

WOLFGANG BAUMGART

Auch Schmutzgeier (*Neophron percnopterus*) schminken sich – aber meist gelb!

Über signalwirksame Gefiedermerkmale und Signal-Ökonomie bei Greifvögeln

On apprend à tout âge!

We learn at any time!

Wir hören nie auf zu lernen!

MICHEL TERRASSES Kommentar
zum aschblauen Schmutzgeier

1. Problemstellung

Die oft geradezu golden schimmernde prächtige Rostfärbung freilebender adulter Bartgeier (*Gypaetus barbatus*), die Gefangenschaftsvögeln fehlt oder bei in Menschenhand gelangten Wildvögeln nach der Mauser verloren geht, hat die Fachwelt lange beschäftigt. Sie fand auch in der heute nicht mehr gebrauchten Unterartbezeichnung „*aureus*“ für westliche Bartgeier ihren Niederschlag. Demgegenüber schenkte man den unterschiedlichen Farbphänomenen des Schmutzgeiers (s. GLUTZ et al. 1971, BAUMGART 2005) bisher kaum Beachtung.

Sein oft unappetitlich verschmutztes Gefieder, das auch die Namensgebung bestimmte, wurde ausschließlich auf seine Lebensweise als Abfallverwerter und Fäkalienfresser zurückgeführt. Auch sonst interessierte man sich kaum für die Art. Das änderte sich erst, als ihr ein spektakulärer Werkzeuggebrauch, das Zerschlagen von Straußeneiern mit Steinen, nachgewiesen werden konnte (LAWICK-GOODALL & LAWICK-GOODALL 1966). Dabei war bisher entgangen, daß frei lebende Schmutzgeier meist prächtig gelb bis orange gefärbt sind und auch ansonsten, wie Bartgeier, aus dem Geier-Schema fallen. Dazu gehören eine teilweise ausgesprochene Territorialität, die damit verbundene Ausbildung eines Jugendkleides sowie die Ernährung

der Jungen nicht aus dem Kropf, sondern mit im Schnabel (und beim Bartgeier auch in den Fängen) zum Horst gebrachten Nahrungsbrocken (TERRASSE et al. 1960/61, BAUMGART in GLUTZ et al. 1971, 1991). Die Eigenständigkeit dieser zu den ursprünglichen Greifvögeln zählenden Abfallsammler und Resteverwerter gegenüber den anderen „modernen“ altweltlichen Greifvögelgeiern, den Aegyptiinae, bestätigte sich letztlich auch molekularphyletisch (SEIBOLD 1994, SEIBOLD & HELBIG 1995, KOCUM 2006).

Bei meinen ersten Begegnungen mit ihm ab 1961 in Bulgarien empfand ich für den eher exotisch als wie ein „richtiger Greifvogel“ wirkenden Schmutzgeier keine Zuständigkeit und schenkte ihm – wie wohl die meisten Ornithologen vor mir – kaum Beachtung. Erst durch den Uhu, über den ich im Westbalkan Material für eine Diplomarbeit sammelte (BAUMGART et al. 1973), kam ich dem kleinen Geier näher. Denn im Umfeld der Uhuhorste war meist auch ein Schmutzgeierpaar ansässig, das dessen Beutereste mit für seine Ernährung nutzte. Diesem sah ich anfangs tagsüber fast gezwungenermaßen nur zu. Bald offenbarten diese Vögel aber die besagten, bisher wohl zumeist übersehenen, bemerkenswerten Züge ihrer Lebensweise.

Als ich darüber einmal mit Dr. Kurt Bauer (Wien) ins Gespräch kam, forderte er mich dringend auf, dies alles möglichst schnell für den 4.

Band des „Handbuchs der Vögel Mitteleuropas“ (GLUTZ et al. 1971) zusammenzustellen, denn über das Leben der Art in Europa war kaum etwas bekannt. Die Originalpublikation erschien leider erst 1991. Ihr folgten weitere (s. BAUMGART 1994, 2001, 2005), denn ich entwickelte auch eine dauerhafte, geradezu emotional begründete Bindung an diesen prächtigen Vogel.

2. Das Phänomen der Einfärbung

Daß die Goldfärbung der Bartgeier auf das den Federn anhaftende Eisen(III)-oxid (Roteisenerz Fe_2O_3) zurückzuführen ist, stellte bereits BERTHOLD (1967) fest. Doch lange blieb unklar, wie und vor allem warum es dorthin gelangt, so daß man glaubte, es handele sich um ein Zufallsgeschehen. Hier half letztlich wirklich der Zufall. In der Eulen- und Greifvogelstation Haringsee (Österreich), wo ein Großteil der zur Wiederansiedlung in den Alpen bestimmten Bartgeier gezüchtet wird, hält man als Ammenvögel auch menschengepregte und flugunfähige Altgeier. Einer derselben begleitete seinen menschlichen Partner regelmäßig zu Fuß auf Rundgängen. Als er dabei einmal an einem seine roten Blätter abwerfenden Zierstrauch vorbei kam, geriet er in Erregung und begann, sich im am Boden liegenden Laub zu wälzen (FREY pers. Mitt.). Als man ihm daraufhin eine mit rotem eisenoxidhaltigen Schlamm besickte Badebrente anbot, begann er sich in diesem einzufärben.

Dieses Verhalten wurde später von HOUSTON (1993) erörtert sowie eingehend von FREY & ROTH-CALLIES (1994) untersucht und beschrieben. Die Bereitstellung entsprechend bestückter Badebrenten gehört inzwischen zum Standard artgerechter Bartgeierhal-



Prächtig gelb geschminkter Schmutzgeier mit gespreizter Halskrause, die besonders intensiv eingefärbt ist und deren lanzettförmige Federn zugleich zum Verteilen und Verstreichen gelöster Farbstoffe hervorragend geeignet sind.

FOTO: WILLY SUETENS



Derselbe Vogel in Seitenansicht an einem Horst mit Nestling in der spanischen Estremadura.

FOTO: WILLY SUETENS

tung. Freilandbeobachtungen dieses Verhaltens glücken aber nur ausnahmsweise und, wie nachstehender Beobachtungsbericht nebst Fotobeleg zeigt, über meist weite Entfernungen. Die Vögel gehen dabei geradezu ritualisiert sehr heimlich und vorsichtig vor, denn dann sind sie am Boden mit ihrem von Schlamm durchsetzten Gefieder vermindert fluchtbefähigt. Außerdem könnten sie noch bestrebt sein, ihre Einfärbplätze vor Artgenossen zu verbergen.

Auch der Klärungsansatz zur Schmutzgeier-Einfärbung glückte in Haringsee. Ein in einer Bartgeier-Voliere zeitweilig untergebrachtes Schmutzgeier-Paar präsentierte sich am Folgetag eingefärbt, ohne daß es – auch später – glückte, den Vorgang zu beobachten. Zur Abklärung dieses Geschehens wurde an der Universität Wien von UNGER (2004) eine Diplomarbeit angefertigt, in der der Bearbeiter zu einer Reihe bemerkenswerter Ergebnisse kam.

DAVID JENNY

Bericht über das Einfärben eines Bartgeier-Paares im Freiland (Schweizer Alpen)

Am 16. August 2006 bemerkte ich zwei adulte Bartgeier, die über dem Plaun Grand ob Madulain segelten und dann in Richtung Albulatal, wo das Paar seinen Einstand hatte, zogen. Dieses ist zwischen St. Moritz und Zernez (genauer zwischen Samedan und Zuoz) im Engadin gelegen. Hier fand ich die Bartgeier einige Minuten später wieder. Beide Vögel standen in einer Halde beisammen und begannen, sich intensiv im sumpfigen Gelände einzufärben. Die Belegfotos, von denen eines abgedruckt ist, entstanden auf ca. 300m Distanz durchs Fernrohr. Sie sind daher so unscharf. Solche Beobachtungen wurden im Freiland zuvor kaum je gemacht.

13:30h flogen beide Bartgeier hangnah über dem Wanderweg (zur Eschahütte) und landeten in einer steilen Wiese etwa 100 Meter über dem Weg. Dort spazierten sie herum. Der dunklere setzte sich plötzlich und badete. Der hellere (Weibchen) stand rechts von ihm und stapfte herum. 13:32 kamen Wanderer unterhalb der Bartgeier den Weg entlang, ohne daß sie die Vögel und diese auch nicht die Wanderer bemerkten.

13:40 flogen die Bartgeier nacheinander auf, streiften gegen Muntisché und landeten etwa 200m weiter östlich erneut vor einer offenen Erdstelle. Dort standen sie beisammen und der dunklere begann wieder zu baden, setzte sich mit der Brust tief ins Gras und ‚schaukelte‘ mit dem Körper, wobei der Stoß nach oben gestellt wurde. Der hellere spazierte herum, badete aber nicht. Jagdaufseher Thomas Wehrli stieß dazu und machte ebenfalls einige Fotos durchs Fernrohr.

13:45 flogen beide Bartgeier wieder auf und querten das Tal zur gegenüberliegenden



Sich einfärbendes Bartgeierpaar am Albulapaß. Während 20 Minuten badeten die adulten Bartgeier in Lachen mit stark eisenhaltigem Wasser und färbten sich ihr Bauch- und Brustgefieder intensiv ein (16. August 2006).

FOTO: D. JENNY

Hangseite unterhalb der Crasta Mora. Dort landeten sie zusammen in einer flachen Wiese in der Nähe eines kleinen Weges. Sie standen dort, bis der schon kräftig rot gefärbte erneut zu baden begann. Dabei drückte er sich tief ins Gras, stellte den Stoß auf und begann wieder zu „schaukeln“.

13:50 setzte auch der hellere zum ausgiebigen Baden an. Bei beiden triefte zähe Flüssigkeit aus dem naßdunklen Brustgefieder. Der dunklere badete dann etwas weiter rechts, der hellere schaute zu und pickte dem badenden mit dem Schnabel in den



Einer der Partner des Bartgeierpaars vom Albulapaß färbt sich in einer stark eisenhaltiges Wasser spendenden Quelle bei Zuoz ein (10. November 2008).

FOTO: C. FILLI

Stoß, worauf dieser sich erhob und wegs spazierte. Der hellere (Weibchen!) setzte sich darauf hin in die gleiche Suhle und badete ausgiebig weiter. Das gesamte Baden dauerte etwa 20 Minuten.

14:05 standen beide zusammen und putzten ihr Gefieder, 14:10 flogen sie auf, landeten nochmals für eine Minute zehn Meter tiefer im Hang. Dann starteten sie erneut, segelten langsam um die Ecke unterhalb der Hochspannungsmasten und verschwanden Richtung La Punt – Bever.

Ein Partner dieses Paares wurde dann nochmals am 10. November 2008 beim Einfärben in einer stark eisenhaltiges Wasser enthaltenden Quelle bei Zuoz von Claudio Filli fotografiert. Für die Bereitstellung des entsprechenden Fotodokumentes danke ich ihm verbindlichst.

3. Die Ergebnisse der Einfärbungs-Experimente am Schmutzgeier

Während sich Bartgeier sehr intensiv schminken, was bis zu eine Stunde in Anspruch nehmen kann, und sie sich in Gefangenschaft dabei durch anwesende Beobachter kaum stören lassen, erledigen das Schmutzgeier oft in weniger als einer Minute. Bartgeier pressen beim Einfärben Kehle, Brust und den Kloakenbereich in den Schlamm und verteilen diesen dann gründlich mit dem Schnabel und Bart, der dabei wie ein Pinsel genutzt wird, sowie den Füßen auf die so erreichbaren Gefiederpartien. Schmutzgeier nahmen dagegen, wie sich im Verlauf von Experimenten (s.u.) zeigte, im Bad, das sie vorher auch trinkend verkosten mit gespreizten Beinen eine stabile Position ein, tauchten dann ihre Kopfseiten mit den langen lanzettförmigen Federpartien

sowie die Kehle in den Schlamm und verteilten diesen danach so auf andere Gefiederpartien. Auch Unterbauch und Kloakenpartie konnten durch Eintauchen einer Färbung unterliegen.

Erst aufwendige, sich über 1.453 Beobachtungsstunden erstreckende Video-Aufzeichnungen in Haringsee und im Zoo Wien (Österreich) sowie in der Station Semproniano (Italien), wo Schmutzgeier für die Wiedereinbürgerung in Italien gezüchtet werden, dokumentierten diese Form der Einfärbung und brachten so die gewünschte Klärung. Eine ausführliche Beschreibung der in der Studie berücksichtigten Vögel, der Versuchsanordnung sowie von Begleitumständen und –untersuchungen trugen umfassend zur Objektivierung der Ergebnisse bei. Diese belegten zudem, daß das aktive Einfärben unter Schmutzgeiern bei weitem nicht so üblich ist wie unter Bartgeiern, bei denen es in Brutpopulatio-



Auch im Fluge sind adulte Schmutzgeier imponierend auffällig, erinnern an Weißstörche.

FOTO: LUTZ LÜCKER

nen nur wenige Vögel gibt, die es nicht praktizieren.

Von 25 in Semproniano gehaltenen Schmutzgeiern zeigten es nur fünf (zwei Brutpaare und ein Einzelvogel). Vielleicht ist aber das Einfärben durch Baden bei Schmutzgeiern deshalb nicht so üblich, weil sie sich weniger durch Baden als vielmehr durch Betupfen schminken (s.u.). Überraschend war auch die in Wahlversuchen ermittelte Farbbevorzugung. Während im Freiland lebende territoriale Schmutzgeier durch auffällige Gelb- und Orange-Färbung auffallen, zeigten die Versuchsvögel keine so eindeutigen Trends. Regelmäßig wurden sowohl Blau und Gelb, weniger Rot und selten Grün gewählt.



Schmutzgeier im dunklen merkmalsarmen Jugendkleid auf der Insel Sokotra (Jemen).

FOTO: VOLKER NEUMANN



Bartgeier beim Einfärben. Der Vogel erhielt nach 20 Jahren Gehegehaltung im Tierpark Dählhölzi, Bern, erstmals die Möglichkeit sich einzufärben und nutzte diese nach einigem Zögern von zweieinhalb Stunden. Das belegt, wie dauerhaft das Einfärben im innerartlichen Verhaltensprogramm fixiert ist.

FOTO: KLAUS ROBIN & RENÉ HEDIGER

4. Funktionalbezüge und Regulative der Einfärbung

Lange versuchte man die Rostfärbung freilebender Bartgeier als ein zufälliges Geschehen mit dem Baden in eisenhaltigen Gebirgsbächen oder dem Kontakt mit entsprechenden eisenhaltigen Untergrundbelägen in Brutgrotten zu erklären. Seit sich aber nun herausstellte, daß die Vögel dabei aktiv und zielgerichtet vorgehen, bietet sich ein erweitertes Spektrum von Erklärungsmöglichkeiten an. Dabei werden Funktionalbezüge wie eine antiparasitäre Wirkung, bakterizide, die Sterblichkeit des Embryos im Ei reduzierende Eigenschaften des Eisenoxids bis hin zur Stimulierung des Immunsystems, thermoregulative Effekte, eine das Gefieder stabilisierende Wirkung, der Schutz vor UV-Strahlung, Tarneffekte und

eine Signalfunktion (s. ARLETTAZ et al. 2002, ROBIN et al. 2003, UNGER 2004 u.a.) diskutiert.

Letztgenanntem Bezug dürfte dabei aber im Rahmen des Sozialverhaltens zur Statusanzeige wohl die entscheidende Bedeutung zukommen (BORTOLOTTI et al. 1996, NEGRO et al. 2000 u.a.). Denn es färben sich nur standorttreue, reviergebundene Bartgeier ein, die das mit zunehmendem Alter immer intensiver tun, was insbesondere auf die oft hochaggressiven Weibchen zutrifft. Auch eine den Paarzusammenhalt fördernde Wirkung könnte eine Rolle spielen. Es gibt nur wenige reviergebundene erwachsene Bartgeier, die dieses Verhalten, das auch noch umherstreifenden Altvögeln ohne Revierbindung abgeht, nicht zeigen. Erklärungsprobleme bereitet zudem auch, warum sich Vögel im dunklen Jugendkleid einfärben. Bei ihnen fällt die „Schminke“ nicht auf und



Adulter Bartgeier mit beschädigtem rechten Flügel in der Zuchtstation Haringsee. Der Vogel wirkt durch die rostgelbe Einfärbung geradezu bunt. Die karminrote Sklera faßt die leuchtend gelbe Iris ein und der in den Bart übergehende schwarze Zügelstreif vermittelt dem Kopfe ein unverwechselbares markantes Profil.

FOTO: WOLFGANG BAUMGART

dieses Verhalten erscheint unmotiviert, denn ihr schlichtes Jugendkleid erfüllt eine Schutzfunktion und ermöglicht den Aufenthalt im Umfeld territorialer Revierpaare.

Beim Schmutzgeier gestalten sich die Verhältnisse noch komplexer. Er ist in südlichen Teilen Eurasiens Zugvogel und oft werden

zwei Jungvögel, die ohne Kainismus friedlich zusammen aufwachsen, flügge. Die heutigen Schmutzgeier Südeuropas sind zur Brutzeit ausgesprochen territorial und bestechen durch eine auffällige gelborange Gefiedertönung, was auf zusätzliches Einfärben zurückgehen dürfte. Um welchen Farbstoff es sich dabei handelt, ist zwar offenbar noch nicht analysiert worden. Es liegt aber nahe, daß dazu ein Eisenhydroxid wie Eisenoxidgelb $\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ genutzt wird, das als Gelbeisenerz in der Natur weit verbreitet ist, doch anders als Roteisenerz auftritt.

Während Roteisenerz als Sediment-Mineral vor allem auf dem Grund langsam fließender Bäche, in Tümpeln und feuchten Kuhlen zu finden ist, stellte ich in Karstgebieten mit Schmutzgeier-Vorkommen Gelbpigmente führendes Wasser vor allem an Sickerstellen aus Felsspalten, an Grotteingängen und in kleinsten Rinnsalen fest. Das könnte auch die Unterschiede in den Schminktechniken bedingen. Bartgeier nehmen ausgiebige Schlammbäder, während sich Schmutzgeier offenbar zu meist lediglich betupfen und die Intensität der Färbung je nach Ergiebigkeit und chemischer Zusammensetzung (Eisenoxide

und -hydroxide kommen oft kombiniert vor) der Farbquelle etwas unterschiedlich ausfällt. Der Einfärbevorgang ist daher noch schwerer als beim Bartgeier zu beobachten.

In ihrer Farbpräferenz unterscheiden sich beide Geier grundsätzlich, und das ist wohl artanzeigend motiviert. Die Rostfärbung des

Bartgeiers korrespondiert mit dessen roter Sklera, deren Farbintensität sich mit der Stimmungslage ändert. Bei erregten oder gar „wütenden“ Bartgeiern wird sie regelrecht „feuerspeiend“. Bisweilen ordnet man diese Rotfärbung auf Grund von Beobachtungsfehlern der Iris zu. Doch die Iris des Bartgeiers ist gelb bis orange.

Schmutzgeier bevorzugen demgegenüber angeborenermaßen Gelb und auch die unbefiederten Kopfpartien einschließlich des Schnabels sind bei territorialen freilebenden Vögeln meist leuchtend gelb bis orange. Diese Färbung der Haut geht auf Karotine (Lutein aus der Gruppe der Xanthophylle), nicht aber auf Eisenoxidpigmente, zurück, die die Geier nicht selbst zu synthetisieren vermögen. Sie werden wohl zumeist mit Pflanzenfresser-Därmen aufgenommen. Leben die Geier aber nun überwiegend von reiner Fleischkost, reicht die Zufuhr nicht aus. Sie müssen dann zusätzlich Exkremate vor allem von Huftieren wie Rindern aufnehmen. Auf dieses Verhalten weisen, so NEGRO et al. (2002), die spanischen Bezeichnungen „churretero“ bzw. „moñiguero“ (Kotfresser) hin.

Während dieses Kotfressen rein „kosmetisch“ motiviert ist, können Schmutzgeier vor allem Kot von Raubsäugetern, insbesondere Großkatzen (aber auch von Menschen), die mit ihrem kurzem Darmtrakt Fleischnahrung nur unzureichend erschließen, auch alimentär nutzen. Auf Grund ihrer hohen Verdauungseffektivität vermögen sie aus diesem noch erstaunlich viel Energie zu gewinnen (HOUSTON 1988).

5. Die Suche nach dem aschblauen Schmutzgeier

Zur Abrundung der Geschehen um die Schmutzgeier-Einfärbung ist die Problematik der aschblauen Schmutzgeier unverzichtbar. GLUTZ et al. (1971) erwähnen sie, ohne ihr aber besondere Beachtung zu schenken. Über ihr Auftreten im Orient berichtet erstmals AHARONI (1932). Er sah „während des Krieges“ (I. Welt-

krieg?) an einem mit Pferdekadavern bedeckten Feld bei der Bahnstation Rajak (Nordsyrien) Dutzende dieser bis heute kaum beachteten Morphe unter hunderten üblich gefärbter Artgenossen und beklagt sich weiter darüber, daß HARTERT entsprechenden Mitteilungen bisher keine Beachtung geschenkt habe. Auch nach KUMERLOEVE (1972) waren solche Vögel damals in der Region nichts Außergewöhnliches.

Eigene Nachforschungen dazu in Syrien, wo ich von 1980 bis 1983 als Entwicklungshelfer in der Landwirtschaft tätig war, blieben ergebnislos (BAUMGART et al. 1995). Schmutzgeier sind inzwischen auch hier zur Rarität geworden und die gesehenen Vögel bestachen zumeist durch ausgeprägte Ockertönungen. Die Suche nach aschblauen Schmutzgeiern blieb ergebnislos.

Ich begann schon fast an ihrer Realität zu zweifeln, denn Nachfragen in Fachkreisen und im Museumsbereich verliefen durchweg ergebnislos. Oft verstand man wohl nicht einmal, worauf ich hinaus wollte. Letztlich wurde ich durch Zufall in der Sammlung des Museums für Naturkunde Berlin selbst fündig. Hier befindet sich der Balg eines aschblauen Schmutzgeiers (Inv.-Nr. ZMB 2000/876, Körperlänge 62,5 cm, Flügelänge 50 cm), der ohne Angaben zur ursprünglichen Herkunft am 12.01.1907 aus dem Berliner Zoo eingeliefert worden ist. Von dort blieben entsprechende Nachfragen aber unbeantwortet.

Diese aschblaue Tönung verteilt sich ohne jeglichen Anflug von Gelb recht gleichmäßig auf alle sonst hellen Federpartien. Es handelt sich offenbar um keine Haftfarbe oder Verschmutzung, sondern eine den Federn eigene Grundfärbung, die auch in Gefangenschaft nicht verlorengeht. Die unbefiederten Kopf- und Vorderhalbspalten lassen noch eine deutliche Gelbfärbung erkennen, was für einen vom Gefieder unabhängigen „Färbungsmechanismus“ spricht (s. o.). Der zum Vergleich auf **Abb. 7** mit dargestellte, auch hinsichtlich der auffälligen partiellen Gelbtönung „normalfarbene“ Vogel (Inv.-Nr. ZMB 2000/877, B 1038)



Abb. 7. Aschblauer Schmutzgeier (unten) im Museum für Naturkunde Berlin (Inv. Nr. ZMB 2000/876, am 12.01.1907 aus dem Zoologischen Garten Berlin eingeliefert). Der zum Vergleich darüber liegend abgebildete, von SCHMITZ um 1917/18 am See Genezareth (Palästina) ohne nähere Datierung gesammelte Vogel (Inv.-Nr. ZMB 2000/877, B 1038), mit seiner partiell auffälligen Gelbtönung auf weißem Gefiedergrund belegt zudem, daß es Anfang des 19. Jh. im Orient auch sich aktiv einfärbende Schmutzgeier gab. FOTO: WOLFGANG BAUMGART

stammt vom See Genezareth (Palästina) und wurde ohne Datierung von SCHMITZ gesammelt, der das Museum 1917/18 belieferte. Dieses Exemplar bestätigt zudem, daß es Anfang des 19. Jh. im Orient auch sich aktiv einfärbende Schmutzgeier gab.

Die aschblaue Morphe steht offenbar, und dafür spricht auch die Schilderung von AHARONI (1932), mit den einstigen Massenvorkommen der Art im Orient in Verbindung und ist wohl mit deren Erlöschen ausgestorben. Der urbane Bereich und Siedlungsumfelder waren damals von Schmutzgeiern in hoher Dichte besiedelt. Allein in Istanbul flogen bis um 1900 jährlich 1.000 Junggeier aus (KASPAREK 1992). Die danach in Verbindung mit grundlegenden Fortschritten in der Mikrobiologie und Seuchenbekämpfung eingeleitete Hygienisierung

setzte dem ein schnelles Ende. Die Geier konnten bei stark rückläufigem Nahrungsangebot nicht mehr so gesellig sein, sondern gingen mit zunehmendem Revierbedarf untereinander auf Distanz, was zu erheblichen Verschiebungen im Sozialverhalten der Populationen führte. Dem entsprachen distanzierende Gelbfärbungen. Sie bevorzugende, sich schminkende Vögel erlangten selektive Vorteile, während die neben einem verschmutzten Gefieder Geselligkeit fördernde „antigelbe“ aschblaue Morphe offenbar nicht mehr funktionsgemäß war und ausstarb. Eine „Einsicht“ der Vögel in dieses Verhalten ist folglich nicht zu unterstellen, Veranlagtes wird lediglich durch Selektion gefördert oder unterdrückt.

Mit dem Sozialstatus korrelierte verhaltenskundliche Bezüge, deren Grundlagen erst



Die bei der Nahrungssuche sehr geselligen Schmutzgeier von der Insel Sokotra (Jemen), wo gegenwärtig, wie einst in weiten Teilen des Orients, eine rund 1.000 Brutpaare umfassende Lokalpopulation lebt. Die Vögel zeigen nur eine geringe Gelbtönung ihres Gefieders.

FOTO: VOLKER NEUMANN

in den letzten Jahrzehnten erarbeitet wurden, bieten nun Ansätze zur Erklärung des Auftretens der aschblauen Morphe. Dabei erlangt auch die Feststellung einer Blau-Präferenz in UNGERS (2004) Einfärbversuchen besondere Bedeutung. Das offensichtliche Fehlen aschblauer Vögel in dem an einstige Verhältnisse im Orient erinnernden derzeitigen Massenvorkommen auf der Insel Sokotra (Yemen), spricht dafür, daß diese Inselpopulation ohne Anbindung an einstige Regionalpopulationen mit Morphenausbildung neu entstanden bzw. im Entstehen begriffen ist. Die Geier – es wird von etwa 1.000 Brutpaaren ausgegangen – profitieren ernährungsmäßig davon, daß hier Haie in großer Menge gefangen, doch nur deren Flossen verwertet und als Delikatesse nach Ostasien exportiert werden. Der Rest der Kadaver bleibt ungenutzt für die Schmutzgeier liegen (GEDEON & NEUMANN 2004).

Die Zukunft dieser Schmutzgeier-Population ist zumindest in der heutigen Form ungewiß, denn Haie dürften in der derzeitigen Dichte nicht mehr lange verfügbar sein, selbst wenn in absehbarer Zeit Schutzmaßnahmen für sie greifen sollten. Ob es aber, sollten die derzeitigen Verhältnisse erhalten bleiben, über längere Zeiträume auch wieder auf selektivem Wege zur Ausbildung aschblauer Schmutzgeier kommt, bleibt abzuwarten, erscheint aber auf Grund bestehender Veranlagungen und artinterner Programmierungen nicht ausgeschlossen.

6. Kommunikative und signalökonomische Grundlagen der Geier-Einfärbung

Um die Geschehen um die sich schminkenden Geier komplex interpretieren zu können, bedarf es einer universellen interdisziplinären Be-

trachtungsweise. Eine Mathematisierung und statistische Verifizierung von Fakten und Befunden, wie die derzeitige Vogelkunde zumeist ihre Wissenschaftlichkeit ableitet, bildet dafür lediglich die Grundlage, reicht aber letztlich nicht aus. Auch bei UNGER (2004) findet sich entsprechendes, da sonst eine Diplom- oder Doktorarbeit kaum noch durchgeht. Doch darüber hinaus sind neue Lösungen auf interdisziplinärer und systemtheoretischer Grundlage bis hin zu Intuitionen gefragt. Nach der Allgemeinen Systemtheorie Ludwig v. BERTALANFFYS (1901-1972) lassen sich Prinzipien, die in einer Klasse von Systemen gefunden werden, auch auf andere Systeme übertragen, was natürlich eine Vertrautheit mit unterschiedlichen Systemen voraussetzt. Das sollte auch bei der Klärung ornithologischer Grundsatzfragen künftig verstärkt genutzt werden.

6.1. Möglichkeiten und Grenzen optischer Signale in der Greifvogel-Kommunikation

Greifvögel kommunizieren untereinander über optische (im Gefieder und an anderen Körperpartien auffällig plazierte Merkmale), akustische (Rufe) und kinematische Signale (genormte Bewegungsabläufe). Dabei werden optische Signale aus Gründen der Signalökonomie – dieser Begriff ist offenbar noch nicht eingeführt – wegen ihres geringen Aufwandes gegenüber akustischen und kinematischen Signalformen von Greifvögeln klar bevorzugt (s. Abb. 8.). Akustische und kinematische Signale kommen erst zum Einsatz, wenn optische Signale aus unterschiedlichen Gründen nicht nutzbar sind.

Einmal plaziert sind optische Signale (BAUMGART 1976, *fenbar artanzeigend motiviert ist.* FOTO: WOLFGANG BAUMGART

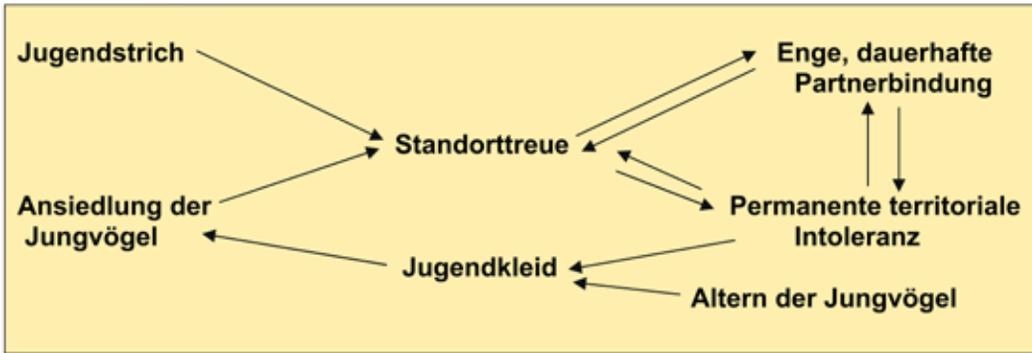
1979a), und das ist ihr grundlegender Vorteil, im Gefieder ohne weiteren Aufwand so lange wirksam, bis sie wieder beseitigt werden. Der entsprechende Zeitraum erstreckt sich meist von Mauser zu Mauser. Zwischenzeitlich, und das ist wiederum ihr wesentlicher Nachteil, können sie nur geringgradig, etwa durch Ausbleichen oder Abrieb (Abrasion) verändert werden. Auch unbefiederte Körperpartien wie Wachshäute, Fänge oder auch Halswurzelflecke übernehmen bei Geiern eine derartige Funktion. Dabei ist die Gelbtönung von Wachshaut und Fängen sogar in relativ überschaubaren Zeiträumen wandelbar. Doch da sie nur über kurze Entfernungen wahrzunehmen sind, bleiben die Einsatzmöglichkeiten beschränkt.

Überwiegend standorttreue und dann ganzjährig territoriale Greifvogelarten können sich folglich ein kontrastiertes, signalwirksam auffälliges Alterskleid, das bei kleineren Arten in der Regel in der ersten Mauser, bei größeren, langlebigen oft erst nach Jahren angelegt wird, leisten, je nachdem, wann sie geschlechtsreif und damit meist auch standorttreu werden. Ihr



Abb. 8. Der unbefiederte Kopf-Hals-Bereich des aschblauen Vogels läßt noch eine deutliche Gelbfärbung erkennen, die durch über den Verdauungstrakt aufgenommene Karotine bedingt offenbar artanzeigend motiviert ist. FOTO: WOLFGANG BAUMGART

Abb.13.



Die Darstellung der Funktion des Jugendkleides bei Greifvögeln als Regelkreis

Der „Jugendstrich“, die Dispersion der Jungvögel zur Suche eines eigenen Reviers, wird in durch Standorttreue und permanente territoriale Intoleranz (Regelstrecke bzw. Regelgröße) stabilisierten Populationen von Arten wie dem Schmutzgeier zum Risiko (Störgröße). Ein an sozialen Auslösern armes Jugendkleid (Regler) senkt dieses und garantiert über das allmähliche Altern der Jungvögel (Führungsgröße) deren Ansiedlung (Stellgröße) und Eingliederung in die Brutpopulation (nach BAUMGART 1979a).

schlichteres Jugendkleid ermöglicht immaturren Vögeln das unbehelligte Durchstreifen und den Aufenthalt in Altvogelrevieren. Die mit ihrer Eingliederung in die Brutpopulation der Altvögel verbundenen Prozeßabläufe veranschaulicht nebenstehender Regelkreis (s. Abb. 13).

Für das Alterskleid kleinerer und mittelgroßer Greifvögel ist zumeist eine stärker kontrastierte Querbänderung (stationäres Distanzkleid), im Jugendkleid dagegen eine unauffälligere Längsfleckung (mobiles Distanzkleid) bezeichnend. Diese bedarf zur Präsentation des Hochkreisens, während im Tiefflug durch eine neutrale Oberseite Anonymität gewahrt bleibt. Dieses graduell gut modulierbare Querbänderungs-Längsfleckungssystem wird auch zwischenartlich verstanden und ebenso von tagaktiven Eulen und Raubmöwen genutzt. Persische Sperber-Fänger halten junge Rotrückenwürger als Lockvögel, die von durchziehenden Sperbern nur angejagt werden, wenn sie diesen den Rücken

zukehren. Drehen sie sich aber um und zeigen die gebänderte Unterseite, so brechen Sperber selbst unmittelbar vor dem Zugriff ihre Attacke sofort ab (KNÜWER & VOHWINKEL 2004).

Zur artspezifischen Untersetzung dieser von vielen Arten mit analogem Funktionsbezug sowohl distanzierend als auch aggressionsauslösend genutzten Grundstrukturen bedarf es aber noch artanzeigender Zusatzstrukturen, die sich zumeist am Kopf (Bartstreifen, Überaugenstreifen)



Neuntöter (*Lanius collurio*) mit gebänderter Unterseite, die auf anjagende Sperber abweisend wirkt (s. Text).

FOTO: SÖNKE MÖRSCH



Dunkelmorphiger Mäusebussard mit reduziertem Signalstatus. Hier wurde die Auffälligkeit der zwar noch erkennbaren Längsfleckung und Querbänderung durch Ausweitung und Dekontrastierung durch Selektion erheblich gesenkt. Bei hellmorphigen Bussarden führen Zeichnungsreduzierung und Ausbleichen alternativ zum gleichen Ergebnis. FOTO: LUTZ LÜCKER

*Nicht nur Greifvögel sondern auch tagaktive Eulen, wie hier die Sperbereule (*Surnia ulula*), nutzen das hervorragend modulierbare Querbänderungs-Längsflecken-Muster als Signalsystem; sie sind dann meist weniger „stimmbegabt“.* FOTO: LUTZ LÜCKER

fen u.a.) oder wie bei Rotfuß- und Amurfalken in den Flügeln befinden. Große Greifvögel nutzen statt der Längsfleckung und Querbänderung andere, flächige Signalmuster, wie etwa gelbe Nackenflecken bei *Aquila*-Adlern oder helle Kopf- und Stoßfärbungen bei Seeadlern.

Der Signalstatus von Gefiedermerkmalen hat, da kaum wandelbar, dem tiefsten Distanzierungs- und Aggressionsgrad zwischen zwei Mäusern zu entsprechen. Arten, die ihr Verhalten saisonal ändern, zur Brutzeit territorial, auf dem Zuge dagegen gesellig sind, müssen den Signalstatus ihres Gefieders auf den eines unauffälligen „Geselligkeitskleides“ reduzieren.

Das passiert je nach Umweltgegebenheiten auf hellem oder dunklem Wege durch Morphenausbildung (BAUMGART 1974). Diese Signalstrukturen verschwinden selektiv über Generationen sowohl durch Aufhellung oder im gegenteiligen Fall durch Ausdehnung und Untergrund-Nachdunklung. Große Arten reduzieren den Signalstatus anders und die helle Morphe des Schelladlers (*Aquila clanga*) (s. WEICK 1980) entsteht beispielsweise offenbar dadurch, daß der hellgelbe Nackenfleck signalreduzierend auf den ganzen Körper ausgedehnt wird.

Durchlaufen Arten mit reduziertem Signalstatus im Gefieder, der auf dem geselligen Zug von Vorteil sein kann, während der Brutzeit eine territoriale Phase, sind Änderungen am

Signalstatus des Gefieders nahezu ausgeschlossen. Das erfordert ein Ausweichen auf die anderen beiden Kanäle. In kleinen und unübersichtlichen Revieren wird Territorialität meist durch Rufe angezeigt (z.B. Schreiadler oder Mäusebussard). Bei weiträumigen und zugleich übersichtlichen Territorien sind dazu auch über große Entfernungen auffällige, hochgradig artspezifische Flugspiele erforderlich. Die vielen Greifvögeln eigenen Girlandenflüge unterliegen dabei mannigfaltigen, artspezifischen Abwandlungen (s. BAUMGART 1979b).

6.2. Das Signalmanagement von Bart- und Schmutzgeier

Der Signalstatus des Gefieders dieser einschließlich des Palmgeiers (*Gypohierax angolensis*) als Gypaetinae erfassbaren ursprünglichen Geier-Gruppe weist einige Besonderheiten auf, die über den Rahmen der vorstehend dargelegten Grundbezüge hinausgehen. Als große Arten nutzen sie nicht das Querbänderungs-Längsfleckungs-System, das beim Schmutzgeier als feine Sperberung in den Spitzen von Nacken-, Hals- und Körpergefieder zumindest angelegt ist (GLUTZ et al. 1971), sondern flächig ausgedehnte Gefiedermerkmale. Daß auch sie aus energieökonomischen Gründen offenbar optische Signale bevorzugen, zeigt sich noch an ihrer geringen Stimmbegabung. Flugspiele über ein „normales Hochkreisen“ hinaus wurden zwar vor allem beim Schmutzgeier in Form eines „Zickzack-Fluges“ oder von Sturzflügen und nachfolgendem Aufsteilen schon beschrieben (GLUTZ et al. 1971, CRAMP & SIMMONS 1980, UHLIG & UHLIG 2000, BAUMGART 2001). Doch spezifische, artanzeigende Komponenten, wie etwa ein abgewandelter Girlandenflug fehlen. Solche Flugaktivitäten können auch ohne Bezug zu Brutzeit und Horstplatz je nach „Stimmungslage“ ausgeführt werden.

Als Abfall-, Reste- und Kleingutsammler benötigen diese Geier während der Brut und Jungenaufzucht außerhalb der urbanen Sphäre dauerhaft besetzbare, weite Einzugsbereiche, in

denen sie über die erforderliche Revierkenntnis und -effektivität verfügen. Sie sind folglich – und das dokumentiert die klare Differenzierung zwischen Jugend- und Alterskleid – auf Standorttreue und – anders als die in hohem Grade gesellig agierenden modernen Greifvogelgeier (Aegypiinae) – ausgesprochen auf Territorialität programmiert.

Diese Verhaltensnormen werden vom Bartgeier nahezu durchgängig beibehalten. Doch auch er muß in Notzeiten zeitweilig seine Territorialität aufgeben und sich umherstreifend mit anderen adulten Artgenossen gemeinsam – für immature Vögel ist das sogar die Regel – ergiebige Nahrungsquellen teilen. Die Bartgeier der Karpaten, die – wie die der Alpen auch – auf Grund schwindender Ernährungsgrundlage früh ausstarben, verstrichen beispielsweise einst weit in die Ebene. Am Wasenplatz von Brasov (Kronstadt) z.B. hielten sich laut FISCHER (1974) im Winter 1860 beispielsweise 14 Bartgeier auf.

Der Schmutzgeier durchlief – wohl auch mit bedingt durch seinen Anschluß an den Menschen und das in dessen Siedlungs-Umfeld erwachsende reiche Nahrungsangebot – noch erheblichere Wandlungen im Sozialverhalten. Auch Vögel im Alterskleid sah man im Orient und in Südeuropa an Wasenplätzen und Abfalldeponien mit ihrem reichen Nahrungsangebot ausgesprochen gesellig agieren. Das Alterskleid verlor unter diesen Lebensbedingungen wohl durch Gewöhnung seine Funktion als Distanzkleid. Daß es eine solche hat, zeigten mir ohne engen Anschluß an den Menschen lebende „Wildnisgeier“ in Bulgarien und im Nahen Osten, die zwar auch Zugvögel, doch während der Brutzeit ausgesprochen territorial sind. Kämpfe zwischen rivalisierenden Vögeln um einen Horstplatz und das umgebende Revier ziehen sich teilweise über Tage hin. Und durch engagierte Angriffe können auch Steinadler auf Distanz gehalten werden (BAUMGART 1991, 2005), was insofern verwundert, weil man ein solches Verhalten diesen ansonsten recht harmlos wirkenden kleinen Geiern gar nicht zutraut.

Unter diesen äußerst variablen Lebensbe-

dingungen scheinen optische, sich in Gefiedermerkmalen manifestierende Signalstrukturen an sich ausgeschlossen, zumal Geier generell lange Mauserintervalle haben. Der Wechsel des Großgefieders kann sich über zwei bis drei, der des Kleingefieders gar über vier Jahre hinziehen. Hinzu kommt, daß die Mauser bis zu 5% des Energiebudgets verbraucht, verkürzte Mauserintervalle also schon aus der Sicht des Energiehaushaltes nicht anzustreben sind (HOUSTON 1975).

Es spricht nun einiges dafür, daß das Alterskleid von Bart- und Schmutzgeier an Signalwirksamkeit eingebüßt hat, in „normaler Ausführung“ nicht mehr so ausgesprochen distanzierend wirkt und einen gewissen, teilweise sogar hohen Grad an Geselligkeit zuläßt. Jedoch dort, wo beide Geier in ausgedehnten Brutrevieren auf ursprüngliche Weise als Abfall- und Kleingutsammler agieren, sich in ihren Brutrevieren wirklich heimisch fühlen, erreichen sie durch Einfärben eine Aufwertung. Sie legen sich so ein hochgradig signalwirksames und distanzierend aufgewertetes „zweites Alterskleid“ zu. Eine solche Form des Umganges mit optischen Signalstrukturen erscheint verblüffend und ist wohl auch einmalig. Denn diese ursprünglichen Geier orientieren sich in ihrem Signalmanagement nicht wie die meisten anderen Greifvögel an eventuell im Zwischenmauser-Zyklus zu erwartenden reduzierten „Signalanforderungen“, sondern gehen den umgekehrten Weg und sind in der Lage, falls es ihr Sozialverhalten erfordert, draufzusatteln.

Während es beim Bartgeier aber dabei bleibt, hat der Schmutzgeier noch einen „Plan B“ mit dem alle weiteren denkbaren Lebensumstände bis hin zur ausgesprochenen Geselligkeit abgedeckt werden können. Wenn er in Massenvorkommen im urbanen Umfeld oft völlig verdeckt auftritt, bisweilen ein Alterskleid trägt, das dadurch fast dem Jugendkleid nahe kommt, könnte das nicht nur als Ausdruck verminderter Körperpflege und Reinlichkeit, sondern zugleich als eine Form des negativen Abschminkens distanzierender Gefiedermerkmale gewer-

tet werden. Auf dieser Linie liegt wohl auch das frühere Auftreten aschblauer Schmutzgeier im Orient, die mit dem Erlöschen einstiger urbaner Massenvorkommen verschwanden.

Dabei wirkt diese im Gefieder enthaltene, nicht nur anhaftende Färbung offenbar als „antigelb“ wohl auch „anti-distanzierend“ und damit geselligkeitsfördernd. In diesem Sinne läßt sich nicht nur die möglicherweise „absichtlich tolerierte“ Verschmutzung des Gefieders, sondern auch die Präferenz für Blautöne in den Einfärbungs-Experimenten von UNGER (2004) interpretieren. Da diese aschblaue Morphe aber offenbar restlos ausgestorben ist und kaum Hoffnung besteht, daß sie sich noch irgendwo, wie etwa in dem noch bestehenden bzw. sich neubildenden Massenvorkommen auf Sokotra erhalten hat, sind entsprechende Mutmaßungen nicht mehr direkt überprüfbar.

Bemerkenswerterweise zeigen die aschblauen Schmutzgeier aber weiterhin eine gelbe, auf Karotine zurückgehende Färbung kahler Kopfpartien. Damit scheint das aufgezeigte Prinzip einer Trennung von meist am Kopf placierten artanzeigenden und am Körper getragenen zustandsanzeigenden Merkmalen gewahrt. Beim Bartgeier könnten die gleichfalls sehr auffälligen Zeichnungsmerkmale am Kopf einschließlich der karminroten Sklera auf eine analoge artanzeigende Funktion hinweisen. Denn auch wenn der Bartgeier heute als Unikat erscheint, ist es durchaus denkbar, daß sein Verwandtenkreis vor Auftreten der modernen Greifvögel wesentlich weiter gefächert war und es zwischen damals möglicherweise mehreren ähnlichen Arten spezifischer Abgrenzungsmechanismen bedurfte. Sein Bart stellt sich als Verlängerung des dunklen Streifens zwischen Auge und Schnabelansatz dar und erlangte seine Rolle als Pinsel beim Einfärben in „Doppelfunktion“.

Für einen Prozeß artlicher Abgrenzung der einstigen aschblauen Schmutzgeier von der weiter Gelb bevorzugenden Teilpopulation gibt es keine Hinweise. Es ist nicht einmal bekannt, ob sie sich vermischt oder bereits separiert verpaarten. Für ersteres spricht, daß sie noch die-

selben artanzeigenden Signale benutzen, so wie auch heute etwa bei Schneegänsen Vögel der weißen und der blauen Morphe am Kopf und Hals stets artanzeigend weiß bleiben (ALDERFER 2006) und so, wie bei Morphen üblich, keine klare Fortpflanzungsisolierung besteht.

Letztlich stellt sich bezogen auf den Bartgeier noch die Frage, warum sich auch Vögel im dunklen Jugendkleid einfärben, obwohl es auf Unauffälligkeit setzt und die Schminke nicht einmal auffällt. Am ehesten wird das verständlich, wenn man das mit einer noch zeitweilig fortbestehenden, wohl hormoninduzierten Aggressionsmanifestation aus der „Kainismuszeit“ im Nestlingsalter in Verbindung setzt, in der sich die Zahl der Jungvögel durch Geschwistertötung auf einen reduziert.

Dieser Lösungsansatz wird auch durch die Verhältnisse beim Schreiadler (*Aquila pomarina*), als weiterer Art mit extremem Kainismus, gestützt. Dessen Nestlinge bekommen – worauf schon HEINROTH & HEINROTH (1927) hinweisen – ab dem zweiten Lebensstag auffällig gelbe Fänge und das Jugendkleid zierte später als „Kainszeichen“ (BAUMGART 1980) ein gelber Nackenfleck. Dabei sind gelbe Nackenpartien bei anderen *Aquila*-Arten an sich nur für Altvögel bezeichnend. Wie bei jungen Schreiadlern wirkt offenbar auch bei jungen Bartgeiern die im frühen Nestlingsstadium durchlaufene extreme Aggressions-Phase hormongesteuert nach und schlägt sich bei ihnen in der an sich für Altvögel charakteristischen und auch sinnvollen Gefiedereinfärbung nieder, die aber bei ihnen unauffällig und so folgenlos bleibt.

7. Diskussion und allgemeine Folgerungen

Daß sich Schmutz- und Bartgeier schminken und so den Signalstatus ihres Gefieders entsprechend den konkreten Lebensbedingungen und daraus resultierenden Zügen ihres Sozialverhaltens – wenn auch ohne wirkliche Einsicht – modifizieren und manipulieren können, eröffnet neue Aspekte zum Verständnis des Si-

gnal-Managements und der Signalfunktion von Gefiedermerkmalen bei Greifvögeln überhaupt. Diese Seite ihrer Biologie bis hin zu den entsprechenden signalökonomischen Grundlagen fand bisher kaum Beachtung.

Das beruht zu erheblichen Anteilen darauf, daß sich die Problematik weder mit dem derzeitigen Funktionalverständnis noch mit den üblichen Experimentierpraktiken, die meist nur auf die Erklärung der Bedeutung einzelner Merkmalsstrukturen hinauslaufen, erschließt. Hier ist ein komplexer Ansatz gefordert, der alle Züge ihrer Verhaltensformen und –normen einschließlich ihrer Dynamik und aller Wechselwirkungen berücksichtigt und außer den Greifvögeln auch andere Artengruppen wie etwa tagaktive Eulen, Raubmöwen, Kuckucke, Würger u.a. einbezieht.

Hinzu kommt, daß das, was wir als Signalstrukturen bewerten, eine Mehrfachfunktion haben kann, die uns zugleich einen evolutiven Ansatz zur Erklärung ihrer Entstehung bietet. Pigment-, insbesondere Melanineinlagerungen im Gefieder vermittelten diesem anfangs wohl vor allem eine höhere Stabilität, die durch besondere Anordnungen noch selektiv gesteigert werden konnte. Daraus resultierten auch zusätzliche Effekte, wie etwa eine anfangs wohl rein zufällige Tarnwirkung besonders strukturierter Anordnungen. In einem dritten Schritt stellte sich dann wohl eine Beziehung zwischen bestimmten Verhaltensweisen und auffälligen äußeren Merkmalen durch Selektion her, weil sich der Ausbau dieser Bezüge lohnte, indem mit geringem Aufwand signalökonomisch effektiv eine nachhaltige Wirkung zu erzielen war.

Versuche, die Bedeutung von Gefiedermerkmalen zu erklären, beschränkten sich zu meist auf einzelne Stufen dieser Entwicklung. Die „Klassiker“ der ornithologischen Systematik, so auch ERWIN STRESEMANN maßen ihnen nur eine evolutionshistorische, systematisch nutzbare Bedeutung ohne jegliche Funktionalbezüge bei. Das kritisiert schon FRITZ ENGELMANN (1928), dessen Augenmerk sich vor allem auf die stabilisierende Wirkung von Pigment-

einlagerungen in Federn richtete. Tarneffekte wie etwa die der Querbänderung und Längsfleckung bei Habicht und Sperber wurden immer wieder ins Gespräch gebracht und FISCHER (1977) weist auf die diesbezügliche Bedeutung der Merkmalstrennung von Ober- und Unterseite hin. Gerade noch von vorn auffällig wird der seine Sitzposition wechselnde, jetzt seinen Rücken präsentierende Wanderfalke von der Felswand geradezu verschluckt.

Die Signalwirkung solcher Merkmale konnte erst mit der Entwicklung der Verhaltenswissenschaften in der zweiten Hälfte des 20. Jh. zur Diskussion gestellt werden. Die Anregung, über das Jugendkleid als „Hemmkleid“ nachzudenken, vermittelte mir Konrad LORENZ (1963) mit seinem Buch „Das sogenannte Böse. Zur Naturgeschichte der Aggression“. Jugendkleidmerkmale müßten also gegenüber denen von Altvögeln zwangsläufig signalreduziert sein. Weiterführende Überlegungen fußten dann auf den Ausführungen von Otto KLEINSCHMIDT (1958) über Konvergenz und Entwicklungsparallelismus bei Greifvögeln, etwa zu den Gemeinsamkeiten der Unterseitenzeichnung von Habicht und Wanderfalken. Hier konnten Verwandtschaftsbeziehungen nicht die entscheidende Rolle spielen, mußten phyletisch unabhängige Funktionalbezüge von Bedeutung sein.

Die Ergebnisse dieser Betrachtungen fanden in einigen meiner Publikationen (BAUMGART 1974, 1976, 1978, 1979a, 2000, 2008 u.a.) ihren Niederschlag und wurden in der Folgezeit auch mehrfach aufgefrischt, so in diesem Jahrbuch von 1995 (1997) oder auch auf andere Arten – wie etwa die Sperlinge – ausgedehnt (1984, 2003), die ich in meinen einschlägigen Betrachtungen oft als „Kontrollgruppe“ nutze. Sie stießen aber kaum auf Resonanz, da an maßgeblicher Stelle bereits anderweitige Weichenstellungen erfolgt waren. Anfang der 1970er Jahre hatte ich noch Gelegenheit, Professor Erwin STRESEMANN meine Vorstellungen zur Signalfunktion von Gefiedermerkmalen im persönlichen Gespräch darzulegen (BAUMGART 1997b). Der fand das zwar einleuchtend, kam

aber später nicht mehr darauf zurück. Es entsprach offenbar nicht ganz seinen systematisch geprägten Vorstellungen.

Auf einer Zusammenkunft des Berliner Greifvogel-Arbeitskreises im Herbst 2007 wurde die These, daß das Jugendkleid von Habichten aggressionshemmend wirke, als Geheimtip gehandelt. Mein Hinweis, daß schon Heinz BRÜLL (1965) diese Möglichkeit eingeräumt hatte und meine Veröffentlichungen zu dieser Thematik bereits aus den 1970ern stammen, löste lediglich ein gewisses Erstaunen, kaum echtes Interesse aus. In derzeitigen Standardwerken, so bei DEL HOYO et al. (1994) wird auf mögliche Sozial- und Signalfunktionen von Gefiedermerkmalen bei Greifvögeln nur andeutungsweise in Einzelfällen, etwa indem man beispielsweise dem hellen Kehlfleck („bib“) und dem Bartstreifen des Wanderfalken wie auch der Kopfzeichnung des Fledermausfalken (*F. rufigularis*) einen entsprechenden Funktionsbezug unterstellt, eingegangen. Eine systematische Aufarbeitung dieser Thematik wird nicht einmal ansatzweise oder nachvollziehend versucht.

Nach wie vor stehen evolutionshistorische und damit systematische, aus der ersten Hälfte des 20. Jh. stammende Wertungen und Interpretationen zur Bedeutung von Gefiedermerkmalen bei Greifvögeln im Mittelpunkt der Betrachtungen. Damals galten beispielsweise graublau gegenüber braunen Tönungen ebenso wie eine Reduzierung der Bänderung als „progressiv“. Die Morphenausbildung betrachtete man zumeist als Hinweis auf eine noch nicht abgeschlossene Artbildung.

Diese Positionierungen ohne jegliche wirkliche Integration und Berücksichtigung einschlägiger verhaltensbiologischer und funktionaler Aspekte wirken bis in die Gegenwart, bestimmen das Gruppendenken in den biologischen, insbesondere aber ornithologischen Führungsetagen. Die fatalen Folgen der Gruppendynamik in Politik und Wirtschaft insbesondere im Bankenmanagement unterliegen derzeit umfassenden Analysen (s. MÜLLER & WERRES 2008). Die dabei erzielten Ergebnisse sind aber

auch in hohem Maße auf das wissenschaftliche Establishment übertragbar.

Rein phyletischen Ansätzen verhaftet, sieht man in Gefiedermerkmalen keine Signalstrukturen, denen lediglich ein „Gebrauchswert“ zukommt. Wenn kleinere Vertreter der Echten Adler (Aquilinae) wie die Haubenadler (Gattung *Spizastur*) beispielsweise das Signalsystem wechseln, von großflächigen Strukturierungen auf das Querbänderungs-Längsfleckungs-System umsteigen, wird das lediglich als Plesiomorphie, ein Rückfall in eine ursprüngliche Merkmalsausprägung gewertet, ohne signalökonomische Aspekte überhaupt anzudenken (HELBIG et al. 2005). Dabei bilden größenkorrelierte Signalwechsel offenbar einen weiteren Grundbezug optischer Signalsysteme (BAUMGART 1979a), was auch weitere von KOCUM (2006) aufgelistete Fälle aus der Literatur nahe legen.

Die Morphenausbildung gilt nach wie vor lediglich als bevorzugtes gemeinsames Gruppen-Merkmal einiger Unterfamilien wie der Habichtartigen (im engeren Sinne) und Bussardartigen (Accipitrinae bzw. Buteoninae). Darüber hinaus wird ihr aber auch noch ein evolutiver Rang beigemessen. So erörtern WINK & RISTOW (2000), ob die Vorfahren der Baumfalken-Verwandtschaftsgruppe einschließlich Eleonoren- und Schieferfalken (*Falco eleonora* bzw. *F. color*) möglicherweise polymorphe, koloniebrütende Falken, hervorgegangen aus der Hybridisierung eines dunklen und eines hellen Falken waren und der Baumfalken in seiner Entwicklung diese polymorphen Merkmale verlor.

Sofern dabei Funktionalbezüge überhaupt Beachtung finden, steht das Jäger-Beute-Verhältnis als Grundbezug der Greifvogel-Existenz im Mittelpunkt der Erörterungen. Sie gehen meist in Richtung der „apostolischen Selektionshypothese“. Danach könnte die seltenere Morphe auf Grund eines von ihr ausgehenden Überraschungseffektes – sie werden später als Jäger erkannt – einen höheren Jagd-Erfolg haben (s. ROULIN & WINK 2004). Ähnliche Ableitungen bemüht ARCOS (2007) zur Erklärung der Morphenausbildung bei Schmarotzerraubmö-

wen (*Stercorarius parasiticus*). Oft beläßt man es aber auch lediglich bei einer Interpretation der genetischen Manifestation von Morphen, etwa beim Mäusebussard (SCHREIBER et al. 2001). Es ist dann allein schon bemerkenswert, wenn überhaupt funktionelle Bezüge eingeräumt werden. Viel publizierende Autoren legen sich dabei aber in der Regel nicht fest, vertreten teilweise sogar in Veröffentlichungen eines Jahres recht opportunistisch mal diese, mal jene Sichtweise, ohne daß das sonderlich auffällt.

Genetische Erklärungen können faszinieren. „Homeobox“-Gene sind beispielsweise als Transkriptionsfaktoren für die Aufspaltung in helle und dunkelhäutige Wüstenmäuse in Arizona zuständig und Mutationen in diesen Farbgenen (*mcr1*) führen auch zu hellen und dunklen Raubmöwen in arktischen Regionen (MEYER 2008). Die Morphen-Ausbildung bei Greifvögeln dürfte wie bei Eulen – man denke nur an die grauen und braunen Waldkäuze – nach den gleichen Prinzipien ablaufen. Doch die Zufallsphilosophie der Genetiker endet meist dann, wenn es nicht nur um eine Erklärung dafür geht, warum sich unterschiedliche Morphen in Populationen etablieren, sondern wenn zusätzlich hinterfragt wird, warum einmal diese und dann wieder die andere Morphe überwiegt.

Daß in Erörterungen dieses Merkmalskomplexes das neben dem Jagdverhalten für Greifvögel so wichtige Sozialverhalten nahezu völlig unberücksichtigt bleibt, verwundert, da man ihm sonst in Studien leistungsfähiger Prädatoren besondere Beachtung schenkt. Denn bei ihnen besteht ja immer die Gefahr innerartlicher, das Töten von Artgenossen nicht ausschließender Konflikte. Zur Vermeidung dessen wurden von entsprechenden Arten – man denke nur an das bis ins kleinste Detail ausgeklügelte Sozialsystem der Wölfe – wirksame Präventiv- und Schutzmechanismen entwickelt. Allein aus formallogischen Gründen ist auch bei Greifvögeln so etwas zu erwarten. Doch warum werden entsprechende Fragen nicht aufgegriffen und was hindert uns daran, an bereits Vorhandenem anzuknüpfen? Doch dazu fehlt oft nicht nur der

Mut sondern auch die Befähigung zum systemischen Denken. Intuitionen, spontanen nicht auf diskursiver Reflexion beruhenden Erkenntnissen, die auch aus anderen Fachgebieten kommen können, wird selten getraut.

Gerade auf diese baute ich oft bei meiner beruflichen Tätigkeit im Havariemanagement und in der Schadensfallaufklärung, lernte mit ihnen umzugehen. Albert EINSTEIN (MÄDER 2005, NEFFE 2005) sah in ihnen das, was wirklich zählt, während primär faktenorientierte Wissenschaftler sie oft als Spekulationen oder Spinnerei abtun. Gerade bei der hier behandelten Thematik beruht vieles auf Intuitionen aus interdisziplinären Vergleichen.

Es war ein lustiges Feuilleton über Schwarz-Weiß-Malerei in den Medien mit Bezugnahme auf Möglichkeiten einer Beseitigung von Flecken aus Tischtüchern, das mich auf den entscheidenden Lösungsansatz zur Erklärung des Zustandekommens heller und dunkler Morphen als Folge einer alternativen Signalreduzierung bei Greifvögeln brachte. Das kann auf hellem Wege mit Fleckenwasser oder in dunkler Manner durch Einfärben in der Tönung des Fleckes erfolgen (s. BAUMGART 1974). Und die Grundlagen der Signalökonomie, ein bisher kaum übliches Begriffsbild, vermittelte mir eine Sitzung mit Reichsbahnobere Ende der 1970er, an der ich als Toxikologe aus anderen Gründen teilnahm und auf der es auch um die zentrale Auswertung schwerer Unfälle an Bahnübergängen und im Gleisbereich ging. So erhielt ich einen perfekten Einblick in die verfügbaren Signal- und Warnsysteme (Schilder und Baken, Läutwerke und Nebelhörner, kinematische Signalformen bis hin zu Fahnen schwenkenden Bahnwärtern u.a.). Dabei spielte stets auch der Kostenfaktor eine entscheidende Rolle und mir wurde schnell klar, daß der Einsatz von Signalstrukturen bei Greifvögeln und der von Signal- und Warnsystemen bei der Reichsbahn auf vergleichbaren Grundlagen der „Signalökonomie“ beruht, denn beide versuchten wo immer es ging, mit den nur wenig Aufwand erfordernden optischen Signalformen auszukommen. Es fol-

gen die deutlich aufwendigeren akustischen Signale, die sich aber immer noch als wesentlich sparsamer erweisen als kinematische Signalformen. Nun sind Analogieschlüsse zwar keine Beweise. Sie fördern aber die Aufstellung von Hypothesen, die wiederum, so Samuel P. HUNTINGTON (2006/2007), zu einer konstruktiven Art des Fragens führen. Nicht zuletzt verheißt das in aufgezeigter Weise neue Lösungsansätze.

Danksagung:

Für die Bereitstellung herausragender Fotos und Abbildungsvorlagen habe ich den Herren Lutz LÜCKER, Sönke MÖRSCH, Volker NEUMANN, Klaus ROBIN & René HEDIGER sowie im Gedenken an sein überragendes Schaffen als Greifvogel-Dokumentarist und –forscher Willy SUETENS († 14. August 2005) verbindlichst zu danken.

Zusammenfassung

Wie der Bartgeier (*Gypaetus barbatus*) schminkt sich auch der Schmutzgeier (*Neophron percnopterus*) vornehmlich durch recht schnell ablaufendes Betupfen mit seinen vorher in Farbträgern benetzten Halskrausen-Federn. Die dabei bevorzugten gelben Tönungen werden durch Mineralfarben vermittelt (wohl EisenII-oxid und Eisenoxidgelb), die dem Alterskleid einen seinem Territorialverhalten entsprechenden Signalstatus vermitteln („signalmäßig aufgewertetes zweites Alterskleid“). Geselligen Lebensformen wird durch Unterlassen der Gefiederfärbung, durch Gefiederverschmutzung (wie durch Abschminken) und langfristig über die Ausbildung einer inzwischen ausgestorbenen aschblauen (antigelben) Morphe entsprochen, die einst in orientalischen Populationszentren der Art vorkam.

Durch diese Manipulation und Modifizierung seiner Gefiedermerkmale kann der Schmutzgeier in allen Lebensformen optische Signale nutzen, die aus signalökonomischer Sicht wenig Aufwand erfordern. Experimente an Vögeln in

Gefangenschaft zeigten sowohl eine Präferenz für blaue als auch gelbe Tönungen. Hieran anknüpfend werden die Bedeutung optischer Signale und Formen des Signal-Managements bei Greifvögeln aufgezeigt und diskutiert.

Summary

The Egyptian Vulture *Neophron percnopterus* paints itself too – but mostly yellow!

- About Plumage pattern with signal effects and the economy of signal application in raptors

Like the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) the Egyptian Vulture (*Neophron percnopterus*) paints itself by applying yellow mineral dyes (likely IronII-oxid and Ironhydroxids) with the long lanceolated feathers of the nape and lower neck. This enhances the signal status of the adult plumage (“signal-enhanced second adult plumage”) in correlation with its territorial behaviour. Individuals become less conspicuous by omitting “painting” or alternatively placing dirt on their feathers which allows for a more gregarious behaviour. A now extinct ashy blue morph of species arising in former oriental population centres with high abundance of individuals had the same effect.

Manipulation and modification of its plumage pattern are very economical means by which the Egyptian Vulture can change the signal status of its plumage in accordance to different ways of socialization. Birds in captivity demonstrated preference for blue and yellow colouring. The importance of optical signals and different forms of signal management utilized by Birds of Prey are discussed.

LITERATUR:

AHARONI, J. (1932): Bemerkungen und Ergänzungen zu R. Meinertshagens Werk „Nicoll’s Birds of Egypt“- J. Ornithol. 80: 416-424.
 ALDERFER, J. (Ed.) (2006): Complete Birds of North America.- National Geographic Society.- Washington, D. C.

ARLETTAZ, R., P. CHRISTE, P. F. SURAI & A. P. MOLLER (2002): Deliberate rusty staining of plumage in the Bearded Vulture does function precede art?- Animal Behaviour 64: F1-F3.
 ARCOS, J. M. (2007): Frequency-dependent morph differences in kleptoparasitic chase rate in the polymorphic arctic Skua *Stercorarius parasiticus*. – J. Ornithol. 148: 167-171.
 BAUMGART, W. (1974): Zur Ausbildung heller und dunkler Phasen bei Greifvögeln.- Falke 21: 376-385.
 BAUMGART, W. (1976): Signalstrukturen im Greifvogelgefieder.- Urania 52. 8: 48-51.
 BAUMGART, W. (1978): Funktionelle Aspekte des Artbegriffes bei Greifvögeln.- Falke 25: 185-202.
 BAUMGART, W. (1979a): Zur Signalfunktion von Gefiedermerkmalen bei Greifvögeln.- Beitr. Vogelkd. 25: 209-246.
 BAUMGART, W. (1979b): Der Pendelflug des Schreiadlers (*Aquila pomarina* Brehm).- Wiss. Hefte Päd. Hochsch. „W. Ratke“ Köthen, H. 1: 217-224 (Nachdruck: Der Falkner 29/30, 1979/80: 8-11).
 BAUMGART, W. (1980): Steht der Schreiadler unter Zeitdruck.- Falke 27: 6-17.
 BAUMGART, W. (1984): Zur Charakterisierung von Haus- und Weidensperling, *Passer domesticus* und *Passer hispaniolensis*, als „zeitdifferente Arten“- Beitr. Vogelkd. 30: 217-242.
 BAUMGART, W. (1991): Über die Geier Bulgariens. A. Der Schmutzgeier (*Neophron percnopterus*).- Beitr. Vogelkd. 37: 1-48.
 BAUMGART, W. (1993): Der Beitrag der Greifvogelforschung zur Formierung der funktionellen Arttheorie – Greifvögel und Falkneri 1992: 94-101.
 BAUMGART, W. (1994): Lebensformen des Schmutzgeiers (*Neophron percnopterus*) unter limitierten Existenzbedingungen in Südosteuropa.- Greifvögel und Falkneri 1993: 85-90.

- BAUMGART, W. (1997a): Der adaptive Charakter morphologischer Merkmale bei Greifvögeln und ihre taxonomische Relevanz.- Greifvögel und Falkneri 1995: 54-69.
- BAUMGART, W. (1997b): Da müssen Sie doch Stresemann noch gekannt haben? – Berl. ornithol. Ber. 7. 3-11.
- BAUMGART, W. (2000): Zur Realität des Typs, Otto Kleinschmidt und konzeptionelle Trugschlüsse im arttheoretischen Denken des 20. Jahrhunderts aus greifvogelkundlicher Sicht.- Greifvögel und Falkneri 1999: 143-170.
- BAUMGART, W. (2001): Europas Geier: Flugriesen im Aufwind.- Wiebelsheim.
- BAUMGART, W. (2003): Gedanken zur Sperlingsfrage – Funktionelle Aspekte einer Neubewertung des Verhältnisses zwischen Haus-, Weiden- und Italiensperling (*Passer domesticus*, *P. h. hispaniolensis* und *P. h. italiae*).- Orn. Mitt. 55: 320-336.
- BAUMGART, W. (2005): Von gelb-geschminkten, schmutzigen und aschblauen Schmutzgeiern *Neophron percnopterus*.- Ornithol. Mitt. 57: 229- 240.
- BAUMGART, W. (2008): Was macht den Präriefalken *Falco mexicanus* zum Hierofalken? Greifvögel und Falkneri 2007: 154-192.
- BAUMGART, W., S. D. SIMEONOV, M. ZIMMERMANN, H. BÜNSCHE, P. BAUMGART & G. KÜHNAST (1973): An Horsten des Uhus (*Bubo bubo*) in Bulgarien. I. Der Uhu im Iskerdurchbruch (Westbalkan).- Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden 32. 14. 203-247.
- BAUMGART, W., M. KASPAREK & B. STEPHAN (1995): Die Vögel Syriens: eine Übersicht.- Heidelberg.
- BERTHOLD, P. (1967): Über Haftfarben bei Vögeln: Rostfärbung durch Eisenoxid beim Bartgeier und anderen Arten.- Zool. Jb. Syst. 93: 507-595.
- BORTOLOTTI, G., J. J. NEGRO, J. L. TELLA, T. MARCHANT & D. M. BIRD (1996): Sexual dichromatism in birds independent of diet, parasites and adrogens.- Proc. R. Soc. London B., 263: 1171-1176.
- BRÜLL, H. (1965): Das Leben deutscher Greifvögel.- Stuttgart.
- CRAMP, S. K. & E. I. SIMMONS (1980): Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the western Palearctic.- Oxford.
- DEL HOYO, J., A. ELLIOT & J. SARGATAL (1994): Handbook of the birds of the world. Vol. 2.- Barcelona.
- ENGELMANN, F. (1928): Die Raubvögel Europas.- Neudamm.
- FISCHER, W. (1974): Die Geier, NBB 311.- Wittenberg Lutherstadt (2. Aufl.).
- FISCHER, W. (1977): Der Wanderfalk (*Falco peregrinus* und *F. pelegrioides*), NBB 380.- Wittenberg Lutherstadt.
- FREY, H. & N. ROTH-CALLIES (1994): Zur Genese der Haftfarbe (Rostfärbung durch Eisenoxid) beim Bartgeier, *Gypaetus barbatus*.- Egretta 37: 1-22.
- GEDEON, K. & V. NEUMANN (2004): Vorkommen, Lebensweise und Gefiederfärbung des Schmutzgeiers *Neophron percnopterus* auf der Insel Sokotra (Jemen).- Ornithol. Mitt. 56: 362-366.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (Hrsg.) (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, 4, *Falconiformes*.- Frankfurt a. M.
- HEINROTH, O. & M. HEINROTH (1927): Die Vögel Mitteleuropas Bd. 2).- Berlin.
- HELBIG, A. J., A. KOCUM, I. SEIBOLD & M. J. BRAUN (2005): A multi-gene phylogeny of aquiline eagles (Aves: Accipitriformes) reveals extensive paraphyly at the genus level.- Mol. Phylogenet. Evol. 35: 147-164..
- HOUSTON, D.C. (1975): The moult of the white-backed and Rüppell's griffon vulture *Gyps africanus* and *G. rueppelli*.- Ibis 117: 474-488.
- HOUSTON, D. C. (1988): Digestive efficiency and hunting behaviour in cats, dogs and vultures.- J. Zool., London 216: 603-605.
- HOUSTON, D. C. (1993): The characteristics of the cosmetic soils used by Bearded Vultures

- Gypaetus barbatus* .- Bull. B. O. C., 113: 260-262.
- HUNTINGTON, S. P. (2006/2007): Kampf der Kulturen.- SPIEGEL-Verlag, Hamburg.
- KASPAREK, M. (1992): Die Vögel der Türkei.- Heidelberg.
- KLEINSCHMIDT, O. (1958): Raubvögel und Eulen der Heimat.- Wittenberg-Lutherstadt.
- KNÜWER, H. & R. VOHWINKEL (2004): Sperberberingung in Nordost-Anatolien im September 2003.- Tinnunculus 1/2004, H. 19: 50-55.
- KOCUM, A. (2006): Phylogeny der Accipitriformes (Greifvögel) anhand verschiedener nuklearer und mitochondrialer DNA-Sequenzen.- Diss. Univ.-Greifswald.
- KUMERLOEVE, H. (1972): Brutstatus der Greifvögel (Falconiformes) im vorderasiatischen Raum (Türkei – Syrien – Libanesische Republik).- Tier und Umwelt 8: 10-22.
- LAWICK-GOODALL, J. VAN & H. VAN LAWICK-GOODALL (1966): Use of Tools by the Egyptian Vulture, *Neophron percnopterus*.- Nature 212: 1468-1469.
- LORENZ, K. (1963): Das sogenannte Böse (Zur Naturgeschichte der Aggression).- Wien.
- MÄDER, A. (2005): Jonglieren mit Raum und Zeit, Jubiläum einer Revolution – vor hundert Jahren entdeckte Albert Einstein seine Relativitätstheorie.- Berliner Zeitung Nr. 15. 19. Jan. 2005, S. 14.
- MEYER, A. (2008): Danken wir den Fischen mit fünf Fingern.- FAZ.Net Feuilleton 13- Dez. 2008. 17:14.
- MÜLLER, E. & T. WERRES (2008): Absturz der Superstars.- manager magazin 6/2008 v. 30.05.2008: 52. (<http://wissen.manager-magazin.de/dokument/63/65/dokument.html>)
- NEFFE, J. (2005): Einstein. Eine Biographie.- Hamburg.
- NEGRO, J.J., A. MARGALIDA, F. HIRALDO & R. HEREDIA (2000): A new behavioural hypothesis to explain the cosmetic colouration of Bearded Vultures (*Gypaetus barbatus*).- Bearded Vulture Reintroduction into the Alps – Annual Report 1999: 81-83.
- NEGRO, J.J., J.M. GRANDE, J.L. TELLA, J. GARRIDO, D. HORNERO, J.A. DONAZAR, J.A. SANCHEZ-ZAPATA, J.R. BENITEZ & M. BARCELL (2002): An unusual source of essential carotenoids.- Nature 416:807-808.
- ROBIN, K., J. P. MÜLLER & T. PACHLATKO (2003): Der Bartgeier.- Uznach (CH).
- ROULIN, A. & M. WINK (2004): Predator-prey relationship and the evolution of colour polymorphism: a comparative analysis in diurnal raptors.- Biological Journ. Linnean Soc. 81: 565-578.
- SCHREIBER, A., A. STUBBE & M. STUBBE (2001): Common Buzzard (*Buteo buteo*): A raptor with hyperpolymorphic plumage morphs, but low allozyme heterozygosity.- J. Ornithol. 142: 34-48.
- SEIBOLD, I. (1994): Untersuchungen zur molekularen Phylogenie der Greifvögel anhand von DNA-Sequenzen des mitochondrialen Cytochrom b-Gens.- Dissertation, Univ. Heidelberg.
- SEIBOLD, I. & A. J. HELBIG (1995): Evolutionary history of New and Old World vultures inferred from nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene.- Phil. Trans Roy. Soc. London B 350: 163-178.
- TERRASSE, J.-F., M. TERRASSE & Y. BOUDOINT (1960/61): Observations sur la reproduction du Vautour fauve, du Percnoptere et du Gypaete barbu dans les Basses-Pyrenees.- Alauda 28: 241-257, 29: 1-24.
- UHLIG, R. & S. UHLIG (2000): Beobachtungen zum Balzflug des Schmutzgeiers *Neophron percnopterus*.- Limicola 14: 184-189.
- UNGER, C. (2004): Über die Haftfärbung des Schmutzgeiers *Neophron percnopterus* (Linne, 1758).- Diplomarbeit Universität Wien.
- WEICK, F. (1980): Die Greifvögel der Erde.- Hamburg & Berlin.
- WINK, M. & D. RISTOW (2000): Biology and molecular genetics of Eleonora's Falcon *Falco eleonora*, a colonial raptor of Mediterranean islands.- In: R. D. CHANCELLOR & B.-U. MEYBURG (2000): Raptors at Risk, WWGBP, Hancock-House, S.653-668.