vertreter dieser Familie; von der Größe von *Nyctea scandiaca*.*Material* — 51 Stücke.

Skelettelement	Fundort	Aufbewahrungsnummer
Kralle	San Giovannino	RGM 177 923
„ der 3. Zehe	„	RGM 177 656
„	„	RGM 177 667
„	Chiro 9	RGM 177 540
„	Chiro 2 N	RGM 177 553
„	Chiro 5 B	RGM 177 575
„	„ 2 N	RGM 177 554
Phal d	„ 6	RGM 177 565
„ d	„ „	RGM 177 567
„ d	San Giovannino	RGM 177 661
„ d	„	RGM 177 752
„ d	Chiro 7 C	RGM 177 698
„ d	Chiro 10 C	RGM 177 647
„ d	Chiro 9	RGM 177 542
„ III 2	„ „	RGM 177 534
„ I 1	„ „	RGM 177 544
„ I 1	„ „	RGM 177 543
„ I 1	Chiro 7 A	RGM 177 589
„ I 1 (juv.)	Chiro 20 A	RGM 177 573
„ II 1	Gervasio 1	RGM 177 929
„ III 1	Chiro 20 C	RGM 177 935
„ III 1	Chiro 20 B	RGM 177 934
„ IV 2 + 3	Chiro 6	RGM 177 939
„ III 1 (juv.)	San Giovannino	RGM 177 683
Tmt dex d	Chiro 12	RGM 177 526
„ sin d	Chiro 20 E	RGM 177 528
„ fr	Chiro 6	RGM 177 566
„ dex p	Fina H	RGM 177 928
„ dex p	Chiro 9	RGM 177 533
„ sin p	Chiro 6	RGM 177 569
„ sin d	Chiro 7 A	RGM 177 590
„ fr	Chiro 20 E	RGM 177 529
„ „ (juv.)	Chiro 7 A	RGM 177 539
Tt sin p	Chiro 9	RGM 177 535
„ sin d (juv.)	„	RGM 177 536
„ „	Chiro 6	RGM 177 570
„ „	Chiro 20 D	RGM 177 560
„ fr	Chiro 9	RGM 177 537
„ „	„	RGM 177 538
Fem dex p	Chiro 12	RGM 177 523
„ sin d	Fina D	RGM 177 638
Scap sin cr	Chiro 2 S	RGM 177 545
Hum sin p	Chiro 2 N	RGM 177 550

Skelettelement	Fundort	Aufbewahrungsnummer
„ dex d	Chiro 14 A	RGM 177 653
„ sin d	San Giovannino	RGM 177 594
Uln dex d	Chiro 6	RGM 177 563
„ sin d	„	RGM 177 564
„ fr	Chiro 9	RGM 177 541
„ „	Chiro 3	RGM 177 559
Cmc sin p	Fina D	RGM 177 639
Ulnare	„	RGM 177 641

Maße – Zum Vergleich mit den Maßen (in mm) von *Tyto robusta* sind die entsprechenden der rezenten mitteleuropäischen *Tyto alba guttata* mit angeführt.

Holotypus		<i>T. robusta</i>	<i>T. alba guttata</i>
Fem (RGM 177 523)	Breite proximal Trochanterspitze foramen nutritium	16 37	9 23
Zugeordnetes Material			
Fem (RGM 177 638)	Breite distal	15	9
Phal I 1 (RGM 177 589)	Länge Breite proximal	19 8	12 4
Phal III 1 (RGM 177 935)	Länge Breite proximal	10 11	6 7.5
Phal III 2 (RGM 177 534)	Länge Breite proximal	22 7	12 4
Tmt (RGM 177 569)	Breite proximal	15	9.5
Tt (RGM 177 535)	Breite proximal	17	9.5
(RGM 177 560)	Breite distal	15	9
Hum (RGM 177 550)	Breite proximal	26	14
(RGM 177 653)	Breite distal	24	13
Uln (RGM 177 563)			
(RGM 177 564)	Breite distal	11	6

Krallen haben eine Länge bis etwa 30 mm (*T. alba guttata* 15 mm)

Kurzbeschreibung des Holotypus (Abb. 8, A - C)

1. Trochanter cranio-caudal schmal, reicht weit nach distal.
2. Fossa ligamenti teretis tief.
3. Ansatzfläche des m. obturator externus tief und bis unter das caput femoris gezogen.
4. Cranialer Rand des Trochanter distal stark verdickt.
5. Linea anterior stark ausgeprägt.
6. Muskelansatznarben des Trochanter tief, besonders die langgestreckten, para-

xialen des m. ilioprochancericus posterior (a) und des m. ischiofemoralis (b); ebenfalls stark eingetieft ist die Ansatzstelle des m. obturator internus (c), weniger ausgeprägt, aber immer noch deutlich die des m. ilioprochancericus anterior (d).

7. Collum femoris deutlich ausgeprägt.
8. Caudale Begrenzung der Gelenkfläche liegt in etwa horizontal.
9. Linea anterior verläuft relativ weit medial.
10. Caudalseite ist zwischen der Ansatznarbe des m. obturator internus und der Ansatzfläche des m. obturator externus zu einem Höcker angeschwollen.

Merkmale 1 - 5 sind allgemein strigiform oder tytonid, sie genügen um eine Zuordnung zur Familie der Tytonidae durchzuführen. Merkmal 8 ist bei *Tyto alba* ebenfalls angedeutet, aber im vorliegenden Falle stärker ausgebildet. Es findet sich auch bei *Tyto gigantea*, wie das ausgeprägte collum femoris (Nr. 7), das bei letzterer Art noch mehr gestreckt ist. Die Kennzeichen 9 und 10 sind rein spezifisch, entziehen sich jedoch der Deutung.

Die übrigen Skelettelemente weisen sehr deutlich die schon erwähnten Charakteristika der Schleiereulen auf: basale Phalangen, Tmt (Abb. 8, D, E) und Tt (Abb. 8, F - I) würden einzeln genügen, um *Tyto robusta* als Vertreter der Tytonidae auszuweisen, tragen jedoch kaum spezifische Kennzeichen bei. Es möge genügen, anhand des distalen Tt noch einmal auf die Charakteristika hinzuweisen (Abb. 8, F - I; vgl. auch Abb. 7, A - D).

1. Epicondylus internus springt stark nach plantar hervor.
2. Condylus internus springt stark nach dorsal hervor.
3. Incisura intercondylica schmal und tief.
4. Apophysis interna ligamenti obliqui weit vom distalen Gelenkkopf.

Der proximale Tt bietet die gleichen Merkmale wie der von *Tyto gigantea* (Abb. 10 F - H). Sie sollen deshalb erst bei dieser Art behandelt werden.

Der Humerus bietet fast nur strigiforme Merkmale. Am proximalen Gelenkkopf sind die tiefe impressio coracobrachialis anterioris und die stark überhöhte facies bicipitalis ausgebildet. Tytonid ist die distale Begrenzung der facies bicipitalis: sie verschmälert sich und läuft an das distale Ende der crista interna, wodurch sie stärker vom Schaft abgesetzt ist, als bei den echten Eulen. Die Merkmale des distalen Humerus (Abb. 8, J - L) sind strigiform:

1. Kleiner, aber deutlicher processus supracondylicus externus.
2. Große und mäßig tiefe impressio brachialis.
3. Walzenförmig gestreckter condylus ulnaris.

Systematische Einordnung und Vergleiche – An der Zugehörigkeit von *Tyto robusta* zu den Schleiereulen kann nach Betrachtung der erwähnten Merkmale kein Zweifel bestehen. Alle rezenten Vertreter dieser Familie sind kleiner als die vorliegende Art aus Gargano, die sich auch von der zuvor beschriebenen *Tyto sanctiambani* durch ihre größeren Ausmaße unterscheidet.

Ein Vergleich mit fossilen Schleiereulen aus dem Pleistozän der westindischen Inseln erfolgt gemeinsam mit *Tyto gigantea*.

Nimmt man an, daß die großen Schleiereulen auf Gargano durch Mehrfachbesiedlung entstanden (vgl. S. 48), so wäre *Tyto robusta* in zwei verschiedene Arten zu unterteilen. Die mittelgroße Form des Erstbesiedlers kann nicht mit der mittelgroßen Form des Zweitbesiedlers identisch sein. Da für diese Annahme keine morphologische Beweise vorliegen, wurde die Auftrennung in zwei Arten nicht durchgeführt. Wie weit bei derart eng verwandten Formen mit morphologischen Unterschieden überhaupt gerechnet werden kann, sei dahingestellt.

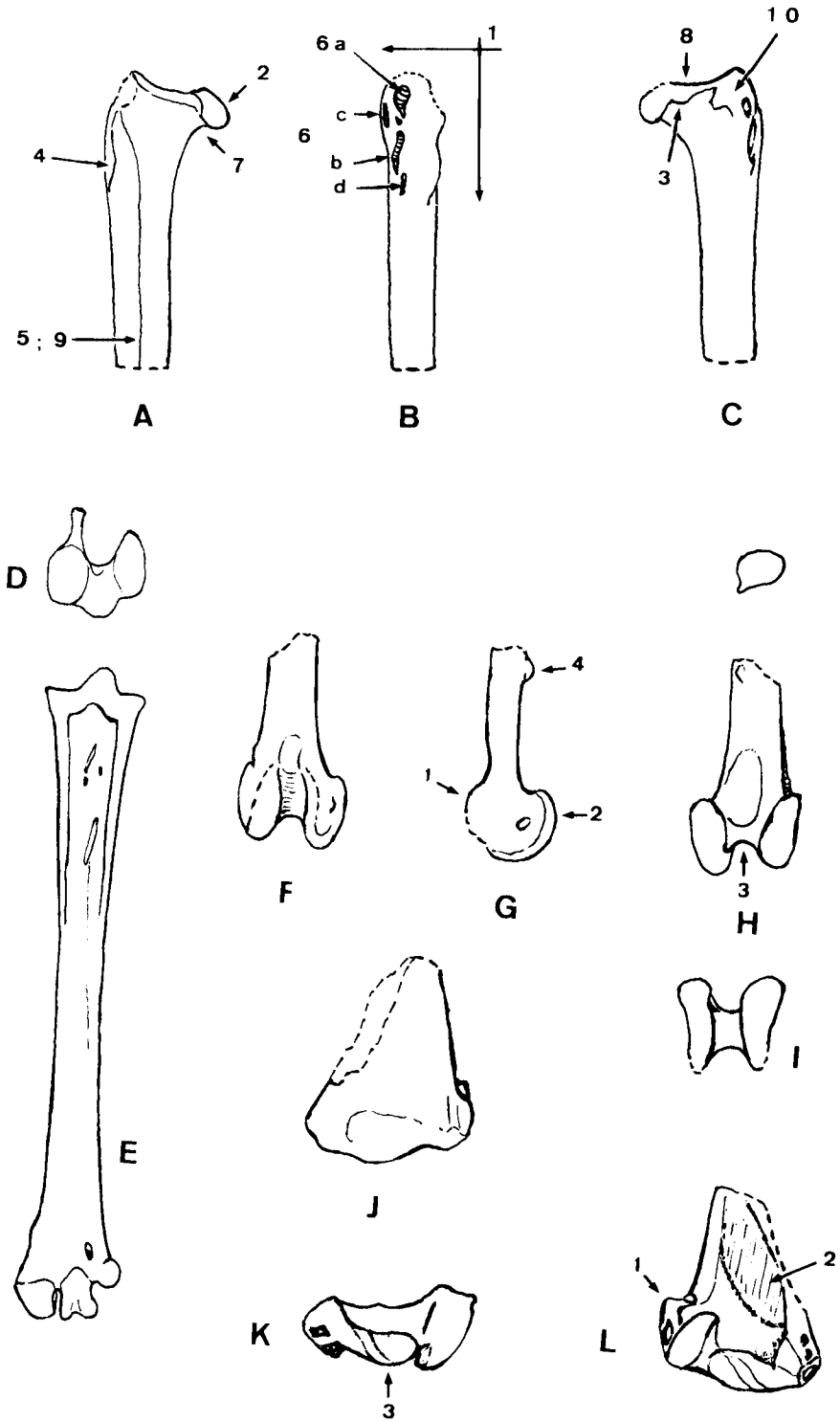


Abb. 8. *Tyto robusta*. Rechter Femur (Holotypus): A. cranial, B. lateral, C. caudal. Linker Tarsometatarsus: D. proximal, E. dorsal (rek.); Linker Tibiotarsus: F. plantar, G. medial, H. dorsal, I. distal. Rechter distaler Humerus: J. caudal, K. distal, L. cranial.

Tyto gigantea nov. sp.

Taf. 6, Fig. 1 - 7, Taf. 7, 1 - 17.

Holotypus — Rechter Tibiotarsus (Nr. 177 687), dem der proximale Gelenkkopf fehlt.*Typlokalität* — Spaltenfüllung von San Giovannino (Gargano)*Namengebung* — Von *giganteus* (lat.) = riesenhaft.

Diagnose – Sehr große Schleiereule, größer als der europäische Uhu (*Bubo bubo*);
Tt: apophysis interna ligamenti obliqui weit proximal gelegen, linea extensoris verläuft weit lateral; *Fem*: collum femoris gestreckt; *Cor*: schlank und gestreckt; Acrocoracoid an der linea intermuscularis spitz nach caudal gezogen.

Material – 40 Stücke.

Skelettelement	Fundort	Aufbewahrungsnummer
Kralle	San Giovannino	RGM 177 676
”	”	RGM 177 663
”	”	RGM 177 662
”	Chiro 4	RGM 177 763
”	Chiro 12	RGM 177 525
Phal d	San Giovannino	RGM 177 605
” d	”	RGM 177 664
” d	Gervasio 2	RGM 177 765
” d	Pirro 11 C	RGM 177 610
” I 1	Chiro 2 N	RGM 177 549
” I 1	Chiro 4	RGM 177 762
” II 1	”	RGM 177 761
” II 1	” 20 A	RGM 177 572
” II 1	” 14 A	RGM 177 656
” III 1	San Giovannino	RGM 177 675
” III 1	Fina H	RGM 177 926
” III 2	San Giovannino	RGM 177 665
” IV 1	”	RGM 177 677
” IV 2	”	RGM 177 678
” IV 3	Chiro 14 A	RGM 177 655
Tmt fr	Chiro 4	RGM 177 691
” ”	”	RGM 177 764
” ”	San Giovannino	RGM 177 680
” ”	Chiro 10 A	RGM 172 649
” ”	”	RGM 177 650
Tt dex d	San Giovannino	RGM 177 687
” dex Diaphyse	”	RGM 177 694
” ” ”	”	RGM 177 685
” sin d	”	RGM 177 552
” sin p	Chiro 4	RGM 177 760
Fem dex p	Chiro 11 B	RGM 177 613
Cor dex cr	Chiro 10 A	RGM 177 652
” ” ”	San Giovannino	RGM 177 925
” sin cr	Chiro 5 A	RGM 177 577
” sin ca	”	RGM 177 580
” fr	Chiro 10 A	RGM 177 651
Scap dex cr	San Giovannino	RGM 177 692
Hum dex d	”	RGM 177 695
Uln dex d	”	RGM 177 596
Brustw.	Chiro 5 A	RGM 177 585

Maße – Zum Vergleich mit den Maßen (in mm) von *Tyto gigantea* sind die entsprechenden der rezenten mitteleuropäischen *Tyto alba guttata* mit angeführt.

Holotypus		<i>T. gigantea</i>	<i>T. alba guttata</i>
Tt (RGM 177 687)	Länge	195 (rek.)	87
	Breite der Diaphyse	12	5
	Breite distal	20	9
	Tiefe des cond. int.	20	9
Zugeordnetes Material			
Tt (RGM 177 760)	Breite proximal	22	9.5
(RGM 177 552)	Breite distal	26	9
Phal I 1 (RGM 177 549)	Länge	25	12
	Breite proximal	9.5	4
Phal II 1 (RGM 177 761)	Länge	27	12
	Breite proximal	14	6
Phal III 1 (RGM 177 675)	Länge	13	6
	Breite proximal	14	7.5
Phal III 2 (RGM 177 665)	Länge	28	12
	Breite proximal	10	4
Tmt (RGM 177 691) (RGM 177 764)	Breite proximal	22 (rek.)	10
Fem (RGM 177 613)	Trochanterspitze foramen nutritium	42	23
Cor (RGM 177 652)	Länge	70	34
(RGM 177 925)	Länge	74	34
Uln (RGM 177 596)	Breite distal	16	6

Für den Tmt lassen sich anhand des vorhandenen Materials die proximale und die distale Breite recht genau berechnen, während die Länge nur angenähert werden kann. Sie dürfte jedoch etwa 130 mm betragen haben (Bei *Tyto alba guttata* L = 62 mm). Ebenfalls schwierig ist es, Maßangaben bei Krallen zu machen, da diese von sehr unterschiedlicher Größe sind. Eine mittelgroße Kralle von *T. gigantea* hat die Größe von etwa 35 mm.

Die Frage, ob die Größenzunahme der einzelnen Skelettelemente isometrisch erfolgt ist, läßt sich schwer beantworten, da die zum Vergleich herangezogene rezente Schleiereule ja nicht die Form ist, aus der sich *Tyto gigantea* entwickelt hat und die wahrscheinliche Ausgangsform *T. sanctialbani* nicht genügend bekannt ist. An den Knochen jedoch, an denen sich sowohl Längen- als auch Breitenmaße vergleichen lassen, zeichnet sich ab, daß sich die Breitenmaße gegenüber den Längenmaßen positiv allometrisch verhalten. Eine Ausnahme macht hier Phal III 1, die breiter als lang ist. Ob wir außerdem noch mit Verschiebungen der intra-

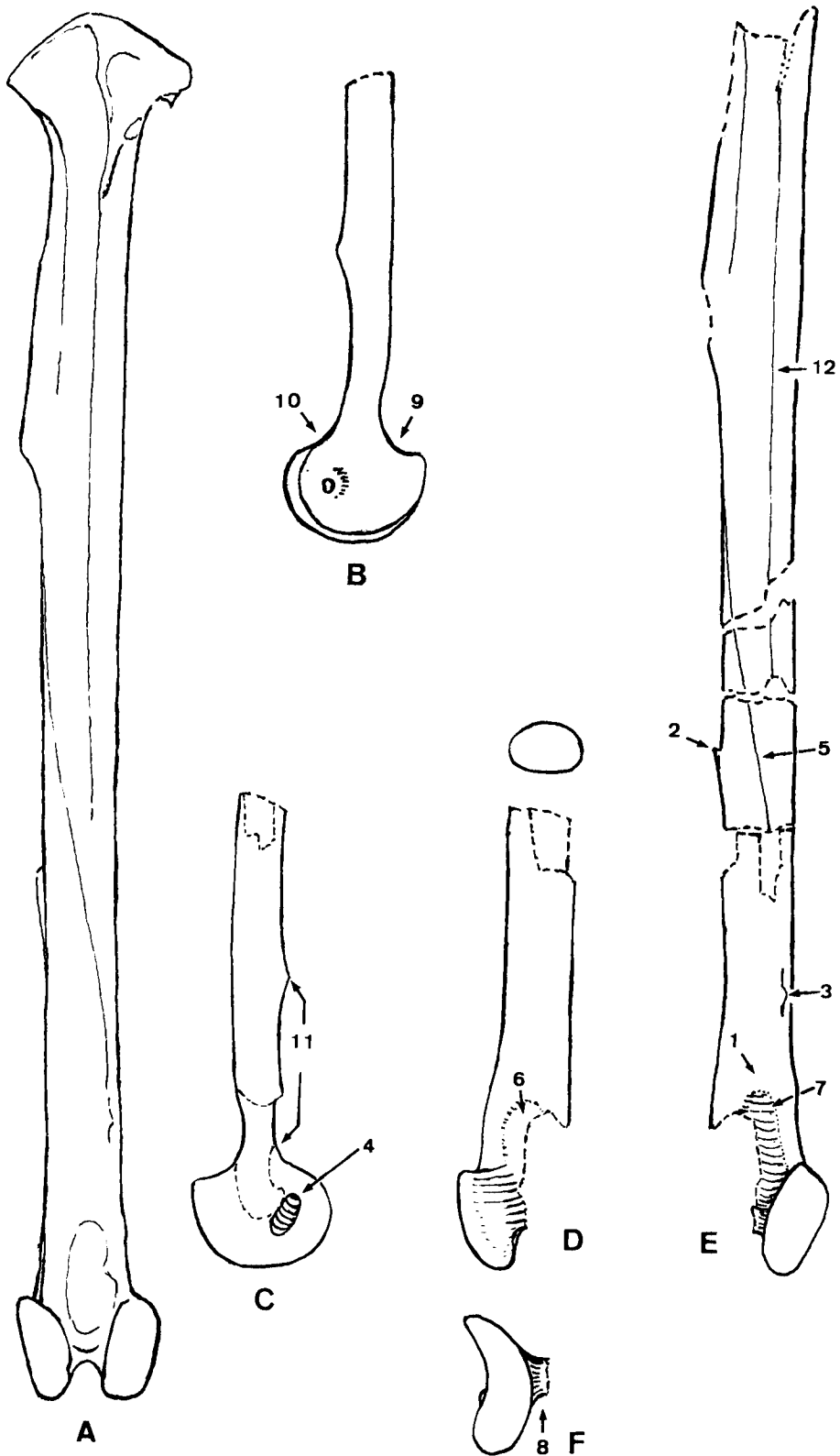


Abb. 9. *Tyto gigantea*. Rechter Tibiotarsus (Holotypus): A. dorsal (rek.), B. medial, C. lateral, D. plantar, E. dorsal, mit weiteren zum selben Knochen gehörigen Stücken, F. distal.

und intermembralen Proportionen rechnen müssen, läßt sich noch nicht absehen. Die Maße der fossilen Arten sind in der Regel nicht individuecht. Wenn z.B. ein Coracoid (RGM 177 652) im Vergleich zu den anderen Knochen etwas klein erscheint, so ist dies bei anderen Stücken (RGM 177 577, RGM 177 925) nicht der Fall.

Kurzbeschreibung des Holotypus (Abb. 9, A - F)

1. Sulcus extensoris fehlt, ebenso die Knochenbrücke.
2. Fibula mit dem Tibiotarsus distal verwachsen.
3. Apophysis interna ligamenti obliqui deutlich ausgebildet, am margo internus gelegen.
4. Mediale Bandgrube der area intercondylica tief.
5. Linea interna musculi peronei deutlich, besonders proximal.
6. Plantare Grube nur angedeutet.
7. Dorsale Grube tiefer als plantare, aber noch relativ flach.
8. Incisura intercondylica sehr tief und eng.
9. Epicondylus internus springt weit hervor.
10. Condylus internus springt nicht abrupt aus dem Schaft hervor.
11. Abstand zwischen apophysis interna ligamenti obliqui und proximalem Rand des condylus internus ist wesentlich größer als die distale Breite.
12. Linea extensoris weit auf die Dorsalseite gerückt.

Merkmale 1 - 5 sind für die Strigiformes charakteristisch, 6 - 9 für die Tytonidae. Durch seine außerordentliche Größe ist der Tt von *Tyto gigantea* bereits von allen rezenten Eulen zur Genüge unterschieden. Merkmal 12, auf das noch näher eingegangen wird, teilte *T. gigantea* wahrscheinlich mit *T. robusta*.

Kurzbeschreibung der zugeordneten Skelettelemente

Proximaler Tibiotarsus (Abb. 10, F - H)

1. Crista cnemialis externa spitz.
2. Fossa plantaris vorhanden, trägt einen kleinen Knochenzapfen (a).
3. Incisura tibialis tief.
4. Tuberositas interna groß.
5. Ansatznarbe des m. semitendinosus und des m. semimembranosus langgestreckt und weit nach distal gezogen.
6. Crista cnemialis interna nach lateral verschoben (Vgl. Merkmal 12 des distalen Tt.).
7. Facies gastrocnemia tief eingedrückt.

Merkmale 1 - 4 sind allgemein strigiform oder tytonid, 5 - 7 sind speziell, werden aber von *Tyto gigantea* mit *T. robusta* geteilt. Von *Tyto sanctialbani* ist der proximale Tt nicht gut erhalten. Alle drei Merkmale hängen mit dem Ursprung der Beuger- und Streckermuskulatur des Fußes zusammen, worauf noch eingegangen wird.

Phalangen (Abb. 11, A - H)

1. Zehe IV hat drei sehr kurze basale Phalangen.
2. Krallen wenig gekrümmt.
3. Apophysis extensoris der Kralle lang.
4. Apophysis flexoris der Kralle klein.
5. Phalanx II 1 deutlich länger als Phalanx III 1.
6. Phalanx I 1 trägt plantar eine Rinne für die Sehne des m. flexor hallucis longus.

Merkmale 1 - 3 sind allgemein strigiform, wobei Nr. 1 mit der Funktion

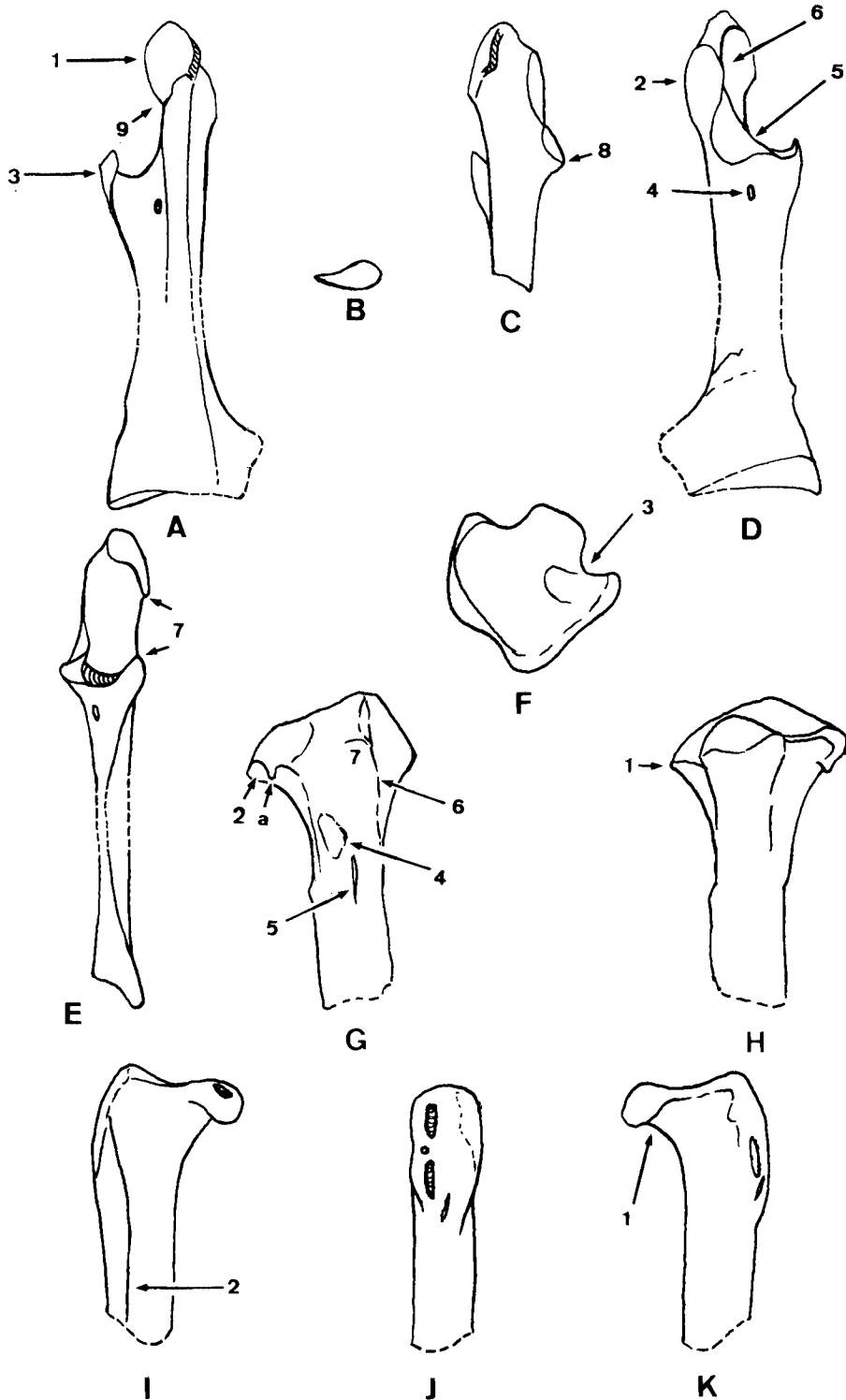


Abb. 10. *Tyto gigantea*. Linkes Coracoid: A. ventral, B. Querschnitt, C. lateral, D. dorsal, E. medial. Linker proximaler Tibiotarsus: F. proximal, G. dorso-medial, H. plantar. Rechter Femur: I. cranial, J. lateral, K. caudal.

der 4. Zehe als Wendezehe zusammenhängt. Die übrigen Merkmale sind tytonid, wobei die kleine apophysis flexoris der Krallen auch bei anderen Eulen vorkommt, wenngleich nicht bei allen.

Femur (Abb. 10, I - K)

1. Collum femoris deutlich ausgeprägt, etwas gestreckt.
2. Linea anterior verläuft nur mäßig weit medial.

Dies sind die beiden einzigen Merkmale in denen sich *Tyto gigantea* von *Tyto robusta* deutlich unterscheidet, wobei noch fraglich ist, ob dem zweiten eine mehr als individuelle Bedeutung zugemessen werden darf.

Coracoid (Abb. 10, A - D)

1. Acrocoracoid verdickt.
2. Facies glenoidalis lang und schmal.
3. Spangenförmiger processus procoracoideus nicht mit dem Acrocoracoid verwachsen.
4. Foramen supracoracoideum vorhanden.
5. Facies scapularis kaum eingetieft.
6. Foramen pneumaticum fehlt.
7. Collum acrocoracoidei lang, foramen triosseum weit.
8. Mittelteil der facies scapularis springt stark hervor.
9. Acrocoracoid spitz nach caudal gezogen.

Die Merkmale 1 - 5 sind strigiform, 6 - 8 sind tytonid und nur das letzte ist speziell, wobei zu bemerken ist, daß das Coracoid von *Tyto robusta* nicht vorliegt.

Die *Scapula* (Abb. 12, A - C) ist für eine Eule ungewöhnlich kräftig und massiv. Sie weist als tytonides Merkmal (Nr. 1) das Fehlen eines foramen pneumaticum auf, das bei den echten Eulen stets vorhanden ist.

Systematische Einordnung und Vergleiche – Aus der vorangegangenen Wertung der Merkmale geht hervor, daß *Tyto gigantea* zu den Eulen und zwar zu den Schleiereulen zu rechnen ist. Von allen rezenten Vertretern der Tytonidae ist sie durch ihre enorme Größe hinreichend unterschieden.

Von den Bahamas und von Haiti sind jedoch ebenfalls riesenhafte fossile Schleiereulen bekannt. Sie stammen aus Höhlen und wurden von Wetmore (1922, 1937) beschrieben. Die größte Art ist *Tyto pollens* von den Bahamas (Wetmore 1937), *Tyto ostologa* von Haiti ist etwas kleiner. Daneben ist von Puerto Rico eine – allerdings wesentlich kleinere – Art bekannt geworden: *Tyto cavatica* (Wetmore, 1920).

Was das Alter dieser Funde anbetrifft, so glaubte man zunächst sie stammten aus historischer Zeit. Im Laufe seiner Studien kam Wetmore zu der Überzeugung, daß sie etwa 2000 Jahre alt sind und möglicherweise älter. Im Katalog von Brodkorb (1971) wird ihr Alter als Oberes Pleistozän angegeben.

Da sich das Material in den Vereinigten Staaten befindet, kann ein Vergleich mit den Schleiereulen von Gargano vorläufig nur anhand von Abbildungen und Maßangaben erfolgen. Danach ist *Tyto gigantea* kräftiger als selbst die großen westindischen Arten *T. pollens* und *T. ostologa*, die ihrerseits größer als *T. robusta* sind. *Tyto sanctialbani* ist wiederum größer als *T. cavatica*. Ein derartiger Größenvergleich kann die Verhältnisse natürlich nur angenähert wiedergeben, da die Arten eine ganz beträchtliche Variation aufweisen, die teilweise auf einen Geschlechtsdimorphismus zurückzuführen sein könnte, wie er auch bei einigen rezenten Arten

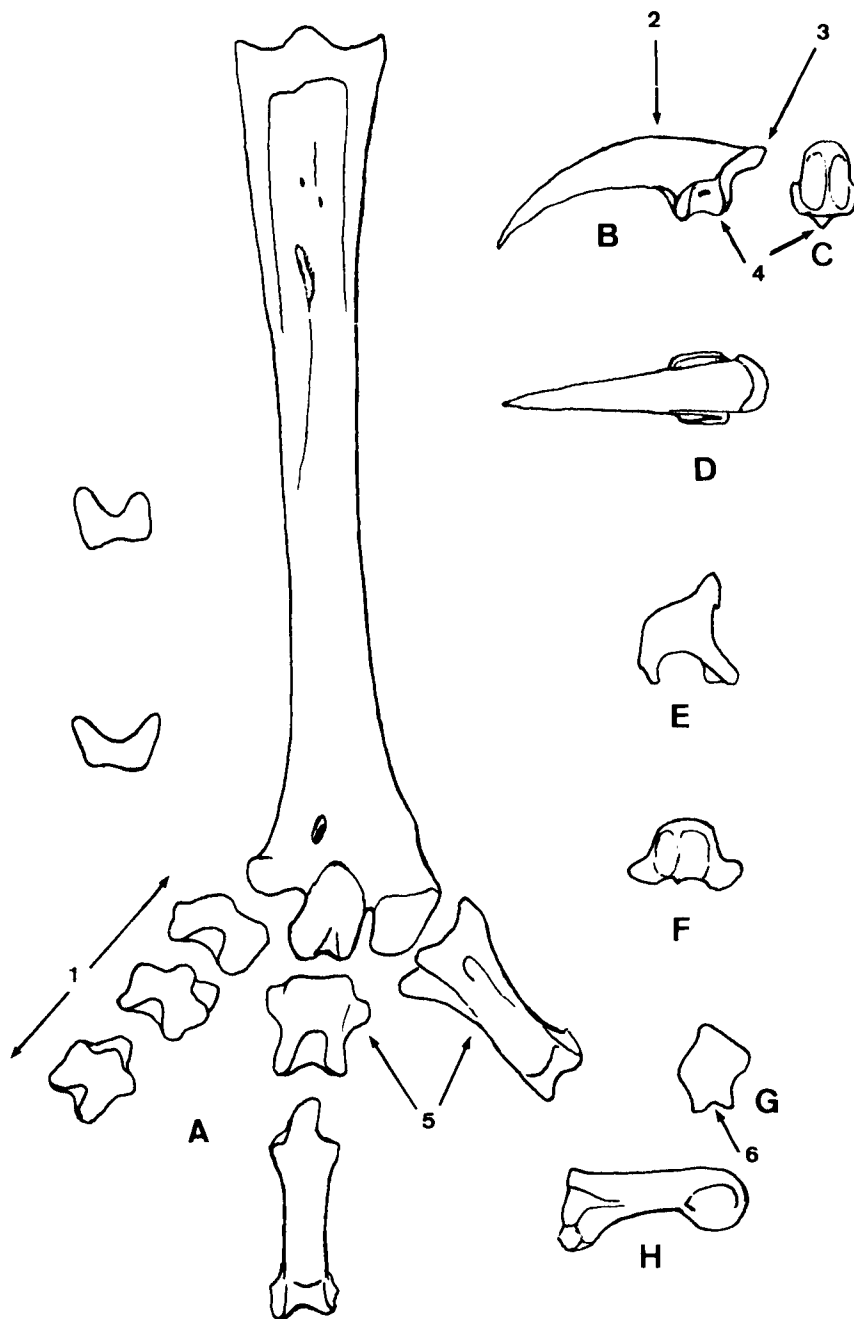


Abb. 11. *Tyto gigantea*. Rechter Tarsometatarsus (rek.) mit Phalangen: A. dorsal. Krallen: B. seitlich, C. proximal, D. dorsal. Basale Phalangen: E. Phal II 1 proximal, F. Phal III 1 proximal, G und H, Phal I 1 proximal und seitlich.

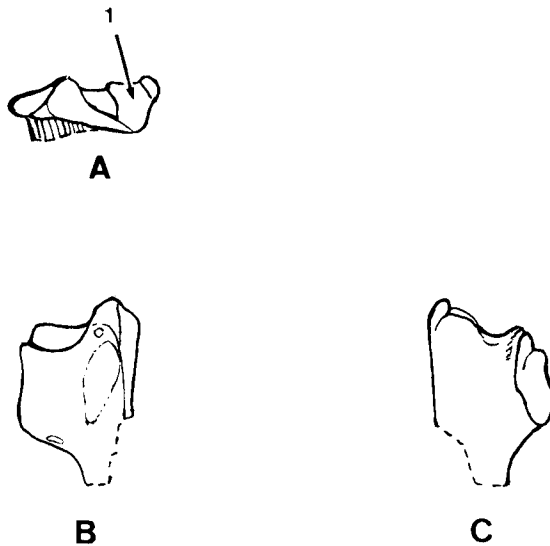


Abb. 12. *Tyto gigantea*,
Rechte Scapula: A cranial,
B. ventral, C. dorsal.

der Gattung *Tyto* bekannt ist (Mees, 1964 S. 6)

Von *Tyto pollens* ist bei Wetmore (1937) ein ganzer Femur abgebildet, so daß auch ein gewisser morphologischer Vergleich erfolgen kann. Es zeigt sich, daß die weit medial verlaufende linea anterior auch bei *Tyto pollens* vorhanden ist, was teilweise sicher darauf zurückzuführen ist, daß die Breitenmaße bei Größenzunahme relativ stärker anwachsen als die Längenmaße und die linea anterior diagonal über die Vorderseite des Femur läuft. Das gestreckte collum femoris jedoch ist, nach den Abbildungen zu schließen, bei *Tyto pollens* nicht so stark ausgebildet, wie bei den Formen von Gargano. In der Beschreibung erwähnt Wetmore allerdings, daß das collum femoris leicht gestreckt ist (S. 437).

Brodkorb (1959) beschreibt zusätzliches Material von der Insel New Providence (Bahamas), das er zu *Tyto pollens* stellt. Die Abbildung (Taf. 1, Fig. 6) und die Maße des Tmt zeigen, daß die Größe von *T. gigantea* nicht erreicht wird. Der Tt (Taf. 1, Fig. 5) ist mit einer distalen Breite von 16,7 mm (Tab. 2, S. 357) sogar beträchtlich kleiner, als der Holotypus der riesigen Schleiereule von Gargano. Das Alter des zugeordneten Materials nimmt Brodkorb als Unteres Wisconsin an.

Trotz der beschränkten Vergleichbarkeit erlauben die westindischen fossilen Schleiereulen einige Rückschlüsse auf die Verhältnisse von Gargano. Auf den Bahamas kam neben der großen Form *Tyto pollens* auch die kleinere rezente *Tyto alba* vor (Brodkorb, 1959). Auf Gargano ist in ähnlicher Weise neben der großen *Tyto gigantea* die kontinentale Form *Tyto sanctialbani* vertreten. Schwierig zu erklären ist das gleichzeitige Vorkommen von drei Arten auf Gargano, wie es aber für Fundstellen wie San Giovannino tatsächlich der Fall ist. Man könnte hier in Analogie zu den westindischen Inseln annehmen, daß neben Gargano noch weitere Inseln vorhanden waren, auf denen sich, ähnlich wie *Tyto cavatica* auf Puerto Rico und *Tyto ostologa* auf Haiti, eigenständige Arten entwickelten, die dann durch Wanderung sympatrisch wurden.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Schleiereulen von Gargano und denen der westindischen Inseln lassen sich im Augenblick noch nicht klären. Die Altersstellung der letzteren ist wohl noch nicht ganz sicher. Wetmore (1937, S. 427) hält das Alter der Höhlenablagerungen aus denen sie stammen, für recht ungesichert. Die Knochen von den Bahamas sind nach seinen Angaben

völlig fossilisiert und enthalten keine organische Substanz mehr, was an ein höheres Alter denken lassen könnte. Das gleichzeitige Vorkommen mit einer Reihe von rezenten Arten spricht allerdings wieder gegen eine solche Annahme.

Im Augenblick weist neben morphologischen Unterschieden und großem räumlichen Abstand, ein kaum überbrückbarer Altersunterschied darauf hin, daß es sich nicht um unmittelbar verwandte Formen handelt, sondern beidemal um endemische Inselformen, die allerdings eine bemerkenswerte Parallele darstellen.

Tytonidae indet.

Material – 11 Stücke

Skelettelement	Fundort	Aufbewahrungsnummer
Kralle	Chiro 10 C	RGM 177 648
	Chiro 5 A	RGM 177 584
Phal II 1	Chiro 15	RGM 177 530
Phal d	„	RGM 177 776
„	Chiro 20 C	RGM 177 936
„	„	RGM 177 937
„	Chiro 20 D	RGM 177 561
„	San Giovannino	RGM 177 668
„	Fina H	RGM 177 927
„	Pirro 10 A	RGM 177 726
„	Pirro 11 C	RGM 177 611

Neben dem Material, das einer der drei Arten von Schleiereulen zugeordnet werden kann, sind auch Stücke vorhanden, die eine Zuordnung nicht erlauben. Es handelt sich um Krallen und Phalangen, die an Größe zwischen *Tyto sanctialbani* und *Tyto robusta* liegen. Ob sie der einen oder der anderen Art oder einer Übergangsform angehören, kann vorläufig nicht entschieden werden.

Größenvergleich der Schleiereulen von Gargano

Wie aus den bereits erfolgten Vergleichen hervorgeht, war selbst die kleinste der drei Schleiereulen von Gargano (*Tyto sanctialbani*) noch deutlich größer als die rezente europäische *Tyto alba guttata*.

Um die Verhältnisse besser veranschaulichen zu können, soll die Größe der drei fossilen Arten und der rezenten europäischen anhand einiger ganzer Knochen dargestellt werden.

Zieht man außer den Phalangen noch die anderen Skelettelemente heran, so ergibt sich, daß hier die Verhältnisse ähnlich liegen. Setzt man das jeweilige Maß des verglichenen Skelettes von *Tyto alba guttata* gleich 1, so erhält man für *T. sanctialbani* Werte zwischen 1.2 und 1.4, für *T. robusta* zwischen 1.5 und 1.8 und für *T. gigantea* zwischen 1.8 und 2.4, bei den Längenmaßen. Der Faktor der Breitenmaße liegt in der Regel noch etwas höher. Die als Maßstab gewählte *T. alba guttata* ist unter den rezenten Schleiereulen eine verhältnismäßig kleine Form.

Art	Flügelänge in mm	Tarsuslänge in mm
<i>Tyto alba guttata</i>	274 - 297	
<i>Tyto albo affinis</i>	260 - 295	53 - 67
<i>Tyto capensis</i>	283 - 345	77 - 83
<i>Tyto longimembris</i>	303 - 342	ca. 80
<i>Tyto novaehollandiae novaehollandiae</i>	302 - 358	
<i>Tyto novaehollandiae castanops</i>	319 - 387	

Die Maßangaben der australischen Formen stammen aus Mees (1964), die der afrikanischen aus Bannerman (1953) und die von *T. alba guttata* aus Gladkow et al. (1964).

Um von den Größenvorstellungen, die das Fossilmaterial vermittelt, den Anschluß an die der Rezentornithologie zu erreichen, müßte man erst den Korrelationsfaktor zwischen Flügelänge und Länge der einzelnen Sklettelemente ermitteln.

Die Annahme, daß bei Größenzunahme die Flügelänge gleichermaßen anwächst, wie die Längenmaße der Langknochen, erlaubt jedoch eine erste grobe Schätzung. Danach erhielt man folgende Flügelängen:

Art	Flügelänge in mm
<i>Tyto sanctialbani</i>	330 - 350
<i>Tyto robusta</i>	410 - 440
<i>Tyto gigantea</i>	550 - 590

Diese Werte sollen nur eine Vorstellung vermitteln: sie wurden durch Multiplikation der Flügelänge von *Tyto alba guttata* mit einem Faktor erhalten, der

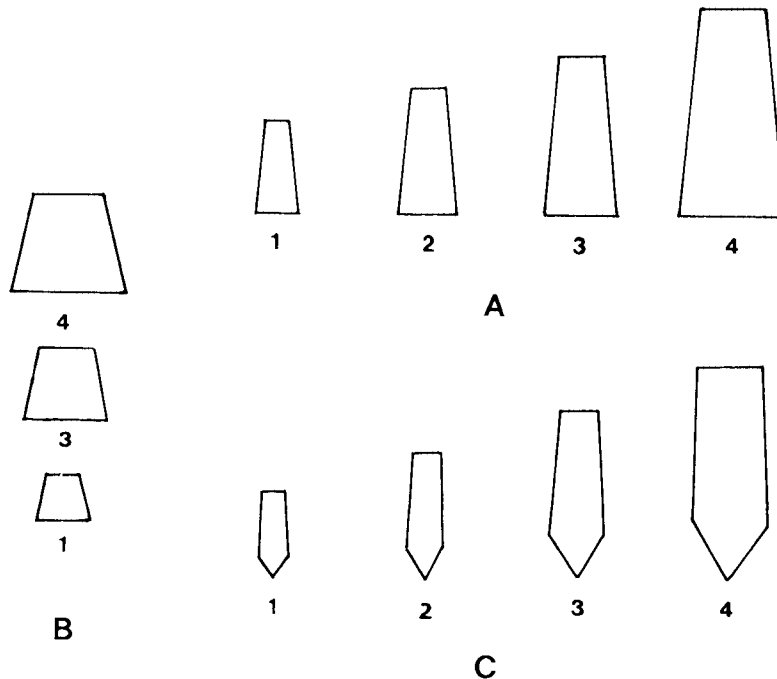


Abb. 13. Einige Phalangen von *Tyto alba guttata* (1), *T. sanctialbani* (2), *T. robusta* (3) und *T. gigantea* (4): A. Phal II 1, B. Phal III 1, C. Phal III 2.

für *T. sanctialbani* 1.3, für *T. robusta* 1.5 und für *T. gigantea* 2.0 beträgt. Diese Zahlen werden den vorliegenden Schleiereulenresten, von denen sich viele nicht vermessen lassen, einigermaßen gerecht.

Diese Art von Berechnungen ist sicher nicht über jeden Zweifel erhaben, aber sie zeigt doch Folgendes:

Tyto sanctialbani hatte etwa die Größe der rezenten Graseulen: *T. capensis* und *T. longimembris*. Ob sie wie diese bodenbewohnend war, läßt sich anhand des vorliegenden Materials nicht entscheiden.

Tyto robusta war größer als *T. novaehollandiae castanops*, die wohl die größte lebende Schleiereule ist.

Tyto gigantea war mit der rezenten Art *Ketupa zeylonensis* an Größe vergleichbar und übertraf den mitteleuropäischen Uhu sicherlich.

Funktionelle Deutung der morphologischen Befunde

Betrachtet man diejenigen morphologischen Kennzeichen der großen Schleiereulen von Gargano, die als speziell innerhalb der Familie der Tytonidae zu gelten haben, so ergibt sich, daß sie hauptsächlich mit dem Hüftgelenk und den Ursprungsgebieten der Fußmuskulatur am proximalen Tibiotarsus in Beziehung stehen. Weder das Coracoid von *T. gigantea*, noch die Knochen der Vorderextremität von *T. robusta* zeigen dagegen eine größere Anzahl spezieller Merkmale. Es liegt nahe, die Besonderheiten der Hinterextremität funktionell deuten zu wollen.

Hierbei treten eine Reihe von Schwierigkeiten auf, wie die nicht genügend bekannte Funktion der Muskeln, worauf schon in der Einleitung hingewiesen wurde. Hinzu kommt, daß bei den fossilen Formen die Maße nicht individuenrecht sind, was Vergleiche zusätzlich erschwert. Arbeiten auf dem Gebiet der funktionellen Anatomie der Vögel sind ebenfalls selten und behandeln dann nicht gerade die Strigiformes. Es liegt jedoch die ausgezeichnete Untersuchung von Miller (1937) über die Anatomie der hawaiischen Gans (*Nesochen sandvicensis*) vor, einer Art die mehr läuft und weniger fliegt als verwandte Arten. Die Ergebnisse, die an einem zu Landleben übergehenden Schwimmvogel erarbeitet wurden, dürfen natürlich nicht ohne weiteres auf den Fall einer Eule übertragen werden, aber gewisse allgemeinere Folgerungen bleiben von größtem Interesse. So die Tatsache, daß es sich ebenfalls um eine Inselform handelt, der Landraubtiere als natürliche Feinde fehlten und daß der Übergang zum Bodenleben nicht gleich mit umwälzenden anatomischen Veränderungen einhergeht, die Flugmuskulatur also zunächst nicht verkümmert. Tarsometatarsus, Tibiotarsus und mittlere Zehe sind bei *Nesochen sandvicensis* stärker gestreckt als bei verwandten Arten, der tibiale Kopf des m. gastocnemius kräftiger entwickelt.

Dieser Muskelkopf, den Miller (1937, S. 61) für den wirksamsten beim Rennen hält, ist auch bei *Tyto gigantea* stark entwickelt: nicht nur die facies gastrocnemia, die seine Ursprungsfläche darstellt ist stark eingetieft, sondern auch das Dissepiment, das ihn vom tiefen Zehenstrecker trennt und das am Schaft die linea extensoris bildet, ist zu seinen Gunsten verschoben (Abb. 9, Nr. 12). Ferner muß der m. plantaris stark entwickelt gewesen sein (Abb. 10, G, Nr. 2) und die Ansatznarbe des m. semitendinosus und des m. semimembranosus ist sehr lang und tief (Abb. 10, G, Nr. 5). Die kräftige mediale Bandgrube am Tt ist gewiß ein strigiformes Merkmal, das aber bei *Tyto gigantea* (Abb. 9, Nr. 4) und den beiden anderen Arten auffallend stark entwickelt ist.

Bei *Nesochen sandvicensis* ist eine weitere Besonderheit vorhanden: ein stärker unter den Körper gezogener Femur, der in einer Paramedianebene schwingt, erleichtert schnelles Laufen. Fraglich ist, ob die Streckung des collum femoris bei *T. gigantea* und die übrige Konfiguration des proximalen Femurs auch damit zusammenhängt oder eine Anpassung an das größere Gewicht ist.

Die erwähnten Merkmale werden von *T. gigantea*, soweit aus den Resten ersichtlich, mit *T. robusta* weitgehend geteilt. Wie weit dies auch für *T. sanctialbani* gilt, muß vorläufig dahingestellt bleiben. Die Beschaffenheit des distalen Tt (tiefe Bandgruben, ausgeprägter sulcus peronei brevis) spricht für eine Ähnlichkeit, auch in dieser Beziehung.

Wahrscheinlich waren alle drei Schleiereulen von Gargano hauptsächlich bodenbewohnend, was jedoch nicht ausschließt, daß sie gute Flieger gewesen sein können. Hierzu kann wenig gesagt werden, da von Skelettelementen der Vorderextremität keine Längenmaße vorliegen. Die Breitenmaße des Humerus und der Ulna liegen hoch.

Überlegungen zur Entstehung von Tyto robusta und T. gigantea

Das gleichzeitige Vorkommen von bis zu drei Arten von Schleiereulen unterschiedlicher Größe auf engem Raum erscheint bemerkenswert. An prinzipiell verschiedenen Erklärungsmöglichkeiten für diese Tatsache bieten sich an:

1. Sympatrische Artbildung.
2. Mehrfache Besiedlung einer isolierten Areals.

Zu 1. Man müßte hierbei annehmen, daß sich von *Tyto sanctialbani* *Tyto robusta* abgespalten hat und von dieser wiederum *T. gigantea*. Die kleine Art würde mehr oder weniger unverändert durchlaufen, ebenso die mittelgroße Art nach Abspaltung von *Tyto gigantea*: die Anwesenheit beider wäre von ihrem ersten Auftreten ab ununterbrochen.

Da die geringe Größe von Gargano eine geographische Barriere zwischen zwei Populationen von Vögeln so gut wie ausschließt, müßten andere Faktoren – ökologische oder genetische – für die Artbildung verantwortlich sein.

Zu 2. Hierbei wird eine mehrfache Besiedlung der Insel durch die Festlandsart *Tyto sanctialbani* angenommen. Zur Zeit der Zweitbesiedlung war der Erstbesiedler bereits genetisch abgewandelt, was sich äußerlich durch die inzwischen erfolgte Größenzunahme ausdrückt, die *Tyto robusta* von *T. sanctialbani* trennt. Dies wiederholte sich noch einmal: zum Zeitpunkt der dritten Besiedlung hatte der Erstbesiedler bereits die Größe von *Tyto gigantea* erreicht, der Zweitbesiedler war zu einer mittelgroßen Art geworden. Es läge hier also eine laufende Größenzunahme vor, die Anwesenheit der kleinen Art wäre nicht durchlaufend, sondern unterbrochen, desgleichen die der mittleren „Art.“

Während man im Falle der kleinen Art annehmen könnte, es handle sich stets um die Festlandsform *Tyto sanctialbani*, ergäben sich bei der Benennung der mittelgroßen Form Schwierigkeiten: die mittlere Form des Erstbesiedlers wäre von der etwa gleich großen des Zweitbesiedlers spezifisch zu trennen, ohne daß sich am vorliegenden Material Anhaltspunkte dafür finden ließen.

Die Artbildungsmechanismen sind bei den Vögeln relativ gut bekannt, was auf den hohen Stand der Systematik dieser Klasse und auf die sehr genaue Kenntnis der Verbreitungen zurückzuführen ist. Betrachtet man die eben angeführten Möglichkeiten im Lichte der heutigen Kenntnis der Mikroevolution, so ergibt sich, daß

die erste wenig wahrscheinlich ist. Die geographische Isolation scheint die Hauptursache der Entstehung neuer Arten zu sein (Mayr, 1963, S. 480). Für sympatrische Artbildung ließen sich bisher keine eindeutigen Beweise erbringen.

Welche Aussage erlaubt nun das Fossilmaterial? Ein wesentliches Kriterium, das für eine mehrmalige Besiedlung sprechen würde, wären eine oder mehrere Unterbrechungen im Auftreten von *Tyto sanctialbani*. Die fossilen Vogelreste von Gargano gestatten infolge ihrer Unvollständigkeit zur Zeit keine Stellungnahme zugunsten der einen oder anderen Möglichkeit. Es wäre aber denkbar, daß die Bearbeitung der Kleinsäuger, die in wesentlich größeren Mengen überliefert sind und bei denen nach Freudenthal (1971) auch eine Größenzunahme festzustellen ist, eine Aussage ermöglichen. Das beobachtete Fehlen von *T. sanctialbani* in einigen Fundstellen könnte jedenfalls auch zufällig sein.

Es bedarf wohl heutzutage kaum mehr des Hinweises, daß die Ausbreitung von Landvögeln, durch Wasserstraßen eine Begrenzung erfahren kann. Auch kontinentale und leicht zugängliche Inseln, wie Großbritannien, weisen Unterarten auf, deren Entstehung auf Isolation zurückzuführen ist. Solche Inseln zeigen aber in der Regel keine Fälle von Mehrfachbesiedlung (Mayr, 1963). Bei Gargano scheint jedoch ein ziemlicher Grad an Isolation gegeben gewesen zu sein, wie das Fehlen versiedener Säugergruppen ersehen läßt. Im Übrigen ist die mehrfache Besiedlung isolierter Areale durch Vögel häufig. Aus der Literatur sind sogar Fälle bekannt, die als dreimalige Besiedlung gedeutet werden, wie die Brillenvögel (Zosteropidae) der Norfolkinseln (Mayr, 1963, S. 505).

Die Möglichkeit einer Zuwanderung der großwüchsigen Arten nach Gargano wurde oben nicht mit angeführt, da sie kaum Erklärungswert besitzt. Die Annahme, daß die Formen der Reihe nach eingewandert sind und auf der Insel keine wesentliche Änderung mehr erfahren haben, verlagert nur das Problem der Entstehung ins Dunkel. Wenn man aber die Existenz einer Reihe von Inseln annimmt, kommt der Möglichkeit einer Zuwanderung neue Bedeutung zu, wie schon beim Vergleich mit den Schleiereulen der westindischen Inseln erwähnt wurde.

Obwohl wir nichts über die Existenz anderer Inseln und nur sehr wenig über die Ornis des Festlands wissen, sei es erlaubt, hier noch kurz eine mögliche Entstehung zu skizzieren, die sowohl mehrfache Besiedlung als auch Zuwanderung von anderen Inseln berücksichtigt:

Zuerst erfolgt eine Erstbesiedlung durch *Tyto sanctialbani* vom Festland her, die sich in der Isolation zu einer mittelgroßen Art (*T. robusta*) entwickelt. Später findet eine Zweitbesiedlung vom Festland durch *T. sanctialbani* statt und daneben eine Zuwanderung von *Tyto gigantea* aus einem anderen isolierten Areal.

Die Wirklichkeit war sicher nicht weniger kompliziert; eine derart komplexe Situation erschwert stratigraphische Erwägungen.

Schwierig zu beantworten ist auch die Frage nach dem Zeitraum, der für die Entstehung von solchen Riesenformen notwendig ist. Bei entsprechend kleinen Populationen verläuft die Entwicklung sicher schneller und Inselpopulationen sind oft recht klein, wie das Beispiel der von Lack (1947) untersuchten Galapagosfinken zeigt. Hier liegen die Individuenzahlen zwischen 100 und 1000 pro Population. Mayr (1957) rechnet mit der Möglichkeit, daß die Artbildung auf Inseln allgemein viel schneller erfolgt, als auf dem Festland. Die Geschwindigkeit der Größenzunahme der Schleiereulen wurde sicher wesentlich durch das Wachstumstempo der Beutetiere bestimmt. Es gilt hier also zu erwägen, in welcher Zeit die morphologischen Änderungen, die an den Nagetieren beobachtet werden, stattgefunden haben können.

Familie Strigidae

Die Familie der echten Eulen umfaßt die große Mehrheit der Strigiformes. Sie ist kosmopolitisch verbreitet. Die echten Eulen lassen sich von den Schleiereulen anhand osteologischer Merkmale gut unterscheiden. Eine Gliederung auf einem niedrigeren Niveau, als dem der Familie, ist hingegen nicht einfach. Entsprechend problematisch ist die Zugehörigkeit der meisten fossilen Formen zu rezenten Gattungen.

Einige ihrer osteologischen Kennzeichen sind: *Phalangen*: Phal II 1 nur wenig länger als Phal III 1. *Tmt*: plantarer Fortsatz der trochlea 2 trägt eine tiefe Bandgrube; Dorsalseite des Schaftes bis in die distale Hälfte konkav ausgehöhlt; planum cutaneum internum läuft bis an den proximalen Gelenkkopf und ist von der fossa flexoris hallucis brevis nur wenig eingeeengt; über dem sulcus extensoris digitorum longi ist eine Knochenspanne ausgebildet; crista interna hypotarsi setzt unmittelbar distal der cavitas glenoidalis interna an; cavitas glenoidalis externa schmaler als cavitas glenoidalis interna; apophysis peronei brevi nach plantar und lateral gerichtet; Rinne für den m. extensor digitorum longus deutlich in die Proximalseite des Knochens eingekerbt. *Tt*: Grube auf der Plantarseite des Schaftes proximal der epicondyli tief; Grube auf der Dorsalseite proximal der condyli besonders stark eingetieft; epicondyli springen wenig oder nicht nach plantar hervor. *Cor* und *Scap*: beide pneumatisiert; das foramen triosseum ist durch den auf das Acrocoracoid hingebogenen processus procoracoideus verengt.

Mit nur 15 Stücken sind die Strigidae wesentlich schlechter belegt als die Tytonidae und dennoch liegen die Verhältnisse ähnlich kompliziert.

Strigidarum gen. indet. sp. A

Diese Art liegt an Größe zwischen der Waldohreule (*Asio otus*) und dem Steinkauz (*Athene noctua*).

Material – 8 Stücke.

Skelettelement	Fundort	Aufbewahrungsnummer
Kralle	Biancone	RGM 177 631
„	„	RGM 177 634
Phal d	„	RGM 177 627
„	„	RGM 177 622
Tmt dex d	Rinascita 1	RGM 177 751
Fem sin p	Biancone	RGM 177 626
Uln dex d	„	RGM 177 620
Ulnare	„	RGM 177 635

Die Zugehörigkeit zu den Strigidae ist aufgrund der Merkmale des distalen Tmt gesichert, eine genauere Einstufung anhand des vorhandenen Materials nicht durchführbar.

Strigidarum gen. indet. sp. B.

Taf. 4, Fig. 7 - 8.

Bei dieser zweiten Art der Familie der Strigidae handelt es sich um eine Form von der Größe der Waldohreule (*Asio otus*).

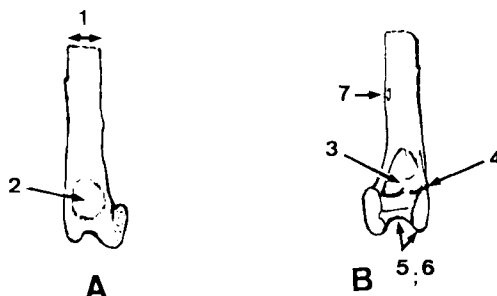


Abb. 14. Strigidarum gen. indet. sp. B.
Linker Tibiotarsus: A plantar, B. dorsal.

Material – 4 Stücke.

Skelettelement	Fundort	Aufbewahrungsnummer
Kralle	Rinascita 1	RGM 177 739
Tmt dex d	Chiro 20 D	RGM 177 571
Tt sin d	Chiro 7 C	RGM 177 595
Scap dex cr	Rinascita 1	RGM 177 741

Maße – Die distale Breite des Tt (RGM 177 595) ist 6.5 mm.

Kurzbeschreibung des Tibiotarsus (Abb. 14, A, B)

1. Schaft und distaler Gelenkkopf schlank.
2. Grube auf der Plantarseite deutlich eingetieft.
3. Grube proximal des distalen Gelenkkopfes tief und geteilt.
4. Plantare Begrenzung des sulcus peronei reicht auf die laterale Fläche des condylus externus.
5. Area intercondylica breiter als condylus externus.
6. Bandgruben auf gleicher Höhe.
7. Apophysis interna ligamenti obliqui weit proximal gelegen.

Merkmale 1 - 3 erlauben eine Zuordnung zu den Strigidae, die übrigen sind spezieller. Eine generische Bestimmung soll anhand des vorliegenden Materials nicht versucht werden.

Strigidarum gen. indet. sp. C.

Taf. 4, Fig. 9 - 12.

Diese Eule ist wesentlich kräftiger als *Asio otus*.

Material – 3 Stücke.

Skelettelement	Fundort	Aufbewahrungsnummer
Phal	Pirro 11 A	RGM 177 701
Tmt sin d	Chiro 5 A	RGM 177 579
Tmt fr	San Giovannino	RGM 177 672

Kurzbeschreibung des Tarsometatarsus (Abb. 15, A - E)

1. Rinne für die Sehne des m. adductor digiti 2 zieht deutlich auf der Plantarseite zur incisura intertrochlearis interna.
2. Trochlea 2 trägt einen plantaren Fortsatz.
3. Plana cutanea in der Mitte des Knochens etwa gleich breit.

4. Foramen inferius auf der Dorsalseite in die Länge gezogen, da die Rinne für den m. extensor brevis digiti 4 erst weiter distal zum Kanal geschlossen ist.
5. Tiefe Bandgrube auf dem plantaren Fortsatz der trochlea 2.
6. In der Mitte des Knochens sowohl Plantar- als auch Dorsalseite konkav.
7. Proximaler Teil der incisura intertrochlearis externa kehlt medial die trochlea 3 ein, die dadurch asymmetrisch erscheint,
8. Rollfurche der trochlea 3 plantar tief, beide Rollkämme hervorspringend.
9. Lateraler Rollkamm der trochlea 3 geht auf der Plantarseite proximal glatt in die etwas aufgeworfene Umrandung der incisura intertrochlearis externa über.
10. Trochlea 2 in Medialansicht schmal.

Merkmale 1 - 3 sind allgemein strigiform, 4 - 6 sind strigid, während die letzten drei spezieller Natur sind. Die zugeordnete Scapula ist pneumatisiert, was ein weiteres strigides Merkmal darstellt.

Vergleiche – Das vergleichsweise spärliche Material erlaubt keine rechte generische Bestimmung und erschwert auch den Vergleich der drei Formen untereinander

Obwohl die Formen keineswegs ausgefallen erscheinen, kommt doch keine der rezenten europäischen Gattungen für die größeren Arten infrage. Es handelt sich vielleicht in Analogie zu den Schleiereulen und Tagraubvögeln um endemische Formen. Leider ist aus La Grive keine echte Eule bekannt, so daß auch in dieser Richtung kein Vergleich möglich ist. Zwar ist anzunehmen, daß sich die kleinste Art eng an eine Festlandsart anlehnt, doch läßt sich vorläufig kein Beweis erbringen. Ebenfalls offenbleiben muß die Frage, ob es sich bei den drei echten Eulen um engverwandte Formen handelt, von denen die größeren sich aus der kleineren herleiten lassen. Weitere Funde werden hier Klarheit bringen.

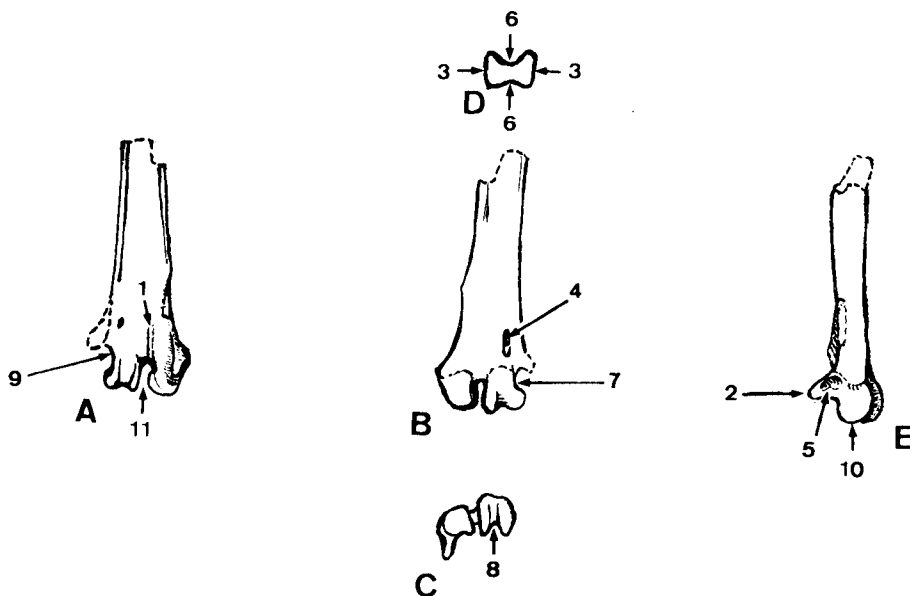


Abb. 15. Strigidarum gen. indet. sp. C. Linker Tarsometatarsus: A. plantar, B. dorsal, C. distal, D. Querschnitt, E. medial.

ORDNUNG PASSERIFORMES

Die große Ordnung der Sperlingsvögel bildet eine stark geschlossene natürliche Gruppe, deren Systematik manches Problem bietet. Schwieriger noch als die Abgrenzung der einzelnen Gruppen ist die Aufhellung ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen. Einen guten Überblick über die neueren taxonomischen Arbeiten bringt Sibley (1970), zusammen mit seinen Ergebnissen der vergleichenden Untersuchung der Eiweißproteine.

Anhand osteologischer Kriterien ist es möglich zwischen Nicht-Oscines und Oscines zu unterscheiden u.zw. zumindest folgende Skelettelemente: den distalen Humerus, die proximale Ulna; den distalen Tmt in vielen Fällen und den Cmc in manchen, ebenso wie den proximalen Humerus.

Oscines

Innerhalb der echten Singvögel können immerhin einige Gruppen unterschieden werden, die sich durch ihre besonderen Merkmale auszeichnen: Corvidae, Alaudidae, Hirundinidae, Motacillidae und einige andere. Es ist deshalb möglich, vor allem bei pleistozänen Funden, wenn sowohl Humerus als auch Tmt vorliegen, zu sicheren Ergebnissen zu gelangen. Dies ist natürlich nicht in jedem Fall die Bestimmung der Art. Tertiäres Material bietet noch wesentlich größere Schwierigkeiten; wenn nicht besonders glückliche Umstände vorliegen, kann nur die Familie oder eine Gruppe von in Fragen kommenden Familien ermittelt werden. An bruchstückhaftem Material oder Skelettelementen wie Femur, Ulna u.a. ist ein Bestimmungsvorhaben meist aussichtslos, beim augenblicklichen Stand der Kenntnisse.

Material – 6 Stücke.

Skelettelement	Fundort	Aufbewahrungsnummer
Tmt sin d	Chiro 2 N	RGM 177 555
Fem dex p	„	RGM 177 551
Fem dex p	San Giovannino	RGM 177 608
Hum dex d	Fina D	RGM 177 643
Hum dex d	Gervasio 2	RGM 177 770
Uln fr	Chiro 5 A	RGM 177 582

Die Reste vertreten mindestens 3 verschiedene Arten, eine Bestimmung wurde nur bei dem distalen Tmt versucht.

Sylviidarum? gen. et sp. indet.

Material – Tmt (RGM 177 555, siehe oben).

Kurzbeschreibung des Tarsometatarsus (Abb. 16, A, B)

1. Distaler Gelenkkopf schlank, nicht verbreitert.
2. Trochlea 3 schmal, wenig eingekerbt; medialer Rollkamm (a) vor allem in Dorsalansicht breiter als lateraler.
3. Trochlea 2 klein und gegen trochlea 3 angedrückt, trägt keine Rollfurche.
4. Trochlea 4 schmal, reicht weit nach distal.
5. Facies articularis metatarsalis 1 tief, läuft bis auf die Medialfläche von trochlea 2.

Die Kombination dieser Merkmale ist charakteristisch für die Familie der Sylviidae. Größenmäßig entspricht das Fossil etwa der Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*). Da einige eventuell auch in Frage kommenden Formen der Timaliidae nicht verglichen werden konnten, wird die Zuordnung zur Familie der Sylviidae nicht als endgültig gesichert betrachtet.

PROBLEMATICA

Unter dem mir vorliegenden Fossilmaterial befinden sich neben bestimmaren Resten auch solche, die zwar ohne Zweifel zu den Vögeln gehören, aber nicht näher zugeordnet werden können. Besonders ziehen zwei sehr große Wirbel (RGM 177 574, RGM 177 614) die Aufmerksamkeit auf sich. In beiden Fällen handelt es sich um Halswirbel, die alle hier beschriebenen Formen an Größe übertreffen. Der erste muß an Größe mit einem sehr großem Schwanz verglichen werden, der zweite ist vergleichsweise kleiner.

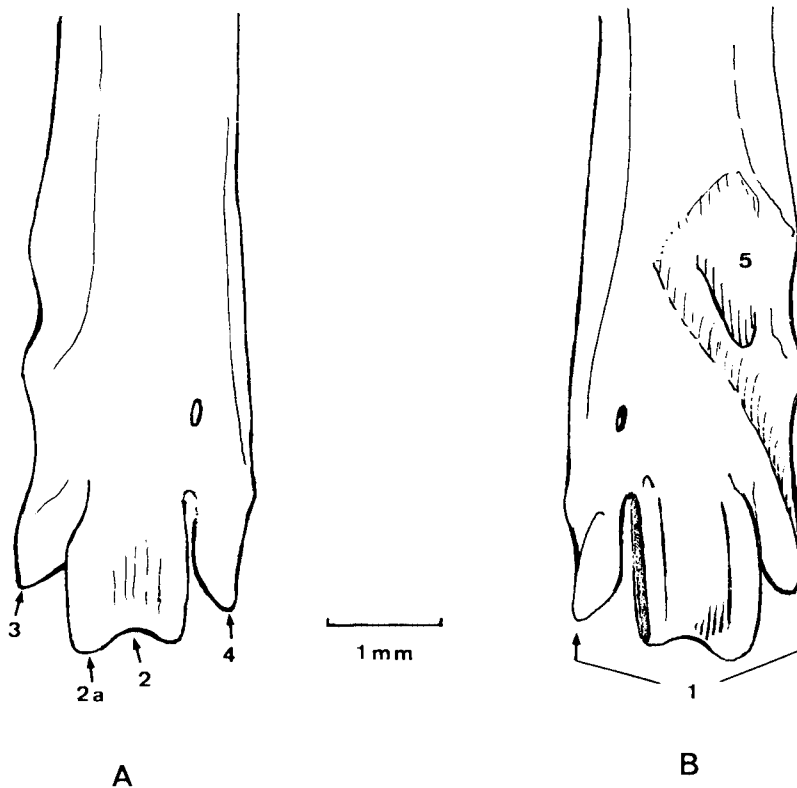


Abb. 16. Sylviidarum ? gen. et sp. indet. Linker Tarsometatarsus: A. dorsal, B. plantar.

Die Verteilung der einzelnen Arten auf die Fundorte

Die einzelnen im systematischen Teil beschriebenen Arten verteilen sich wie die Tabelle auf S.56 angibt auf die 32 Fundorte, aus denen Vogelreste bekannt wurden. Bei jeder Art wird für den jeweiligen Fundort die Zahl der Stücke, mit denen sie belegt ist, angeführt.

Stratigraphie

Stratigraphische Schlüsse auf der Grundlage tertiärer Vögel sind aus zwei Gründen besonders schwierig: erstens sind die Funde selten und zweitens zeigt der Knochenbau dieser Gruppe – zumindest im Neogen – stark konservative Tendenzen. So sind manche Arten sehr langlebig, wie *Palaeortyx phasianoides*, die vom Aquitan bis ins Torton fast unverändert geblieben ist. Deshalb ist m.W. auch bisher noch nie ernsthaft versucht worden, fossile Vögel zur Stratigraphie heranzuziehen.

Bei den Funden von Gargano liegen jedoch besondere Umstände vor, die es nahe legen, wenigstens einige Überlegungen in Richtung auf eine relative Altersordnung anzustellen. Das Material umfaßt nämlich trotz seines Reichtums nur vergleichsweise wenige Arten und es wurde sehr differenziert aufgesammelt, so daß Vogelreste aus nicht weniger als 32 verschiedenen Fundorten vorliegen. Außerdem können die auf der Grundlage der Vögel erzielten Ergebnisse im vorliegenden Falle mit denen der Säugerpaläontologie verglichen werden.

Die Ornis von Gargano macht eine deutliche Entwicklung durch, die zu bemerkenswerten Großformen, wie *Garganoaetus freudenthali* oder *Tyto gigantea* führt. Auch die Strigidae zeigen eine Tendenz zu größeren Formen. Anders dagegen die Hühnervogel und die Passeriformes: *Palaeortyx grivensis* ist hier nicht größer als in La Grive und auch die Sperlingsvögel weisen keine ungewöhnliche Größe auf.

Zweifellos sind die Fundorte, welche die endemischen Riesenformen liefern, die jüngsten, während an die Basis der Entwicklung diejenigen zu stellen sind, die sich mit *Palaeortyx grivensis* und *Tyto sanctialbani* an La Grive anschließen.

In der obigen Aufstellung wurde bereits versucht, die Fundorte von jung nach alt anzuordnen. Die lineare Folge muß zu vier Biozonen zusammengefaßt werden und eine ganze Reihe von Fundorten sind in ihrer Position unsicher, da sie nur wenige Reste geliefert haben. Sie werden im Folgenden weggelassen.

Höchstes Niveau – Chiro 4, San Giovannino.

Dieses Niveau ist durch die Anwesenheit von *Garganoaetus freudenthali* neben *Tyto gigantea* gekennzeichnet. Chiro 4 liefert die größten Formen beider Arten und ist damit wohl als jünger zu betrachten.

Höheres Niveau – Fina H, Gervasio 2, Chiro 14 A, Chiro 10 A, Chiro 10 C, Pirro 11 C, Pirro 11 A, Chiro 12, Chiro 2 N, Chiro 20 A, Chiro 11 B, Chiro 11 A, Chiro 5 A.

Die meisten dieser Fundorte sind durch die Anwesenheit von *Tyto gigantea* gekennzeichnet, einige wurden aufgrund des Vorkommens größerer Accipitridae oder

	Garganoaetus freudenthali	Garganoaetus murivorus	Garganoaetus ? sp.	Accip. gen. et sp. indet.	Aegyp. gen. et sp. indet.	Palaeortyx grivensis	Tyto sanctialbani	Tyto robusta	Tyto gigantea	Strig. gen. indet.sp.A	Strig. gen. indet sp.B	Strig. gen. indet sp.C	Passeriformes
Chiro 4	3								6				
San Giovannino	13					12	12	7	18			1	1
Fina H								1	1				
Gervasio 2						1	1		1				1
Chiro 14 A						1		1	2				
Chiro 10 A									4				
Chiro 10 C		1						1					
Pirro 11 C									1				
Pirro 11 A						3						1	
Chiro 12					2			2	1				
Chiro 2 N								3	1				2
Chiro 20 A								1	1				
Chiro 11 B						1			1				
Chiro 11 A			2										
Chiro 5 A			1			2			3			1	1
Chiro 6				1				8					
Chiro 9								11					
Chiro 2 S							1	1					
Chiro 20 B								1					
Chiro 20 C								1					
Chiro 20 D							1				1		
Chiro 20 E								3					
Gervasio 1								1					
Chiro 7 A								3					
Chiro 7 C								1			1		
Chiro 3						1	1	1					
Fina D						4	1	3					1
Chiro 5 B								1					
Chiro 15							2						
Rinascita 1						8	9			1	2		
Cantatore						1	1						
Biancone				1		1	3			7			

Strigidae hierher gestellt. Aufgrund ersterer ergibt sich auch, daß Chiro 10 C jünger sein muß als Chiro 11 A und Chiro 5 A, da diese die kleineren Tagraubvögel aufweisen.

Tieferes Niveau – Chiro 6, Chiro 9, Gervasio 1, Chiro 7 A, Chiro 7 C, Chiro 3, Fina D.

Diese Gruppe wird von der Anwesenheit von *Tyto robusta* bestimmt, während *Tyto gigantea* fehlt. Es ist klar, daß dieses Fehlen im Einzelfall auch Zufall sein kann.

Tiefstes Niveau – Chiro 15, Rinascita 1, Cantatore 3A, Biancone. Hier fehlen sowohl *Tyto gigantea* als auch *T. robusta*. Die strigide Eule ist in Rinascita größer als in Biancone, weshalb letzterer Fundort als älter betrachtet werden muß. Biancone ist wohl der älteste hier vertretene Fundort.

Die Reihenfolge innerhalb der einzelnen Niveaus ist nicht geklärt – mit Ausnahme weniger Fälle – und die Einschränkung, daß das Fehlen einer größeren Form immerhin auch Zufall sein kann, sollte hier noch einmal wiederholt werden. Es wäre auch denkbar, daß neben dem Altersunterschied, ein Unterschied im Biotop in der Zusammensetzung der Ornis zum Tragen kommt.

Was den Vergleich der Ornis von Gargano mit anderen Fundstätten betrifft, so ist zu bemerken, daß mit La Grive-St.-Alban Ähnlichkeiten vorhanden sind und zwar derartige, daß sich Gargano an La Grive stärker anschließt, als an irgendeine Fundstätte, die fossile Vögel geliefert hat.

Gleichzeitig ist zu sagen, daß in Gargano keine der ausgesprochen tropischen Formen, wie Coliidae oder Musophagidae vorkommen, die für La Grive noch belegt sind (Ballmann, 1969a). In älteren Faunen, wie Vieux Collonges (Ballmann, 1972), Wintershof-West (Ballmann, 1969b) oder in St. Gérard-le-Puy sind solche Formen stets vertreten, so daß sich schließen läßt, daß Gargano jünger ist als La Grive.

Über die Größe des zeitlichen Abstandes läßt sich beim heutigen Stand der Kenntnisse der neogenen Vögel noch nichts sagen. Von pleistozänen Faunen ist die hier bearbeitete Fundstellenserie von Gargano durch die Anwesenheit der Gattung *Palaeortyx* zur Genüge unterschieden.

Ökologie und Zoogeographie

Die Ornis leistet bei der Rekonstruktion des Biotops gute Dienste. Dennoch erlauben ausgestorbene Arten keine so weitreichenden Schlüsse, wie rezente, über deren Lebensweise wir oft gut informiert sind. Arten, die von keinem anderen Fundort her bekannt sind und mit großer Wahrscheinlichkeit endemisch waren, bieten die wenigsten Anhaltspunkte. Diejenigen Vögel von Gargano, die wir schon aus La Grive her kennen, erlauben jedoch bereits einige Rückschlüsse. Kleine Hühnervögel der Gattung *Palaeortyx* sind aus La Grive sowohl aus der Spaltenfüllung M als auch aus L 7 bekannt, während *Tyto sanctialbani* nur in M gefunden wurde (Ballmann, 1969a). Der Biotop beider Fundorte wurde als offene Landschaft mit dünnem Baumbewuchs angesehen, entsprechend etwa der heutigen afrikanischen

Baumsavanne, wobei L 7 trockener war als M. *Tyto sanctialbani* hätte man sich demzufolge als bodenlebende Schleiereule, ähnlich wie die rezente *Tyto capensis* vorzustellen.

Im Gegensatz zu La Grive fehlen aber in Gargano jegliche Wasservögel und auch solche Formen, die mit Sicherheit baumbewohnend waren. Man hätte sich den Biotop von Gargano somit als felsige, kahle oder bebuschte trockene Karstlandschaft zu denken. Alle vorgefundenen Arten fügen sich gut in dieses Bild.

Die Insellage von Gargano während der hier betrachteten Zeit wirkt sich auf die Ornis ganz entscheidend aus. Zwei Merkmale, die Inselfaunen generell charakterisieren, kommen stark zur Geltung. Dies ist in erster Linie die Isolation, die zu einer eigenständigen Entwicklung führt. Hierbei wirkt sich das Fehlen von Raubtieren besonders aus. Vergleicht man Gargano mit anderen Fundstätten, die eine ähnliche Anzahl von Resten geliefert haben, so zeigt sich, daß die Raubvögel in Gargano absolut und relativ stärker vertreten sind als woanders. Während in Wintershof und im neuen Material von La Grive das Verhältnis Raubvögel (Falconiformes + Strigiformes) zu allen Übrigen etwa 1 zu 4 ist, liegt es in Gargano beinahe umgekehrt.

Fundstätte	Raubvögel	übrige Vögel
Gargano	11 Arten	4 Arten
Wintershof-West	4	16
La Grive	3	16

Hierbei wurde die Artenzahl der Passeriformes in Gargano mit 3 angenommen, während sie in La Grive aus der Berechnung weggelassen wurde und auch in Wintershof sicher zu niedrig angesetzt ist.

Aus der Aufstellung geht noch eine zweite Eigenheit der Ornis von Gargano deutlich hervor: die relative Artenarmut. Sie ist eine zweite Eigenschaft, die auf die Inselnatur zurückzuführen ist. Noch offensichtlicher wird sie, wenn wir die Zahl der Arten und Ordnungen mit der anderer Fundstätten vergleichen:

Fundstätte	Arten	Ordnungen
Gargano	12	3
Wintershof-West	13	6
La Grive	19	9

Die Passeriformes wurden hier völlig weggelassen, die Verhältnisse liegen da aber ähnlich.

Wie bereits erwähnt, fehlen in Gargano die ausgesprochen tropischen Elemente. Die Fauna war zwar noch wärmeliebend, wie das Vorkommen der Schleiereulen beweist, die engen Beziehungen zu den beiden paläotropischen Faunenregionen waren aber bereits unterbrochen. Dieser Prozess ist in La Grive schon angedeutet, wie die (noch unveröffentlichte) Bearbeitung der Passeriformes durch den Verfasser zeigt. Es treten hier Familien, wie die Sittidae auf, die heute in der äthiopischen Faunenregion fehlen. Diese Tatsache läßt vermuten, daß trotz des Vorkommens von Coliidae und Musophagidae in La Grive, die Verbindung zur Äthiopis unterbrochen war oder nicht mehr für alle Formen offen. Gargano bestätigt trotz seiner insularen Sonderstellung diese Ansicht.

Summary

The present paper is based on over 220 bird bones, most of them fragmentary, from fissure fillings of Gargano Peninsula (Italy). The Accipitridae are represented by a new genus, *Garganoaetus*, which belongs to the eagles and is most closely related to the smaller booted eagles among recent birds. Besides the type species *G. freudentali* nov. sp., of the size of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos*, there is a second species *G. murivorus* nov. sp., of the size of *Spizaetus cirrhatus*. A third one (*G. ?* sp.), somewhat bigger than *Buteo buteo*, probably belongs to this genus and a fourth species of the size of *Buteo buteo*, might have its place here too. The only diurnal bird of prey clearly not closely related to the genus *Garganoaetus* is a member of the Old World vultures (*Aegyptiinarum* gen. et sp. indet.). Among the Galliformes we found *Palaeortyx grivensis* Lydekker, known from La Grive-St. Alban.

Together with the Falconiformes, the Strigiformes dominate the picture. There are three species of Tytonidae, one of them (*Tyto sanctialbani*) is already known from La Grive-St.-Alban; the second one (*Tyto robusta* nov. sp.) is much bigger i.e. of the size of *Bubo lacteus*; the third one (*Tyto gigantea* nov. sp.) is comparable in size only to the biggest eagle owls (*Bubo bubo*) and seems to be the largest barn owl known so far. The possible origin of these closely related species of different size occurring simultaneously in one place is discussed.

The true owls do not reach such dimensions and are less well represented. There are three species ranging in size from one smaller than *Asio otus* to one of almost the size of *Nyctea scandiaca*. Their relationships below family level still remain uncertain.

Passeriformes are represented by at least three species, one of which is tentatively placed in the family Sylviidae.

Two large cervical vertebrae remain problematic, being much too large for any of the species described from Gargano.

The age of the fissure fillings is considered to be Late Miocene by Freudenthal (1971, 1972) on the ground of fossil mammals. This is consistent with the conclusions derived from the birds: there is a strong relationship to the „Tortonian“ of La Grive, but tropical birds are already absent; Gargano thus seems to be somewhat younger.

The island character of Gargano during this time – already evident from the fossil mammals – is supported by the birds: they show a relative scarcity of species and orders and a high degree of endemism. The dominance of the birds of prey is concordant with the absence of carnivores among the mammals. The question, whether some of the bird species were ground dwellers is considered.

Increase in size of the birds of prey during insular isolation permits to distinguish four different biozones for stratigraphic purposes.

All birds found are terrestrial ones indicating a dry, open biotope.

Literaturverzeichnis

- Ballmann, P., 1966. Die Vögel aus der altburdigalen Spaltenfüllung von Wintershof (West) bei Eichstätt in Bayern. -- Dissertation, München.
- , 1969a. Les oiseaux miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère). -- *Géobios*, 2: 157-204, T. 31-15.
- , 1969b. Die Vögel aus der altburdigalen Spaltenfüllung von Wintershof (West) bei Eichstätt in Bayern. -- *Zitteliana*, 1: 5-60, T. 1-2, 14 Abb. (Kurzfassung von Ballmann, 1966).
- , 1972. Les oiseaux miocènes de Vieux-Collonges (Rhône). -- *Doc. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon*, 50: 93-101, 1 T., 2 Abb.
- Bannerman, D. A., 1953. The birds of West and Equatorial Africa. 2 volumes. -- Oliver & Boyd, Edinburgh: 1526 S., 54 T.
- Bock, W. J. & A. McEvey, 1969. The radius and relationship of Owls. -- *Wilson Bull.*, 81, 1: 55-68, 7 Abb.
- Brodkorb, P., 1959. Pleistocene Birds from New Providence Island, Bahamas. -- *Bull. Florida State Mus., Biol. Sci.*, 4, 11: 349-371, 3 T., 3 Tab.
- , 1963. Catalogue of fossil Birds. -- *Ibidem*, 7: 179-293.
- , 1964. Catalogue of fossil Birds, part 2 (Anseriformes through Galliformes). -- *Ibidem*, 8, 3: 195-335.
- , 1970. Two fossil Owls from the Aquitanian of France. -- *Quart. Jour. Florida Acad. Sci.*, 32, 2: 159-160.
- , 1971. Catalogue of fossil Birds, part 4 (Columbiformes through Piciformes). -- *Bull. Florida State Mus., Biol. Sci.*, 15, 4: 163-266.
- Brown, L. H., 1964. 'Hawk' and 'Vulture (1)' in A. Landsborough Thomson (ed.) A new Dictionary of Birds. -- Nelson, London: 928 S., 48 T.
- Brown, L. H. & D. Amadon, 1968. Eagles, Hawks and Falcons of the World. 2 volumes. -- McGraw-Hill, New York: 945 S., 165 T.
- Cracraft, J., 1971. The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon, *Columba livia*. -- *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 144, 3: 171-268, 33 Abb., 4 Tab.
- Ennouchi, E., 1930. Contribution à l'étude de la faune du Tortonien de La Grive-Saint-Alban (Isère). -- Presses modernes, Paris: 135 S., 6 T.
- Erbersdobler, K., 1968. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skeletts in Mitteleuropa vorkommender mittelgroßer Hühnervögel. -- Dissertation, München.
- Freudenthal, M., 1971. Neogene vertebrates from the Gargano Peninsula, Italy. -- *Scripta Geol.*, 3, 1-10.
- , 1972. *Deinogalerix koenigswaldi* nov. gen., nov. spec., a giant insectivore from the Neogene of Italy. -- *Ibidem*, 14, 1-19, 7 T.
- Gaillard, C., 1939. Contributions à l'étude des oiseaux fossiles. -- *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 15: 1-100, 33 Abb.
- Gladkow, N. A., G. P. Dementiew, E. S. Ptuschenko & A. M. Sudilowskaja, 1964. Bestimmungsbuch der Vögel der Sowjetunion (in russischer Sprache). -- *Wysschaja Schkoła, Moskau*: 536 S.
- Glutz von Blotzheim, U. (ed.) 1971. Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 4 Falconiformes. -- Akad. Verlagsgesell., Frankfurt: 943 S., 3 T., 128 Abb.
- Holman, J. A., 1961. Osteology of living and fossil New World Quails. -- *Bull. Florida State Mus.*, 6, 2: 141-233.
- Hudson, G. E., 1937. Studies on the muscles of the pelvic appendage in Birds. -- *Amer. Midland Nat.*, 18: 1-108, 69 Abb.
- Iwanow, A. I., E. W. Koslowa, L. A. Portenko, & A. J. Tugarinow, 1951. Die Vögel der Sowjetunion, Teil 1. (in russischer Sprache) -- *Isdat. Akad. Nauk.*, Moskau: 281 S., 137 Abb.
- Kraft, E., 1972. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen nord- und mitteleuropäischer kleinerer Hühnervögel. -- Dissertation, München.
- Kurotchkin, E. N., 1971. Grundfragen beim Studium fossiler Vögel (in russischer Sprache). -- *Zoologija poswonotschnych, woprosy ornitologii*, Moskau: 116-151.
- Lack, D., 1947. Darwin's Finches. -- Univ. Press, Cambridge: 208 S., 8 T., 27 Abb.

- Lambrecht, K., 1933. Handbuch der Palaeornithologie. – Gebrüder Bornträger, Berlin: 1024 S., 4 T., 209 Abb.
- Lydekker, R., 1893. On some bird bones from the Miocene of La Grive-Saint-Alban, Department of Isère, France. – Proc. Zool. Soc. London, 517-522, T. 41.
- Mayr, E. (ed.), 1957. The species problem (A symposium). – Amer. Assoc. Adv. Sci., Publ. 50: 395 S.
- , 1963. Animal species and evolution. – Harvard Univ. Press. Cambridge, Mass: 7975.
- Mees, G. F., 1964. A revision of the Australian Owls (Strigidae and Tytonidae). – Zool. Verh. Leiden, 65: 3-62, 8 Karten, 1 Taf.
- Miller, A. H., 1937. Structural modifications in the Hawaiian Goose (*Nesochen sandvicensis*). A study in adaptive evolution. – Univ. Calif. Publ. Zool. 42, 1-80.
- Milne-Edwards, A., 1867-71. Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France. 4 volumes. – Masson, Paris.
- Sibley, C. G., 1965. Molecular Systematics: new techniques applied to old problems. – L'Oiseau et R.F.O., 35, No. special: 112-124.
- , 1970. A comparative study of the egg-white proteins of passerine Birds. – Peabody Mus. Bull., 32: 1-131, 38 T.
- Starck, D., 1959. Neue Ergebnisse der vergleichenden Anatomie und ihre Bedeutung für die Taxonomie, erläutert an der Trigemini-Muskulatur der Vögel. – J. Ornithol., 100: 47-59.
- Starck, D. & A. Barnikol, 1954. Beiträge zur Morphologie der Trigemini-Muskulatur der Vögel. – Morph. Jb., 94: 1-64.
- Stresemann, V. & Stresemann, E., 1960. Die Handschwingenmauser der Tagraubvögel. – J. Ornithol., 101: 373-403.
- Suschkina, P. P., 1905. Beiträge zur Morphologie des Vogelskelettes. Vergleichende Osteologie der Tagraubvögel und die Fragen der Klassifikation. – Nouv. Mém. Soc. Imp. Nat. Moscou, 16: 247 S.
- Voous, K. H., 1966. Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. – Parey, Hamburg.
- Wetmore, A., 1920. Five new species of Birds from cave deposits in Porto Rico. – Proc. Biol. Soc. Washington, 33: 77-82, T. 2-3.
- , 1922. Remains of Birds from caves in the Republic of Haiti. – Smithsonian Misc. Colln., 74: 1-4, 2 Abb.
- , 1937. Bird remains from Cave deposits on Great Exuma Island in the Bahamas. – Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, 80: 427-441, 16 Abb., 1 T.
- Woelfle, E., 1967. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des post-cranialen Skelettes in Mitteleuropa vorkommender Enten, Halbgänse und Säger. – Dissertation, München.

Manuskript eingegangen am 18. Mai 1973.

TAFEL 1

Alle Abbildungen natürlicher Größe.

Garganoaetus freudenthali nov. gen. nov. sp.

1- 3. Tarsometatarsus dex. (Holotypus), RGM 177 924.

1. Dorsal.

2. Lateral.

3. Plantar.

4- 5. Phalanx III 2, RGM 177 693.

4. Dorsal.

5. Seitlich.

6. Phalanx II 2, RGM 177 547, seitlich.

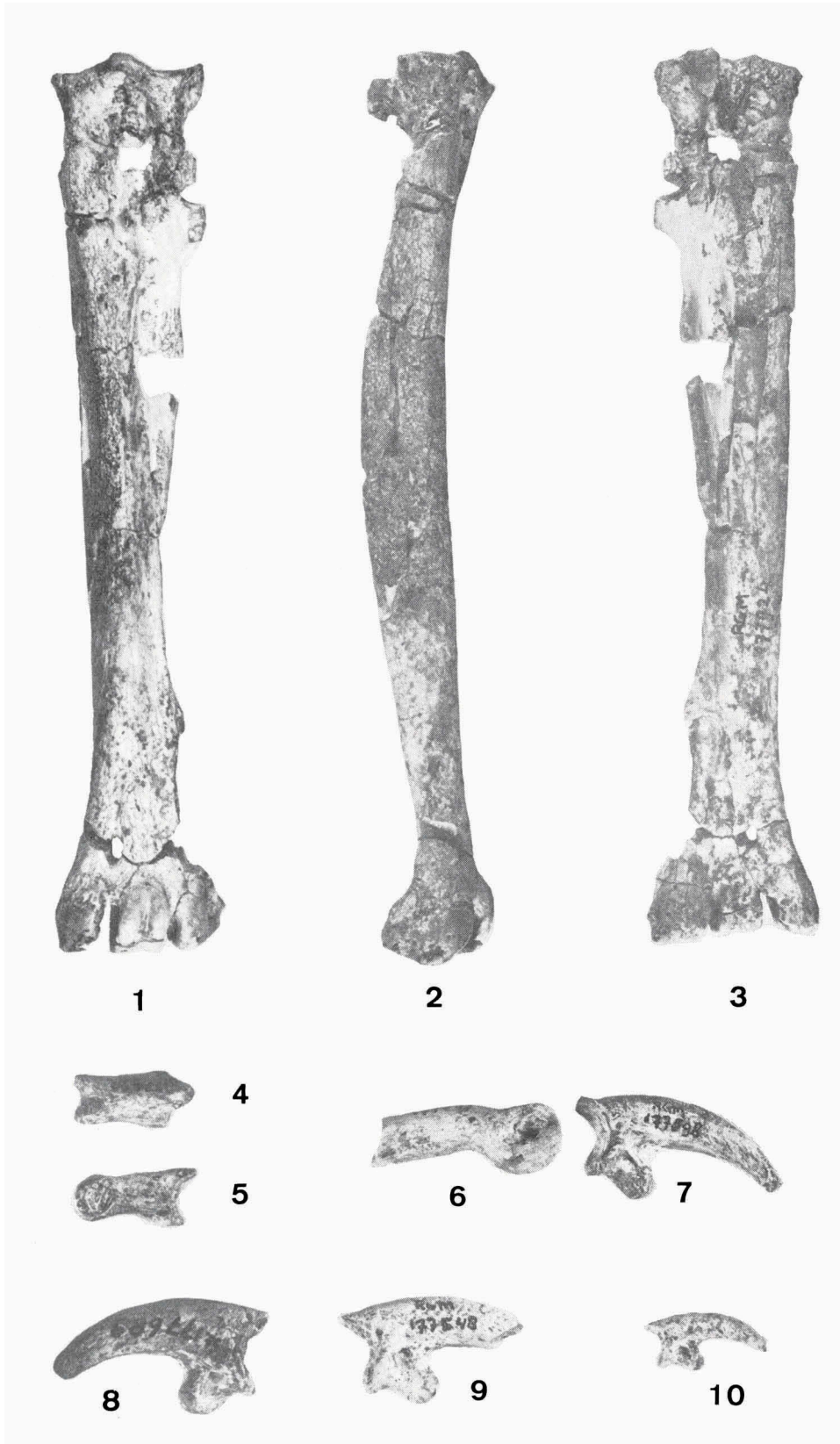
7. Krallen II, RGM 177 598, seitlich.

8. Krallen II, RGM 177 689, seitlich.

9. Krallen II, RGM 177 548, seitlich.

Accipitridarum gen. et sp. indet.

10. Krallen, RGM 177 940.



TAFEL 1

TAFEL 2

Alle Abbildungen natürlicher Größe.

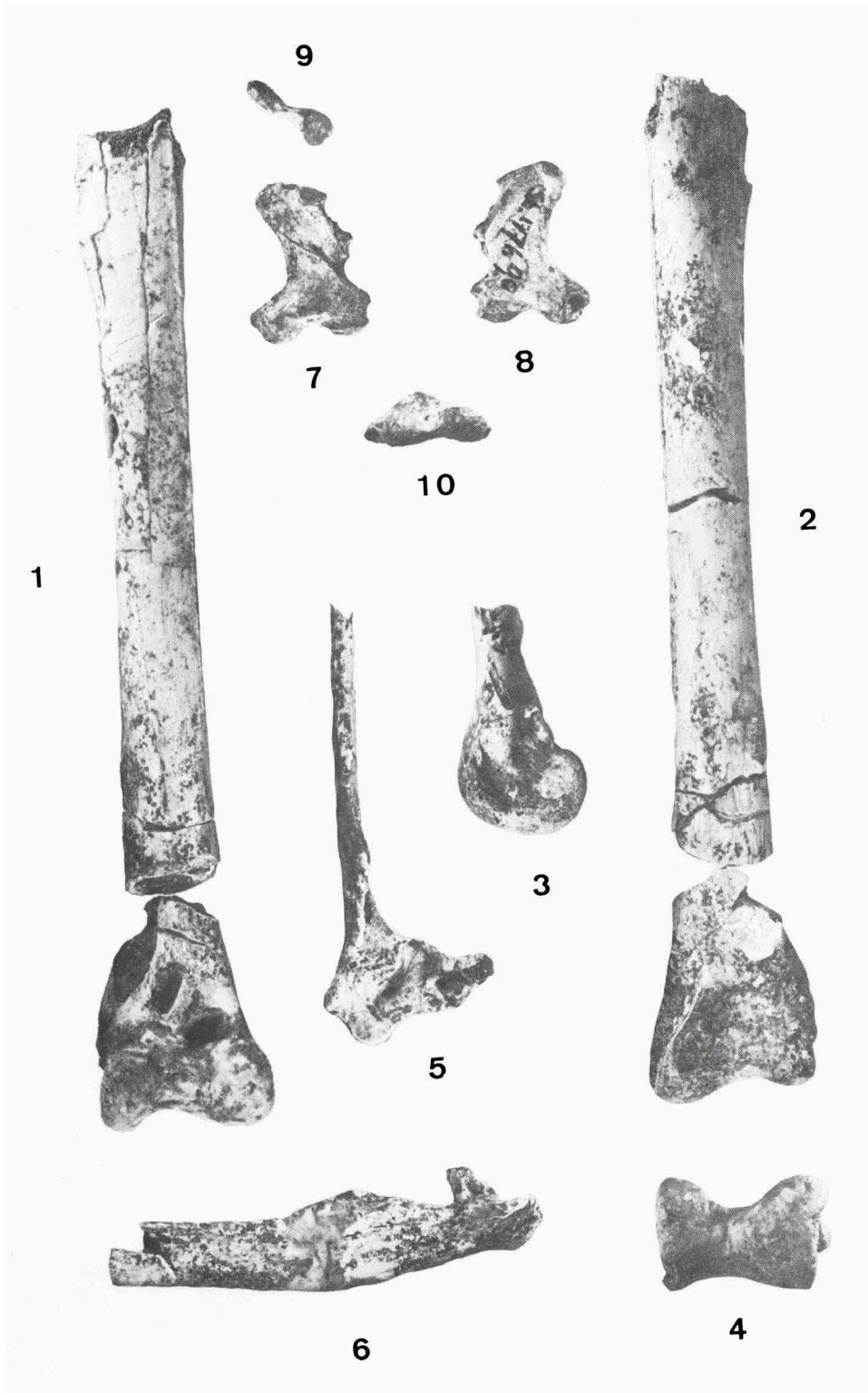
Garganoaetus freudenthali nov. gen. nov. sp.

- 1- 4. Tibiotarsus dex., RGM 177 757.
 - 1. Dorsal (mit dazugehörigem Stück RGM 177 758).
 - 2. Plantar (mit dazugehörigem Stück RGM 177 758).
 - 3. Lateral.
 - 4. Distal.

- 5- 6. Mandibula sin., RGM 177 686.
 - 5. Frontal.
 - 6. Lateral.

- 7-10. Quadratum sin., RGM 177 690.
 - 7. Medial.
 - 8. Lateral.
 - 9. Frontal.
 - 10. Basal.

TAFEL 2



TAFEL 3

Alle Abbildungen natürlicher Größe.

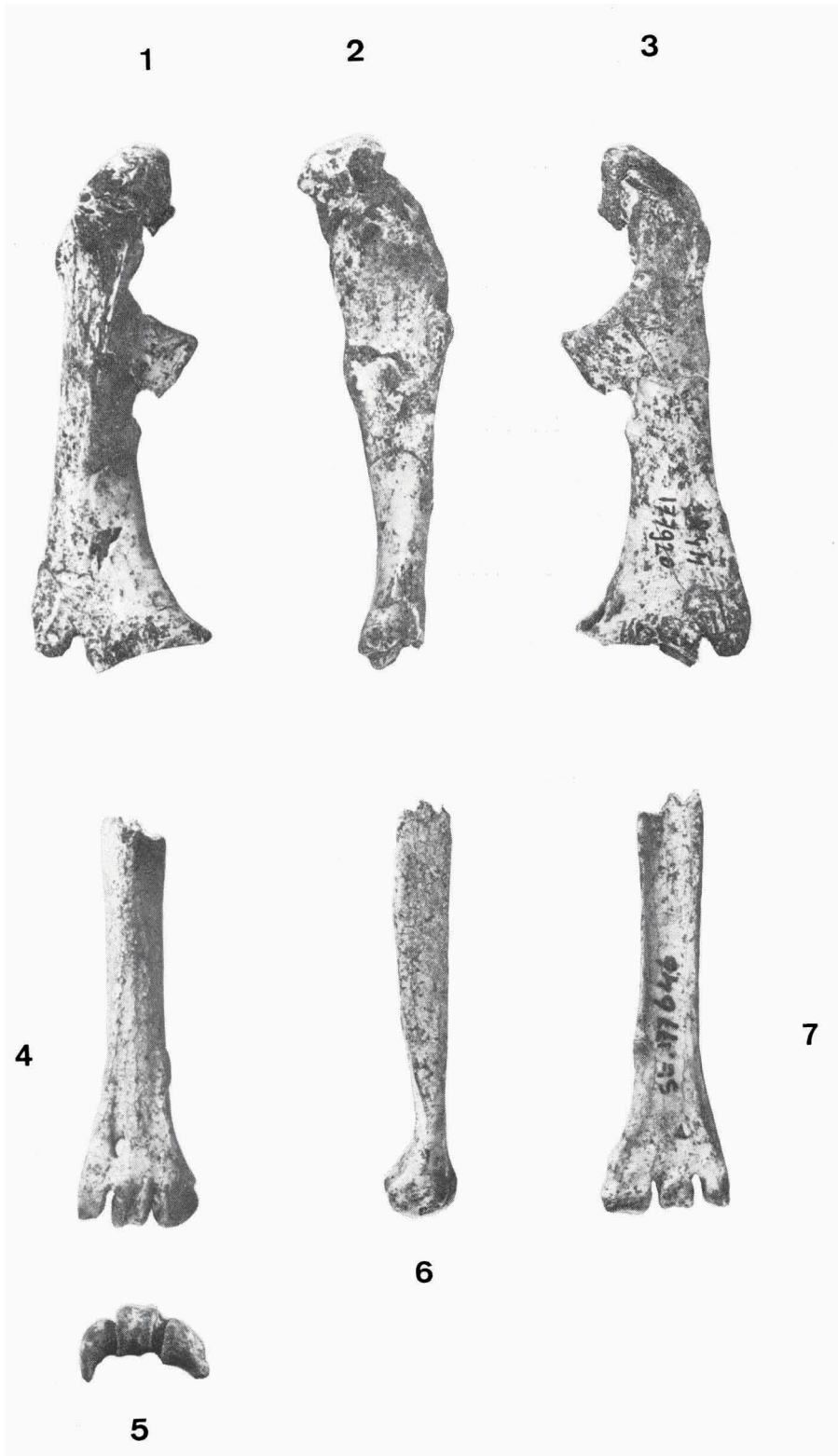
Garganoaetus freudenthali nov. gen. nov. sp.

- 1- 3. Coracoid dex., RGM 177 920.
1. Ventral.
2. Medial.
3. Dorsal.

Garganoaetus murivorus nov. gen. nov. sp.

- 4- 7. Holotypus, Tarsometatarsus dex., RGM 177 646.
4. Dorsal.
5. Distal.
6. Lateral.
7. Plantar.

TAFEL 3



TAFEL 4

Fig. 13 - 14 zweifach vergrößert, alle übrigen Abbildungen natürlicher Größe.

Tyto sanctialbani (Lydekker)

- 1- 4. Tibiotarsus sin., RGM 177 658.
- 1. Dorsal.
- 2. Medial.
- 3. Plantar.
- 4. Distal.
- 5- 6. Tarsometatarsus sin., RGM 177 657.
- 5. Dorsal.
- 6. Medial.

Strigidarum gen. indet. sp. B.

- 7- 8. Tibiotarsus sin., RGM 177 595.
- 7. Dorsal.
- 8. Plantar.

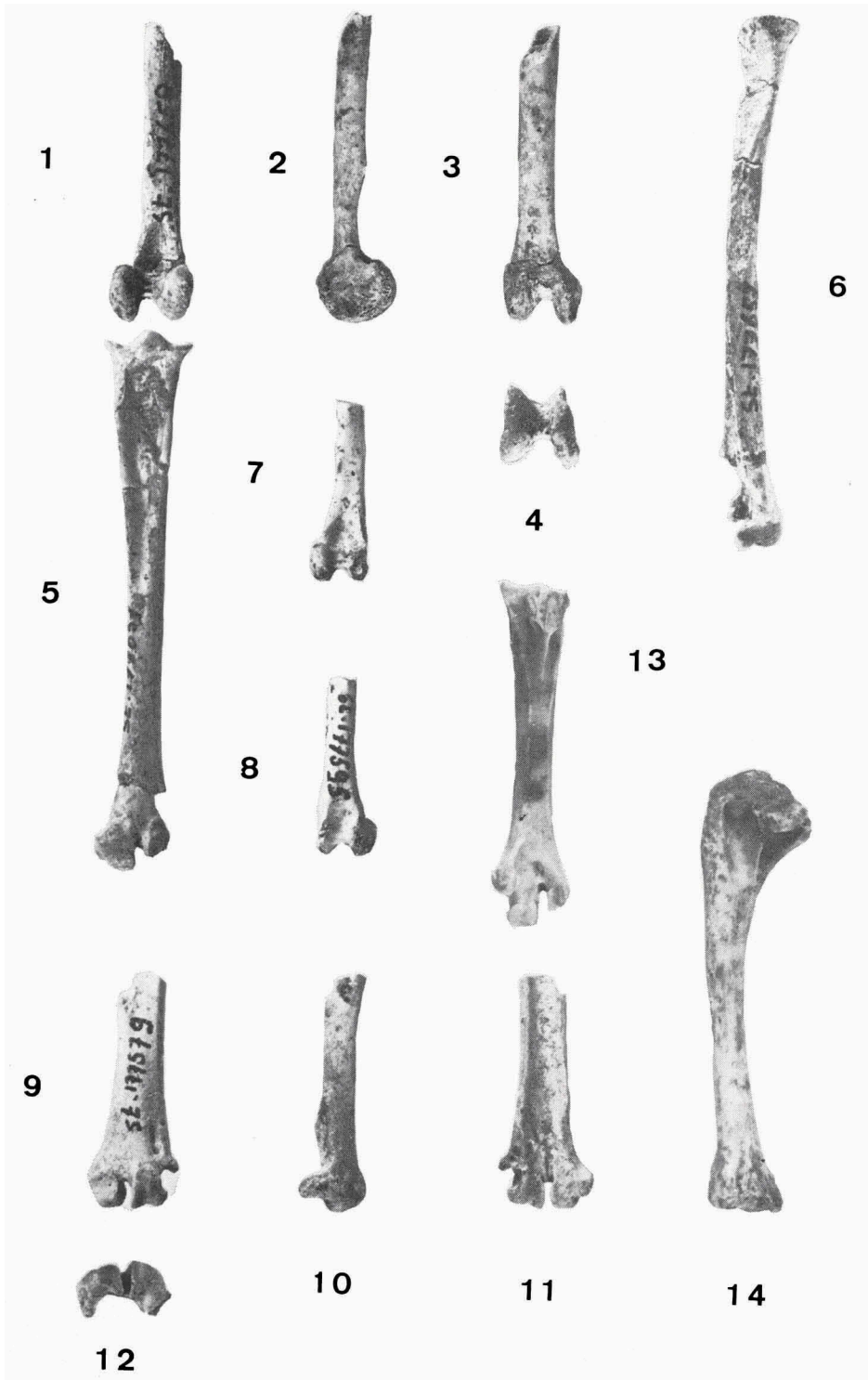
Strigidarum gen. indet. sp. C

- 9-12. Tarsometatarsus sin., RGM 177 579.
- 9. Dorsal.
- 10. Medial.
- 11. Plantar.
- 12. Distal.

Palaeortyx grivensis Lydekker

- 13. Tarsometatarsus dex., RGM 177 682, plantar.
- 14. Humerus sin., RGM 177 582, caudal.

TAFEL 4



TAFEL 5

Alle Abbildungen natürlicher Größe.

Tyto robusta nov. sp.

- 1- 3. Humerus dex., RGM 177 653.
 - 1. Caudal.
 - 2. Cranial.
 - 3. Distal.

- 4- 6. Holotypus, Femur dex., RGM 177 523.
 - 4. Cranial.
 - 5. Lateral.
 - 6. Caudal.

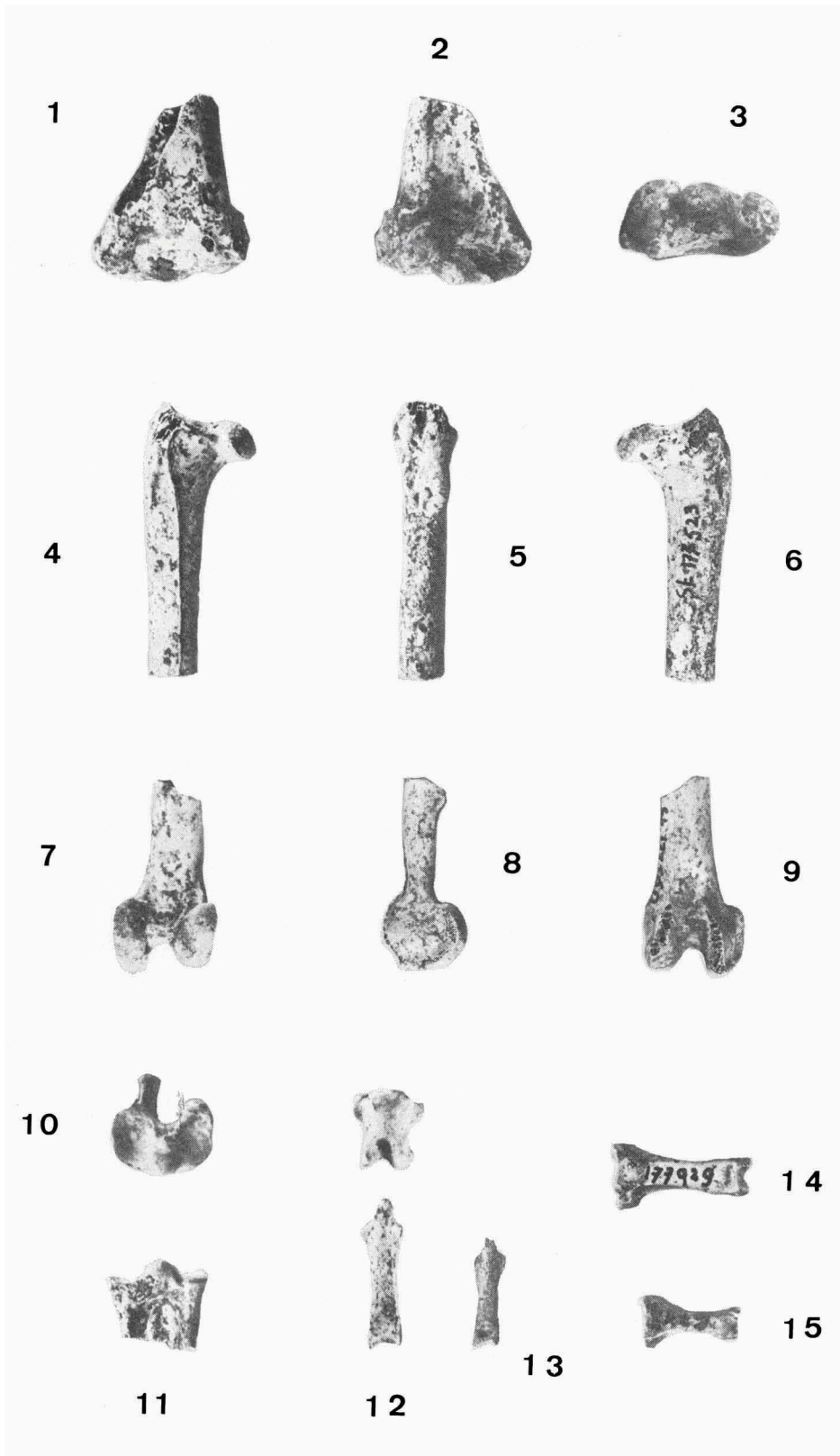
- 7- 9. Tibiotarsus sin., RGM 177 650.
 - 7. Dorsal.
 - 8. Medial.
 - 9. Plantar.

- 10-11. Tarsometatarsus sin., RGM 177 569.
 - 10. Proximal
 - 11. Dorsal

- 12, 14. Phalangen
 - 12. Phalangen III 1, RGM 177 934 und III 2, RGM 177 534.
 - 14. Phalanx II 1, RGM 177 929.

- Tyto sanctialbani* (Lydekker)
 - 13, 15. Phalangen.
 - 13. Phalanx III 2, RGM 177 670.
 - 15. Phalanx II 1, RGM 177 671.

TAFEL 5



TAFEL 6

Alle Abbildungen natürlicher Größe.

Tyto gigantea nov. sp.

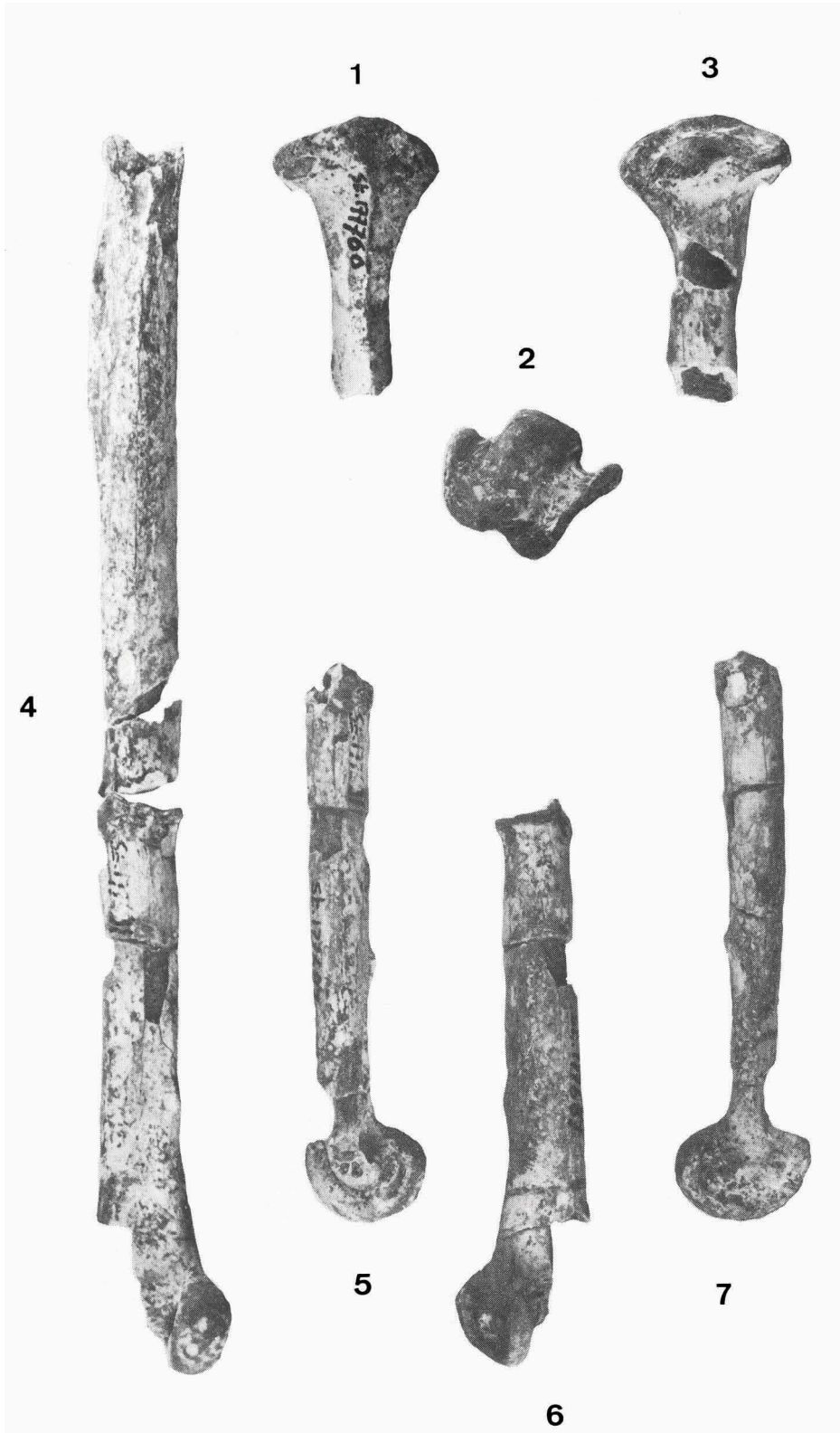
1- 6. Tibiotarsus sin., RGM 177 760.

1. Dorsal.
2. Proximal.
3. Plantar.

4- 7. Holotypus, Tibiotarsus dex., RGM 177 687.

4. Dorsal (mit dazugehörigen Stücken RGM 177 685, 177 694).
5. Lateral.
6. Plantar.
7. Medial.

TAFEL 6



TAFEL 7

Alle Abbildungen natürlicher Größe.

Tyto gigantea nov. sp.

- 1- 4. Coracoid sin., RGM 177 577.
 1. Medial.
 2. Dorsal (mit wahrscheinlich dazugehörigem Stück RGM 177 580).
 3. Lateral.
 4. Ventral (mit RGM 177 580).
- 5- 7. Scapula dex., RGM 177 692.
 5. Dorsal.
 6. Cranial.
 7. Ventral.
8. Krallen. RGM 177 525.
- 9-11. Femur dex., RGM 177 613.
 9. Cranial.
 10. Lateral.
 11. Caudal.
12. Tarsometatarsus fr., RGM 177 764.
- 13-16. Phalangen.
 13. Phalanx I 1, RGM 177 549.
 14. Phalanx IV 2, RGM 177 678 und Phal. IV 3, RGM 177 655.
 15. Phalanx III 1, RGM 177 675 und Phal. III 2, RGM 177 665.
 16. Phalanx II 1, RGM 177 761.
17. Tibiotarsus sin., RGM 177 552, dorsal.

TAFEL 7

