

ZOOLOGISCHE ABHANDLUNGEN

Staatliches Museum für Tierkunde Dresden

Band 50/Suppl.

100 JAHRE ART-KONZEPTE IN DER ZOOLOGIE

Nr. 11

Ausgegeben: 10. Dezember 1998

Leistungsdifferenzierungen bei Greifvögeln und ihre Bedeutung für artliche Existenz und Artbildung (Aves: Falconiformes)¹⁾

Mit 2 Schemata

WOLFGANG BAUMGART

Abstract. Performance differentiations in birds of prey and their importance for existence and origin of species (Aves: Falconiformes). – The contribution of functional species concept investigations in eliminating existing deficiencies in understanding the ecofunctional reality of species as performance and efficiency determined dual systems is outlined. Of special importance in this context is the interpretation of phenotype as performance type (performance unit) and the part of alternative performance optimization (AL) in the process of species distinction. Used (and newly created) terms are explained by raptorological examples.

Kurzfassung. Der Beitrag funktioneller artkonzeptioneller Betrachtungen zur Behebung bestehender Defizite im Verständnis der ökofunktionellen Realität von Arten als leistungs- und effektivitäts-determinierte duale Systeme wird umrissen. Besondere Bedeutung kommt dabei der Interpretation des Phänotyps als Leistungstyp und der Alternativen Leistungsoptimierung (AL) im Artbildungsprozeß zu. Erläuterungen genutzter (und neu gebildeter) Begriffe erfolgen anhand von Beispielen aus der Greifvogelkunde.

1. Einführung

Die Frage nach den die artliche Zusammensetzung lokaler Greifvogelfaunen bestimmenden Gesetzmäßigkeiten lieferte mir den Ansatz für meine funktionellen Studien an Greifvögeln. Umfassende Feldbeobachtungen, ergänzt durch Praxisversuche unter Nutzung falknerischer Techniken, zeigten, daß regionale Greifvogelfaunen sich nicht auf der Grundlage einer Koexistenz ursprünglicher (primitiver) und hoch entwickelter, unspezialisierter und spezialisierter oder in anderer Weise „Sonderbefähigungen“ (Griff- und Bißtöter, Horstbauer und Horstnutzer etc.) aufweisender Arten zusammensetzen. Entscheidend ist stets die räumlich-strukturelle Einordnung in das Umweltgefüge (BAUMGART et al. 1974, BAUMGART 1975).

¹⁾ Nach den beiden Posterbeiträgen des Autors:

„Greifvogelkundliche Grundlagen zur begrifflichen Erfassung der funktionellen Realität von Arten (Ordnung Falconiformes)“ sowie

„Artbildung und alternative Leistungsoptimierung bzw. -separierung bei Greifvögeln (Falconiformes)“

Anschrift des Verfassers:

Dr. Wolfgang Baumgart, Grumbkowstraße 2a, D - 13156 Berlin

2. Arten und Ökofunktionelle Positionen

Grundlegende Bedeutung kommt dabei der Erfassung der den jeweiligen Arten zuzuordnenden Jagdräume zu, ihrem Wesen nach Umweltsegmente von „Nischencharakter“ mit komplexer leistungsplastischer Wirkung. Ihr Rahmen wird sowohl umweltseitig durch räumliche Strukturelemente und zeitliche Relationen im Nahrungsangebot, als auch organismenseitig durch die Kompatibilität der einzelnen Leistungsmerkmale in „Harmonisierung“ zur artlichen Leistungseinheit determiniert. Für die Erfassung dieser wechselseitigen Beziehungen ist die Kenntnis des Funktionsbezuges morphologischer Merkmale Voraussetzung (BAUMGART 1979, 1997b).

Unter den paläarktischen Greifvögeln lassen sich die verbreitetsten Arten bis zur mittleren Größenordnung in fünf Grundleistungskategorien einordnen, die, morphologisch über ihre Körperproportionen klar typologisch umrissen, jeweils eigene Ökofunktionelle Positionen (ÖFP) einnehmen. Im Gegensatz zur taxonomischen Position, die auf einer nach phylogenetischen Kriterien vorgenommenen systematischen Ordnung basiert, kennzeichnet die ÖFP den Platz einer Art im ökologischen Beziehungsgefüge auf der Grundlage ihres durch morphologische, physiologische und Verhaltensmerkmale erfaßbaren Leistungsprofils, das ihr die effektive Nutzung eines raum-zeitlich existierenden, eigenständige Erschließungsformen erfordernden, umweltbedingten Nahrungsangebotes ermöglicht (BAUMGART 1984, 1991, 1997a).

Dabei kann die gleiche ÖFP in geographisch getrennten Räumen von typenanalogen (konvergenten) Arten unterschiedlicher Phylogenese eingenommen werden. Treten solche Arten sympatrisch auf, sind sie zeitdifferent, graduell größenmäßig oder verteilungsmäßig korreliert (BAUMGART 1997a). Welche verbreiteten Arten in der Paläarktis den jeweiligen ÖFP (in zumeist zwei abgestuften Größenordnungen) entsprechen, veranschaulicht Schema 1.

3. Die Rolle des Typs im Leistungsgefüge

Typologische Betrachtungsweisen stoßen in der ornithologischen Systematik - als antidarwinistisch bewertet (HAFFER 1994, 1997a, 1997b) - auf Ablehnung, wobei sich in der Auseinandersetzung mit KLEINSCHMIDT's Formenkreiskonzept (KLEINSCHMIDT 1900, 1926) grundlegende Differenzen zwischen diesem und evolutionären Konzeptionen offenbarten. Dabei wurden jedoch bisher die KLEINSCHMIDT's Postulaten und Interpretationen zugrundeliegenden Sachverhalte zumeist verkannt (BAUMGART 1997c).

Neue Aspekte im Evolutionsdiskurs erwachsen aber vor allem bei Greifvögeln im Ergebnis molekulargenetischer Untersuchungen (SEIBOLD et al. 1993; HELBIG et al. 1994; SEIBOLD 1994; WINK 1995) dadurch, daß bisher oft als Verwandtschaftsgruppen angesehene superspezifische Einheiten, wie etwa die der Hierofalken, sich teilweise als konvergent entstanden erwiesen. Dies unterstreicht zugleich die nach HELBIG (1997) im Rahmen des biologischen Artkonzeptes bestehenden Probleme bei der Behandlung von Para- und Allospezies. Funktionelle Betrachtungen an Greifvögeln, insbesondere aber an Falken, zeigten nun, daß solche bisher als „superspezifische Einheiten“ angesehene, nun aber oft als „adaptive Gruppen“ (CRAMP & SIMMONS 1980; OLSEN et al. 1989) zu bewertende Verbunde ein übereinstimmendes Leistungsgefüge aufweisen. Ihre Ähnlichkeit ist in solchen Fällen nicht konspezifischer, sondern konfunktioneller Natur (BAUMGART 1997a). Ihre artlichen Leistungsmerkmale folgen dabei den Regeln einer funktionellen Hierarchie.

Als Grundelement erweist sich bei allen attackierend jagenden Greifvögeln eine je nach ÖFP unterschiedlich gestaltete Relation zwischen den ihre Jagdflugbefähigungen bestimmenden, bereits von ANDERSON & NORBERG (1981) betrachteten vier Leistungsmerkmalen (Ausdauer, Schnelligkeit, Eigenbeschleunigung und Wendigkeit). Morphologisch werden diese auf faktoriellen Relationen beruhenden, einer internen Harmonisierung unterliegenden Leistungskombinationen über Flügel- und Schwanzlängen-Beziehungen, Flächenbe-

Ökofunktionelle Positionen paläarktischer Greifvögel

(verbreitetste Arten bis zur mittleren Größe)

Verfolgungsjäger im freien Luftraum

Im Flug extrem schnell und ausdauernd, mit geringer aktiver Eigenbeschleunigung (Fallbeschleunigung erforderlich) und Wendigkeit

Wanderfalke *Falco peregrinus*

Baumfalke *Falco subbuteo*

Verfolgungsjäger im bodennahen Bereich

offenes Gelände
Sehr schnell und ausdauernd
mit hoher Eigenbeschleunigung
und Wendigkeit

gedecktes (bewaldetes) Gelände
Sehr schnell und wendig mit extremer
Eigenbeschleunigung, doch nur
geringer Ausdauer

Hierofalken *F. cherrug*
 F. rusticolus
 F. biarmicus

Habicht *Accipiter gentilis*

Merlin *F. columbarius*

Sperber *Accipiter nisus*

Bodenjäger

Gelände mit Ansitzwarten
In allen Flugeigenschaften
durchschnittlich angepaßt
(ohne strenge Gewichtslimitierung)

Gelände ohne Ansitzwarten
Extrem gute Gleitflieger mit
ansonsten durchschnittlichen
Flugeigenschaften (mit strenger
Gewichtslimitierung)

Mäusebussard *Buteo buteo*

Weihen *Circus spec.*

Turmfalke *F. tinnunculus*

-/-

Schema 1: Ökofunktionelle Positionen paläarktischer Greifvögel (verbreitetste Arten bis zur mittleren Größe).

lastungen etc. erfaßbar. Ihr Morphotyp ist somit nicht nur ein Erscheinungs- bzw. Phänotyp, sondern Ausdruck eines äußerst konstanten Leistungstypes (einer Leistungskategorie), der sich nur durch eine alternative Leistungsoptimierung (AL) umschlagartig (sprunghaft) grundsätzlich zu wandeln vermag (s. u.), jedoch graduellen Modulationen unterliegt und regional von Arten unterschiedlicher Phylogenese verkörpert werden kann. Untereinander nicht näher verwandt, kann dabei durch einen analogen Funktionsbezug zwischen entsprechenden Arten eine solche Ähnlichkeit bestehen (wie etwa zwischen dem paläarktischen Saker- und dem nearktischen Präriefalken), daß sie, konvergent (konfunktionell) entstanden, für konspezifisch gehalten werden.

Darin, daß das Gewicht zu allen vier die Jagdflugbefähigung bestimmenden Leistungsmerkmalen negativ korreliert ist, dürfte (über einen so erwachsenden Zwang zur Gewichtsminimierung) auch die Ursache für die gewichts- bzw. größendifferente Aufspaltung

der eine ÖFP einnehmenden Arten sowie auch deren geographische Größenvariabilität und die Ausbildung des größenmäßigen Geschlechtsdimorphismus begründet sein. Als solche größendifferente „Artenpaare“ präsentieren sich Habicht und Sperber, Hierofalken und Merlin oder Wander- und Baumfalke (BAUMGART 1995, 1997b).

Als additiv dem Leistungstyp nachgeordnet und relativ unabhängig von diesem, lokal oft erheblich variierend, erweisen sich die Gefiederfärbung (entsprechend der Umwelttönung), die Zeichnungsmerkmale (sofern sie über einen Signalstatus in Beziehung zum Sozial- und Standortverhalten stehen), der Bau von Schnabel und Fängen (nach Beschaffenheit bevorzugter Beutetiere) etc. In diesem Rahmen offenbaren funktionelle Betrachtungen eine Fülle der der artlichen Existenz (als komplex optimierte Leistungseinheit) zugrunde liegenden Kausalitäts-Bezüge, die im Sinne der kausalen Morphologie (vgl. MOCEK 1998) interpretierbar werden.

4. Funktionelle Aspekte artlicher Vielfalt

Eine stärkere Berücksichtigung funktioneller Bezüge in konzeptionellen Betrachtungen trägt zugleich über zunehmende Erkenntnisse zu den Kausalitäten artlicher Realität zur inhaltlichen Erweiterung einschlägig gebrauchter Begriffe, nachfolgend in den von ECK (1996) gegebenen Definitionen betrachtet, bei. Dies ist auch insofern von Bedeutung, weil beispielsweise nach BUNNEL (1986) viele Falkenarten in Gefangenschaft nahezu uneingeschränkt kreuzbar sind (somit offenbar keine sicheren genetischen Barrieren bestehen), in Freiheit eine solche Abgrenzung aber offenbar auf funktionell-leistungsmäßiger Grundlage gesichert ist. Dadurch offenbart sich auch der Doppelcharakter artlicher Realität, nicht nur in einem evolutionär-genetischen, sondern auch einem ökofunktionellen Kompartiment bestehend, dessen Bedeutung es nachfolgend anhand ausgewählter greifvogelkundlicher Beispiele zu erläutern gilt.

4.1. Multiple Existenzformen

Geographische Vertreter eines Leistungstyps können untereinander in folgender genealogischer und funktioneller Beziehung stehen:

– Isospezies:

Der nahezu weltweit verbreitete Wanderfalke (*F. peregrinus*) erweist sich als genealogisch einheitliche Art mit übereinstimmendem Leistungsprofil (sehr ausdauernd, extrem schnell, beschränkt eigenbeschleunigend und wendig). Die lokalen funktionellen Unterschiede zwischen den eigentlichen Wander- und den Wüstenfalken, bei gleicher ÖFP, sind gradueller Natur (bevorzugte Vertikal- bzw. mehr Horizontaljäger) und rechtfertigen keine artliche Abtrennung (BAUMGART 1989).

– Superspezies:

Als untereinander nahe verwandte Allospezies können die altweltlichen Hierofalken (*Falco cherrug*, *F. rusticolus*, *F. biarmicus* und *F. jugger*) in einer Superspezies zusammengefaßt werden. Sie weisen auch ein übereinstimmendes Leistungsprofil (sehr ausdauernd, schnell, recht eigenbeschleunigend und wendig) auf und nehmen in ihren Arealen jeweils die gleiche ÖFP ein.

– Funktional-, Leistungs- bzw. Konvergenzverbund:

Konvergent entstandene, meist vikarierende konfunktionelle Arten mit übereinstimmendem Leistungstyp und gleicher ÖFP, doch polyphyletischer Genese, stellen sich infolge funktionell bedingter phänotypischer Ähnlichkeit oft als einheitliche systematische Gruppen (etwa Allospezies oder Geospezies) dar, sind aber mangels unmittelbarer Deszendenz

in einem phylogenetischen System ohne taxonomische Relevanz (wie altweltliche Hierofalken mit nordamerikanischem *F. mexicanus* und australischem *F. subniger* oder *F. peregrinus* mit den im Leistungsprofil und in der ÖFP analogen *F. deiroleucus*, *F. fasciinucha* und *F. hypoleucos*). Damit verbietet sich oft auch eine Zusammenfassung in einem höheren Taxon (etwa der „Hierofalken“ als Untergattung *Hierofalco*).

Funktionell werden konvergente Entwicklungen und daraus resultierende konfunktionelle Arten (ganz gleich ob sie allopatrisch, parapatrisch oder graduell leistungskorreliert sympatrisch/syntop leben) mit einem Vorliegen analoger umweltseitiger Leistungsanforderungen erklärbar, die in geographisch separierten Regionen, initiiert vom „Sog der freien Nische“ (MAYR 1967), evolutiv von verschiedenen phyletischen Positionen her ausgegangen sind.

4.2. Kontaktformen leistungstypen-analoger (konfunktioneller) Arten

In Abhängigkeit vom Grad eingetretener genetischer Differenzierung führen sekundäre Areal-Kontakte konfunktioneller Arten, sofern keine Verdrängung erfolgt, nach BAUMGART (1997a) zu unterschiedlichen Ergebnissen:

– Fusion:

Bei genetischer und Leistungs-Kompatibilität verschmelzen die sich kontaktierenden Arten bzw. Populationsgruppen, bleiben in der Gesamtpopulation aber oft noch als Morphen kenntlich (phänotypisch mit *Falco ch. cherrug* bzw. *F. ch. milvipes* übereinstimmende Falken im Areal der jeweils anderen Unterart oder helle „*kreyenborgi*“- und dunkle „*cassini*“-Wanderfalken im südlichen Südamerika).

– Koexistenz:

Basiert offenbar auf genetischer Inkompatibilität und gradueller Leistungsdifferenzierung in folgenden Formen:

- * Parapatrie: Für die meist klare geographische Trennung der Areale ist neben der relativen genetischen Inkompatibilität („Gelegenheit-Bastarde“ möglich) wohl auch eine graduelle Leistungsdifferenzierung als Ursache wahrscheinlich (wie altweltliche Hierofalken).
- * Sympatrie (bzw. Syntopie): Als Ursache für das Zustandekommen von Arealüberlappungen konfunktioneller Arten ist vor allem eine klar ausgeprägte genetische Inkompatibilität anzunehmen. Diese ermöglicht die Ausbildung von korrelierten Subkategorie-Beziehungen auf der Grundlage gradueller Leistungsdifferenzierungen typenanaloger Arten in folgender Form:
 - Zeitdifferente Arten: Turm- und Rötelfalke nutzen korreliert saisonale Diskontinuitäten im Nahrungsangebot (als Stand- und Strich- bzw. obligatorische Zugvögel).
 - Größendifferente Arten: Zumeist syntop verteilt treten neben dem Wanderfalken in Südafrika der Taitafalke (*F. fasciinucha*) und in Australien der Silberfalke (*F. hypoleucos*) auf, nutzen dabei Ressourcen unterschiedlicher Ergiebigkeit.
 - Verteilungskorrelierte Arten: Diese Arten unterscheiden sich in der Raumnutzung bei der Nahrungssuche, betreiben diese überwiegend solitär bzw. gesellig (Geier: Kuten- und Gänsegeier, Milane: Schwarz- und Rotmilan) oder brüten (oft damit gekoppelt) in unterschiedlicher Verteilung (einzeln brütende Turm- und koloniebrütende Rötelfalken bzw. Kuten- und Gänsegeier).

Zwischen so korrelierten Arten lassen sich weder verabsolutierbare leistungsmäßige noch ökologische Differenzierungen (Segregationen) ermitteln. Ein (aus welchen Gründen auch immer) eintretender Bestandsrückgang der einen Art führt zumeist (in bemerkenswerter Kompatibilität) über graduell leistungsmäßige bzw. ökologische Modulation der anderen zur weitgehenden Gesamtbestands-Kompensation.

4.3. Sonderfälle der Modifikation im Leistungstyp

Eine klare leistungstypologische Zuordnung von Arten kann durch eine Reihe von Sonderfällen wie folgt erschwert werden:

– Typenübergreifende Arten:

Sie vertreten bei limitierten Ressourcen unter Effektivitätsverlust intermediär mehrere Arten unterschiedlichen Leistungstyps (wie der Maorifalke *F. novaeseelandiae*).

– Typenerweiterte Arten:

Sie nutzen limitiert anfallende Ressourcen partiell für fehlende „Doppelgänger-Arten“ mit (wie die gerfalkenähnlichen Wanderfalken, *F. peregrinus pealei*, Nordamerikas).

– Typendifferente Arten:

Als funktionelle Äquivalente besetzen sie mit unterschiedlichen Leistungsprofilen in geographisch getrennten Zonen die gleiche ÖFP. Als Bodenjäger im Gelände mit Ansitzwarten können sowohl Bussarde (*Buteo*) als auch rüttelnde Groß-Falken (*Falco berigora*) mit unterschiedlichen Strategien zur Überbrückung von Nahrungsengpässen durch Hungern bzw. Steigerung der Jagflugbefähigung fungieren.

Zonale Variabilität (Proportions-Modulation, Morphenausbildung) wird oft als mikroevolutiver Ansatz gedeutet, ist aber meist nur Folge eines graduellen Effektivitätswandels bzw. weist auf das Vorliegen einer selektions-neutralen Zone für ein bestimmtes Merkmal hin (BAUMGART 1997b). Letztlich induzieren wachsende Ressourcen eine effektivitätssteigernde artliche Aufspaltung, entsprechend restriktive Entwicklungen dagegen eine Rückführung auf wenige, in Teilbereichen geringer effektive „Universal-Arten“.

5. Funktionelle Aspekte der Artbildung

Mit den sich abzeichnenden Möglichkeiten einer leistungsmäßigen bzw. ökofunktionellen Definition von Greifvogelarten stellt sich zugleich auch die Frage nach Charakter und Formen sich im Prozeß der Artbildung vollziehender Leistungsveränderungen. Funktionelle Betrachtungen zum Artproblem führten mit der Feststellung, daß Artbildung sich stets auch auf eine Änderung im Leistungsgefüge, den grundlegenden Befähigungen zur Absicherung der artlichen Existenz erstreckt, zu neuen Ansätzen. Danach geht Artbildung stets mit einem grundlegend qualitativen, Unterartbildung mit einem graduell quantitativen Leistungswandel einher (BAUMGART 1978, 1992, 1997a, 1997b).

Greifvögel eignen sich zur Erarbeitung entsprechender Modellkonzeptionen wohl vor allem deshalb, weil ihr Grundleistungspotential primär über ihre lokomotorischen Jagdflugbefähigungen auch morphologisch, und damit zugleich auf der Ebene von Grundgesetzen der Mechanik, anschaulich erfaßbar wird. Besondere Bedeutung erlangt dabei die zwischen Arten bzw. „Leistungstypen“ stets feststellbare Lücke (BAUMGART 1978, 1997b), deren Nutzungsmöglichkeiten für systematische Folgerungen der Überprüfung bedarf; ist doch die artlicher Abgrenzung zwischen Populationsgruppen mit hoher geographischer und individueller Variabilität nach wie vor schwierig, führt sowohl morphologisch, ethologisch, ökologisch als auch molekulargenetisch oft nicht zu eindeutigen Ergebnissen. Die anfangs an die zunehmend verfeinerte Ermittlung molekulargenetischer Distanzen geknüpften Erwartungen haben sich bisher kaum erfüllt (HELBIG 1997).

5.1. Prinzipien des artlichen Leistungswandels

Greifvogelarten variieren nicht in beliebiger Form, sondern im Rahmen fest umrissener Leistungstypen. Sie unterliegen in ihrer organismenseitigen Harmonisierung zu optimierten Leistungseinheiten nicht jeglichen adaptiven Modulationen, sondern folgen strengen

Regeln. Die Vielfalt ihrer Variationen auf unterschiedlichen Merkmalsebenen im Artbildungsprozeß erschwert oft die Trennung zwischen nachgeordneten quantitativ-fließenden Leistungsmodulationen und grundlegenden qualitativ-sprunghaften Leistungsänderungen und damit zugleich klare Grenzziehungen. Zur Lösung dieser Problematik auf funktionaler Grundlage liefern sie transparente Beispiele, wobei sich anhand der Großfalken mit ihrer Proportions-Konstanz der Umschlag im Leistungstyp besonders gut veranschaulichen läßt (BAUMGART 1975, 1995, 1997c).

5.1.1. Artdifferenzierung durch Wandel des Leistungstyps

5.1.1.1. Großfalken

Die beiden nach ihren Körperproportionen klar und übergangslos getrennten Großfalken-Gruppen - einerseits die spindelförmig langschwänzigen Hierofalken (Ger-, Saker-, Lan-nerfalke u.a.), andererseits die gedrungen kurzschwänzigen Wanderfalken mit ihren Leistungstyp-Analoga der Südhalbkugel (Orangebrust-, Taita- und Silberfalke) bilden in sich keine monophyletisch geschlossenen Verwandtschaftsgruppen. Molekulargenetisch lassen sich aber wechselseitige Abstammungsbeziehungen nachweisen (Saker - Wanderfalke - Präriefalke, Differenzierung australischer und südamerikanischer Falken), was einen umschlagartigen (sprunghaften) Wandel im Leistungstyp nahelegt.

Die Grundleistungsprofile beider Falken-Gruppen, von ihrer ÖFP her Verfolgungsjäger im bodennahen Raum des offenen Geländes (Hierofalken) bzw. im freien Luftraum (Wanderfalke), weisen über die ihnen gemeinsame Ausdauer im Fluge folgende Unterschiede auf:

- Hierofalken: Beachtlich eigenbeschleunigend und wendig, weniger schnell.
- Wanderfalke: Extrem schnell, weniger eigenbeschleunigend (die Fallbeschleunigung nutzend) und wendig.

Zum ausdauernden eigenregulierten Flug befähigt beide ihre stark entwickelte Brustmuskulatur. Die negative Korrelation zwischen Geschwindigkeit und Wendigkeit favorisiert aber bei gleichzeitiger Jagdraum-Trennung unter Effektivitätssteigerung eine alternative Leistungsoptimierung (AL), d.h. die Verteilung partiell gegensätzlicher Leistungspotentiale auf getrennte Arten (bzw. Leistungstypen).

Die nachfolgend zur Erhaltung neu profilierter Leistungseinheiten erforderliche Fortpflanzungsisolation begründet zugleich (wie erheblichere genetische Differenzen) einen Artstatus. Hybriden (etwa zwischen Wander- und Sakerfalke) mit intermediären Leistungsprofilen fallen in die (bei der Artbildung zu überspringende) „Instabilitäts- bzw. Ineffektivitätslücke“ und unterliegen damit der eliminierenden Selektion, durch die sich die Integrität beider Leistungseinheiten immer wieder selbstreguliert hergestellt und klare Abgrenzungen markiert werden (BAUMGART 1978). In den Gefiedermerkmalen von Vertretern beider Gruppen, auf nachgeordneter Ebene (Umweltfärbung, Standort- und Sozialverhalten) adaptiv beeinflußt, besteht dagegen eine erhebliche Variabilität mit teilweise fließenden, eine Abgrenzung kaum ermöglichenden Übergängen.

5.1.1.2. Habichte, Sperber und Bussarde

Auch bei den weltweit und oft sympatrisch in einer Vielzahl von Arten auftretenden Habichten und Sperbern (WATTEL 1973) lassen sich analog wenigstens zwei (nach Schnelligkeit und Wendigkeit) alternativ optimierte Leistungstypen ermitteln, die nicht zwangsläufig Verwandtschaftsgruppen darstellen müssen:

- Verfolgungsjäger des bodennahen Raumes im gedeckten Gelände mit hoher Horizontalgeschwindigkeit und beachtlicher Wendigkeit (Vertreter: in allen Regionen meist jeweils eine Habicht- und eine Sperberart wie die paläarktischen *Accipiter gentilis* und *A. nisus*).

– Bodenjäger mit geringerer Horizontalgeschwindigkeit, aber extremer Wendigkeit „am Ort“ (Vertreter: „Kurzfangsperber“ wie *Accipiter brevipes*, *A. badius* und *A. soloensis*; große Arten wie *A. novaehollandiae* sind nur in einigen Regionen präsent).

Die regional teilweise sympatrisch auftretenden Bussarde vom Typ des Mäusebussards (z.B. *Buteo b. buteo*, *B. b. vulpinus*, *B. b. japonicus*, aber auch *B. jamaicensis*) und vom Typ der großen Freilandbussarde (z.B. *B. lagopus*, *B. hemilasius*, *B. rufinus*, *B. regalis* etc.) gelten zumeist als separate Verwandtschaftsgruppen (vgl. ECK 1991). In Analogie zu Falken und Habichten ist aber eine regionale AL nach unterschiedlichen Gewichts- und Flächenbelastungsprofilen im Verlauf konvergenter Entwicklungen mit einer Trennung in bevorzugte Ansitz- bzw. Rüttelflugjäger zu erwägen. Dies spräche für separate Leistungstypen und zugleich gegen eine Zusammenfassung beider Bussard-Typen in superspezifischen Einheiten.

5.1.2. Artdifferenzierung auf subleistungstypischer Ebene

Trotz weitgehender Analogien im Leistungstyp gibt es an der Selbständigkeit einer Reihe von Arten kaum Zweifel. Die Gründe für ihre Trennung gilt es daher auf den dem Grundleistungstyp nachgeordneten Ebenen, etwa in ALs des Verhaltens, der Physiologie etc. zu suchen, wofür Greifvögel wiederum anschauliche Beispiele liefern. Die nachfolgend betrachteten „Problem-Arten“ betreffenden Fälle wurden inzwischen auch auf molekulargenetischer Grundlage bewertet.

5.1.2.1. Schrei- und Schelladler (*Aquila pomarina* und *A. clanga*)

Trotz Typenanalogue und morphologischer Ähnlichkeit besteht kaum ein Zweifel an der artlichen Selbstständigkeit beider „Waldadler“, die sich nach der molekulargenetischen Distanz von 1,8 % seit etwa einer Million Jahren herausgebildet hat (SEIBOLD et al. 1996).

Eine ihren Artstatus begründende AL (oder besser -separierung) wird aber lediglich im durch Fortpflanzungsisolierung gesicherten differenzierten Zugverhalten objektivierbar. Beim Schelladler sehr opportunistisch, ist es bei dem von ihm wohl abstammenden Schreiadler als ausgesprochenen Fernzieher in Verlauf und Terminisierung streng programmiert. Seine Geschwistertötung (Kainismus) kurz nach dem Schlupf erweist sich dabei als wichtiges Kompartiment im Gesamtleistungsprofil. Nur wenn sich die Aufzuchtkapazität der Eltern auf einen Jungvogel konzentriert, erlangt dieser die Konstitution zum Zug ins entfernte Winterquartier im südlichen Afrika (BAUMGART 1980).

Vergleichbare alternative Leistungsoptimierungen im Zugverhalten bestehen ebenso zwischen Kurzfang- und Shikrasperber (*Accipiter brevipes* bzw. *A. badius*), ja selbst zwischen Mäuse- und Falkenbussard (*Buteo b. buteo* bzw. *B. b. vulpinus*), was eine artliche Trennung letzterer durchaus rechtfertigen könnte.

5.1.2.2. Kaiseradler und spanischer Kaiseradler (*Aquila heliaca* bzw. *A. [h.] adalberti*)

Morphologisch klar unterscheidbar (GLUTZ et al. 1971; HIRALDO et al. 1976; CRAMP & SIMMONS 1980), liegt die molekulargenetische Distanz beider Kaiseradler um 1,8 %, womit ihnen analog zu Schrei- und Schelladler Artstatus zugebilligt wird (SEIBOLD et al. 1966).

Trotz einer jeglichen Genfluß unterbindenden geographischen Distanz von rund 2000 km, zeichnet sich aber in Morphologie, Verhalten und Lebensweise keinerlei klare AL zwischen beiden Arten ab. Alle diesbezüglichen Unterschiede lassen sich direkt oder indirekt auf graduell differenzierte Beutespektren (größere, stets erreichbare Kaninchen *Oryctolagus cuniculus* in Spanien, meist nur saisonal verfügbare kleinere Ziesel *Citellus spec.* im weiträumigeren östlichen Teilareal) zurückführen. In Anpassung an die konstanten Bedingungen in ihrem Kleinareal sind die spanischen Kaiseradler größer, standorttreu und weisen aus-

geprägtere signalwirksame Gefiedermerkmale auf als ihre variableren Existenzbedingungen ausgesetzten östlichen Vertreter. Eine artliche Trennung ist folglich aus funktioneller Sicht unbegründet.

5.1.2.3. Paläarktische und nearktische Kornweihen (*Circus c. cyaneus* bzw. *C. c. hudsonius*), Merlinen (*Falco c. aesolon* bzw. *F. c. columbarius*) und Fischadler (*Pandion h. haliaetus* bzw. *P. h. caroliensis*)

Bei Kornweihen und Merlinen sind nach WINK (1995) klare genetische Distanzen (für letztere über 2 %) zu verzeichnen. Obwohl diese bei den Fischadlern gar 6 % erreichen, geht HELBIG (1997) nicht von phylogenetischen Arten aus.

Funktionell und im Grundleistungspotential sind die alt- und neuweltlichen Vertreter aller drei Arten identisch. Ihre Fortpflanzungsisolierung ist, ohne einen Zwang zur Erhaltung getrennter Leistungseinheiten, rein verbreitungsbedingt; eine artliche Trennung damit unbegründet, solange nicht eine Fortpflanzungsisolierung auf der Grundlage genetischer Inkompatibilität eintritt bzw. nachweisbar ist.

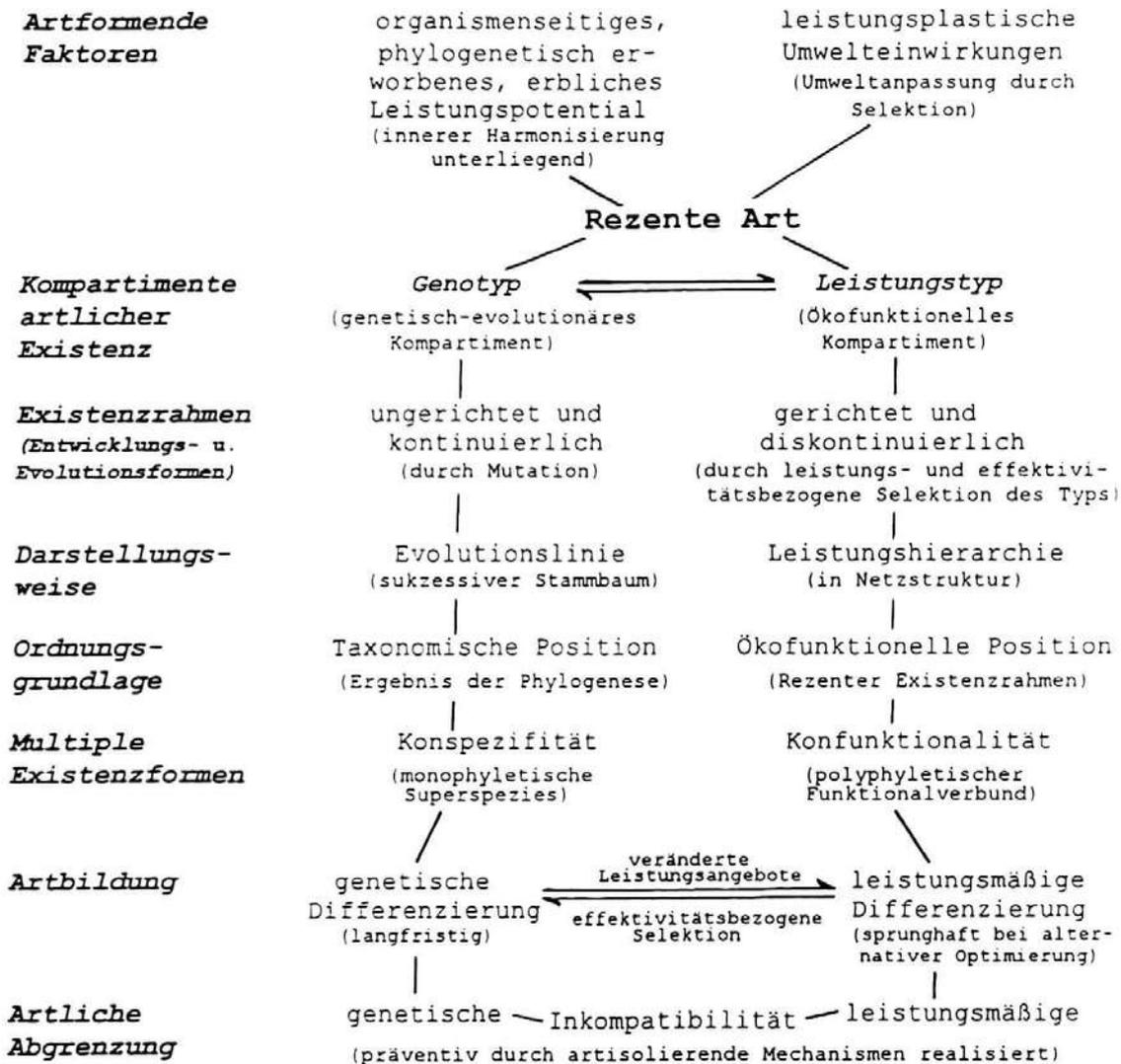
5.1.2.4. Rotfuß- und Amurfalke (*Falco vespertinus* und *F. amurensis*)

In Körperbau, Verhalten und Ökologie einander sehr ähnlich, nach Gefiedermerkmalen aber gut unterscheidbar, gelten diese Falken, molekulargenetisch eng korrelierte „Schwesterarten“ (WINK 1995), neuerdings auch taxonomisch als gute Arten (DEL HOYO et al. 1994). Wodurch ist nun ein Zwang zur Fortpflanzungsisolierung beider Falken begründbar? Sie gelangen in völlig unterschiedlichen „Schleifenzügen“ aus ihren räumlich überlappenden afrikanischen Winterquartieren in weit voneinander entfernte eurasische (6000–11000 km) bzw. fernöstliche (10000–12000 km) Brutgebiete, die sie auch wieder anders terminiert verlassen. Hybridisierungen würden diese jeweils in sich genetisch streng fixierten Zugstrategien samt ihrer Träger (da leistungsintermediär) eliminieren, was artliche Trennung auf subtypischer Ebene erfordert. Die dies einleitende Separierung beider Falken erfolgt zudem nicht, wie meist üblich, im Brutgebiet, sondern beim Verlassen des Winterquartiers.

5.2. Artbildung und Alternative Leistungsoptimierung (AL) bzw. -separierung

Greifvogelarten, als Leistungseinheiten definiert, durchlaufen im Artbildungsprozeß aus funktioneller Sicht offenbar stets eine Alternative Leistungsoptimierung (AL) unter Erwerb bzw. Akzentuierung oft nur eines neuen Leistungsmerkmals bei Aufgabe (Vernachlässigung) eines bisherigen, zu diesem aber wohl stets negativ korrelierten (inkompatiblen) Merkmals. Dieser Prozeß kann, wie obige Beispiele nach Modellvorstellungen von BAUMGART (1992) zeigen, auf unterschiedlichen Merkmals-Ebenen (im Grundleistungspotential bzw. nachgeordnet im Verhalten oder wohl auch im physiologischen Bereich etc.) ablaufen. Die Verteilung untereinander negativ korrelierter Leistungsmerkmale auf verschiedene Arten bedingt qualitativ differenzierte, unter Lückenbildung klar abgegrenzte Leistungspotentiale und führt offenbar zugleich zur Effektivitätssteigerung bzw. erweiterten Ressourcennutzung und stellt sich damit als ein Motiv der divergierenden Evolution, ja als Evolutionsfaktor dar. Sind zwischen getrennten Populationsgruppen trotz teilweise beachtlicher phänotypischer Unterschiede keine ALs, sondern nur graduelle (qualitative) Leistungsmodulationen (wie zwischen beiden Kaiseradlern oder palae- und nearktischen Kornweihen, Merlinen und Fischadlern) ermittelbar, erscheint lediglich ein Unterartstatus gerechtfertigt. Damit bieten sich die in funktionellen Betrachtungen über Lückenbildung erfaßbaren ALs auch methodisch als geeignet zur Ermittlung artlicher Abgrenzungen an. Aus dem zur Bewahrung im Artbildungsprozeß neu erworbener Leistungspotentiale resultierenden Zwang

Grundzüge des dualen Charakters artlicher Realität



Schema 2: Grundzüge des dualen Charakters artlicher Realität.

zur Fortpflanzungsisolation erwächst zugleich auch funktionell eine Begründung zur Realität der Biospezies.

Genetische Distanzen liefern hierfür oft nur orientierende Hinweise. Unterschiedliche Bewertungsergebnisse systematischer Problemfälle bei Greifvögeln auf molekulargenetischer und funktioneller Grundlage sind letztlich nur Ausdruck des Doppelcharakters artlicher Realität.

6. Greifvogelarten als duale Systeme

In dem Maße, wie es gelingt, Greifvogelarten als Verkörperungen von Leistungskategorien (und nicht nur indirekt über ihre ökologische Segregation, genetische Distanzen u.a.) zu erfassen, offenbaren sie sich auch als duale Systeme, deren rezenter Existenzrahmen im steten Wechsel zwischen Genotyp und Leistungstyp in relativer Eigenständigkeit der jeweils zugrunde liegenden Ordnungsprinzipien über ein genetisch-evolutionäres und ein öko-

funktionelles Kompartiment realisiert wird. Diese Gegebenheiten veranschaulicht unter Bezugnahme auf die bisherigen Darlegungen Schema 2.

Aus Schema 2 offenbaren sich auch die objektiv bestehenden Probleme bei der Schaffung eines einheitlichen phylogenetischen Systems auf rein genetisch-evolutionärer Grundlage („total evidence approach“). Phänotypische, auf adaptiver Konfunktionalität beruhende Ähnlichkeiten täuschen dabei oft Verwandtschaft vor, verwirren. Werden sie aber ausgeklammert, verliert das System an Anschaulichkeit. Sehr verschieden aussehende Falken einer Region, etwa Australiens, sind danach beispielsweise taxonomisch zusammenzufassen, einander ähnliche, bisher oft als konspezifisch bewertete Arten verschiedener Regionen aber, da nur Konfunktionalität vorliegt, taxonomisch zu trennen.

In Konsequenz des sich so abzeichnenden dualen Charakters artlicher Realität lassen sich „Rezente Greifvogelarten“ (d.h. gegenwärtig real existierende Arten) wie folgt definieren: „Rezente (Greifvogel-/Falken-) Arten sind eigenständige, über ihre Ökofunktionelle Position umweltseitig eingebundene optimierte und stabilisierte (und dadurch zur Fortpflanzungsisolierung gezwungene) biologische Leistungseinheiten monophyletischer Genese und genetischer Kompatibilität.“

7. Ausblick

Funktionelle artkonzeptionelle Betrachtungen sind nur von beschränkter Eigenständigkeit, erweisen sich mit dem Biospezieskonzept in wesentlichen Punkten (Fortpflanzungsisolierung, allopatrische Artbildung) vereinbar. Sie schaffen (mit Interpretation des Phänotypes als Leistungstyp) zugleich einen neuen Zugang zum Artproblem, indem sie Arten in ihrem rezenten Existenzrahmen leistungs- und effektivitätsdeterminiert erfassbar machen, der seinerseits mit vom Ressourcenumfang abhängt. Erweiterte Ressourcennutzung und Effektivitätssteigerung offenbaren sich so zugleich (über Selektion am artlichen Leistungspotential realisiert) als Triebkräfte von Entwicklung und Evolution. Sie könnten sich damit als der schon von STRESEMANN (nach HAFFER 1997b) gesuchte „Evolutionfaktor X“ erweisen.

Mit der Sicht auf Greifvogelarten als duale Systeme ergibt sich eine Reihe von Duplizitäten, muß unter anderem von zwei Formen der Artbildung (als Ursache differenzierter artlicher Vielfalt) und desgleichen der (nunmehr kausal begründbaren) artlichen Abgrenzung (s. Schema 2) ausgegangen werden. Dies schließt in Übereinstimmung mit HELBIG (1997) die Möglichkeit des „total evidence approach“, eine Zusammenfassung phänotypischer (und damit stets auch leistungsmäßiger) und molekularer Merkmale zu einer Gesamtmatrix in der systematischen Praxis schon vom Grundsatz her aus.

Im funktionellen Bereich (und unabhängig vom genetisch-evolutionären Kompartiment mit gradueller Deszendenz) können auch Art- und Unterartbildung einer kausalen Betrachtung zugeführt werden. Erstere verläuft dabei über alternative Leistungsoptimierung (AL) im Umschlag sprunghaft, während Unterartbildungen sich als Modulationen in den dem Grundleistungspotential nachgeordneten Merkmalsebenen als Form der „Lokaloptimierung“ darstellen; Unterartbildungen können nicht zwangsläufig bereits als Evolutionsansatz gelten. Para- und Allospesies dürften oft auf konvergenten Entwicklungen konfunktionaler Arten beruhen, womit dann eine taxonomische Relevanz entfiel.

Diese an Greifvögeln in ihrer herausragenden Modellhaftigkeit gewonnenen Erkenntnisse und Einsichten gilt es nunmehr auf ihre prinzipielle Anwendbarkeit an anderen Artengruppen zu prüfen. Dabei zeichnet sich beispielsweise ab, daß die bemerkenswerten zeit-differenten zwischenartlichen Korrelationen unter den Kleinfalken analog auch bei Sperlingen nachweisbar sind (BAUMGART 1984). Maorifalke (*Falco novaeseelandiae*) und Kanarenpieper (*Anthus berthelotii*) könnten in ihrem Inselvorkommen vergleichbaren typenübergreifenden universalisierten Optimierungen unterliegen, was sicher nicht auf ungeteilte Zustimmung trifft. Dabei gilt es aber stets zu berücksichtigen, daß sich die Trag-

fähigkeit neuer Theorieansätze nicht nur im Diskurs mit bisherigen oder anderen neuen Konzepten erweist, sondern vor allem dadurch überprüfen läßt, ob sie bisher offene Fragen neuen Lösungen zuführen oder zumindest näher bringen.

Literatur

- ANDERSON, M. & R. A. NORBERG (1981): Evolution of reversed sexual dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. - Biol. J. Linnean Soc. **15**: 105-130.
- BAUMGART, W. (1975): Die Bedeutung funktioneller Kriterien für die Beurteilung der taxonomischen Stellung paläarktischer Großfalken. - Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden **33**: 303-316.
- (1978): Funktionelle Aspekte des Artbegriffes bei Greifvögeln. - Falke **25**: 185-202.
- (1979): Zur Signalfunktion von Gefiedermerkmalen bei Greifvögeln. - Beitr. Vogelkd. **25**: 209-246.
- (1980): Steht der Schreiadler unter Zeitdruck? - Falke **27**: 6-17.
- (1984): Zur Charakterisierung von Haus- und Weidensperling, *Passer domesticus* und *Passer hispaniolensis* als „zeitdifferente Arten“. - Beitr. Vogelkd. **30**: 217-242.
- (1989): Damaszener Wüstenfalken. - Falke **36**: 6-13, 54-59, 91-94.
- (1991): Der Sakerfalken. - N. Brehm-Bücherei, 3. Aufl. Bd. 514.- Wittenberg Lutherstadt.
- (1992): Die Arealgrenze als Leistungsgrenze und ihre Rolle im Artbildungsprozeß bei Vögeln (Modellvorstellungen). - Falke **39**: 294-302.
- (1995): Functional Aspects in the Taxonomy of large Falcons. - Middle East Falcon Research Group, Proc. Spec. Workshop Abu Dhabi, UAE, 14-16th Nov. 1995: 93-110.
- (1997a): Funktionelle Positionen und Taxonomie der Eigentlichen Falken (Gattung *Falco*). - Mitt. Zool. Mus. Berl. **73**, Suppl.: Ann. Orn. **21**: 103-129.
- (1997b): Der adaptive Charakter morphologischer Merkmale bei Greifvögeln und ihre taxonomische Relevanz. - Greifvögel und Falknerei 1995: 54-69.
- (1997c): Kleinschmidt's Postulate und einige Aspekte funktioneller Realität der Art bei Falken (Gattung *Falco*). - Vortrag auf der 130. Jahresversammlung der DO-G in Neubrandenburg, 24.-29.9.1997, J. Orn. **139** (1998): 214.
- , W. FISCHER & D. ZENKER (1974): Über die funktionelle Stellung von Greifvögeln. - Jagdinformationen **3/4**: 7-32.
- BUNNEL, S. (1986): Hybrid Falcon overwiegt 1985. - Hawk Chalk **XXV**: 43-47.
- 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, Vol. **II**. Oxford.
- DEL HOYO, J. A. ELLIOT & J. SARGATAL, eds. (1994): Handbook of the Birds of the World, Vol. **2**. Barcelona.
- ECK, S. (1991): Die Zoogeographische Art der Adlerbussarde *Buteo [lagopus]* (Accipitridae). - Mitt. Zool. Mus. Berl. **67**, Suppl.: Ann. Orn. **15**, 137-146.
- ECK, S. (1996): Die paläarktischen Vögel - Geospezies und Biospezies. - Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden **49**, Supplement: 1-103.
- GLUTZ V. BLOTZHEIM, U. N., K. BAUER & E. BEZZEL, Hrsg.(1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. **4**, Falconiformes. Frankfurt a.M.
- HAFER, J. (1994): Die Seebohm-Hartert-„Schule“ der europäischen Ornithologie. - J. Orn. **135**: 37-54.
- (1997a): Essentialistisches und evolutionäres Denken in der systematischen Ornithologie des 19. und 20. Jahrhunderts. - J. Orn. **138**: 61-72.
- (1997b): Vogelarten und ihre Entstehung: Ansichten OTTO KLEINSCHMIDTS und ERWIN STRESEMANNs. - Mitt. Zool. Mus. Berl. **73**, Suppl.: Ann. Orn. **21**: 59-96.
- HELBIG, A. J. (1997): Zum gegenwärtigen Stand der ornithologischen Systematik. - Vortrag auf der 130. Jahresversammlung der DO-G in Neubrandenburg, 24.-29.9.1997, J. Orn. **139** (1998): 214. 209-210.
- , I. SEIBOLD, W. BEDNAREK, P. GAUCHER, D. RISTOW, W. SCHARLAU, D. SCHMIDL & M. WINK (1994): Phylogenetic relationship among Falcon species (genus *Falco*) according to DNA sequence variation of the cytochrome b gene. - In: B.-U. MEYBURG & R. D. CHANCELLOR (eds.): Raptor Conservation Today. Berlin, London & Paris: 593-601.
- HIRALDO, F., M. DELIBES & J. CALDERON (1976): Sobre el status taxonómico del águila imperial ibérica. - Doñana Acta Vertebrata **3**: 171-182.
- KLEINSCHMIDT, O. (1900): Arten oder Formkreise. - J. Orn. **48**: 134-139.
- (1926): Die Formkreislehre und das Weltwerden des Lebens. Halle.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg & Berlin.
- MOCEK, R. (1998): Kausale Morphologie und aktueller Evolutionsdiskurs. - Max-Planck-Institut für Wissenschaftsgeschichte, Preprint **92**: 1-73.

- OLSEN, P. D., R. C. MARSHALL & A. GAAL (1989): Relationships within the Genus *Falco*: A Comparison of the Electrophoretic Patterns of Feather Proteins. - *Emu* **89**: 193-203.
- SEIBOLD, I. (1994): Untersuchungen zur molekularen Phylogenese der Greifvögel anhand von DNA-Sequenzen des mitochondrialen Cytochrom b-Gens. Konstanz.
- , A. J. HELBIG & M. WINK (1993): Molecular Systematics of Falcons (Family Falconidae). - *Naturwissenschaften* **80**: 87-90.
- , A. J. HELBIG, B.-U. MEYBURG, J. J. NEGRO & M. WINK (1996): Genetic Differentiation and Molecular Phylogeny of European *Aquila* Eagles according to cytochrome *b* Nucleotide Sequences. In: B.-U. MEYBURG & R. D. CHANCELLOR, eds.: *Eagle Studies*. - World Working Group on Birds of Prey, Berlin, London & Paris: 1-15.
- WATTEL, J. (1973): Geographical Differentiation in the Genus *Accipiter*. - *Publications of the Nuttall Ornithological Club*, No. **13**: 1-231.
- WINK, M. (1995): Molecular phylogenie of the saker (*Falco cherrug*) and other desert falcons. - Middle East Falcon Research Group, Proc. Spec. Workshop Abu Dhabi, UAE, 14-16th Nov. 1995: 178-202.