

Greifvögel und Falknerei

Jahrbuch des Deutschen Falkenordens

1999

Neumann – Neudamm

Melsungen 2000

WOLFGANG BAUMGART (2000)

Zur Realität des Typs

OTTO KLEINSCHMIDT und konzeptionelle Trugschlüsse im arththeoretischen Denken des 20. Jahrhunderts aus greifvogelkundlicher Sicht

1 Problemstellung

Das Art-Problem widersetzt sich wie kein anderes Problem in der Biologie der Lösung (MAYR 1998b). Dabei hat der Begriff der „Art“ in verschiedenen biologischen Disziplinen und Gruppen von Organismen unterschiedliche Bedeutung, kennt man inzwischen mehr als zwanzig Art-Konzepte (MAYDEN 1997). Dies spiegelt vor allem einen unbefriedigenden Kenntnisstand über die objektive Realität der Art wider (STEPHAN 1990). Das Anliegen der unterschiedlich definierten Konzepte besteht meist weniger in der Suche nach Erklärungen für die Existenz von Arten (als Grundeinheiten der Evolution). Vielfach laufen ihre oft konkurrierenden Klassifizierungsbestrebungen nur auf eine einigermaßen sichere Abgrenzung von Arten hinaus.

OTTO KLEINSCHMIDT (1870–1954)
Abb. aus *Syllogomena Biologica* (1950)



2 Art-Konzepte und Evolutionsauffassungen

Im Mittelpunkt derzeitiger Erörterungen stehen meist die drei nachfolgend genannten Konzepte (s. AX 1988, HAFFER 1998, JOGER et al. 1998 u. a.):

- Nach dem **Biologischen Art-Konzept** (MAYR), das vor allem in der Ornithologie breite Akzeptanz findet, sind Arten Gruppen von sich miteinander fortpflanzenden Populationen, die sich als von anderen solchen Gruppen (genetisch) isoliert erweisen.
- Das **Evolutionäre Art-Konzept** (SIMPSON/WILEY) sieht in Arten demgegenüber Gruppen von Populationen gemeinsamer Abstammung, die ihre Identität gegenüber anderen solchen Gruppen bewahrt sowie ihre eigene evolutionäre Entwicklungstendenz und Geschichte haben.
- Im **Phylogenetischen Art-Konzept** (CRAFT) versteht man dagegen unter Arten kleinste diagnostizierbare Gruppen (Cluster) individueller Organismen, innerhalb deren eine parentale Verwandtschaftsbeziehung besteht.



Der Kleinschmidtfalke (vormals *Falco kreyenbergi*) erwies sich letztlich als helle Morphe des südamerikanischen Wanderfalken (*F. peregrinus cassini*). Er erinnert jedoch mit seinem einstigen Namen in Fachkreisen noch heute an den Wittenberger Forscher

FOTO: D. ELLIS

Der reproduktiven Isolation wird in den beiden letztgenannten Konzepten nur geringe bzw. keine Bedeutung beigemessen, was als Rückschritt zu bewerten ist (HELBIG 1998). Subspezifische und superspezifische Einheiten werden verschieden, letztere dabei heute vornehmlich als Super- oder Geospezies erfaßt (HAFFER 1987, ECK 1996).

Diese Divergenzen, die sich auch in einer oft verwirrenden, die Diskussion erschwerenden terminologischen Vielfalt widerspiegeln, sind gegenwärtig kausal kaum erklärbar. Offenbar werden in den einzelnen Art-Konzepten unterschiedliche Aspekte artlicher Realität jeweils isoliert in den Mittelpunkt der Betrachtung gerückt. Für Fortschritte bedürfte es folglich zu allererst einer einenden Grundlage.

3 Darwinistische und typologische (essentialistische) Ansichten zur Artentstehung

Diese drei Art-Konzepte stimmen jedoch darin überein, daß Arten im Evolutionsprozeß durch Deszendenz entstehen, die nach HAFFER (1994) in einer zeitlich unterschiedlich raschen Differenzierung auf gemeinsame Vorfahren zurückgehender, geographisch isolierter Populationsgruppen beruht. Indem die Evolution über Arten verläuft, werden Art und Evolution zumeist in einen unlösbaren Zusammenhang gestellt (s. MAYR 1967). Dies begründet zugleich eine radikale Abkehr von der bis Ende des 19. Jahrhunderts herrschenden Position, nach der Arten als (offenbar durch Schöpfung entstandene) sich kaum ändernde Einheiten betrachtet wurden.

Den Anstoß hierfür gab CHARLES DARWIN (1809–1882) mit seinem weit über den biologischen Bereich hinaus bedeutsamen Werk „Über die Entstehung der Arten“ (1859). Das Evolutionsdenken mit der Annahme eines natürlichen Ursprungs von Arten, ihrer Wandelbarkeit und einer völligen Kontinuität rezenter Formen rückte von nun an in den Mittelpunkt der Erörterungen und führte zur paradigmatischen Neuorientierung (JAHN et al. 1982). Unter strikter Ablehnung von Kreation (Schöpfungsakt), einer typologischen Konstanz der Arten und von Diskontinuitäten zwi-

schen ihnen kam es zu Beginn des 20. Jahrhunderts zur unüberbrückbaren Polarisierung und einem wechselseitigen Ausschluß zwischen „Kreationisten“ mit ihren typologischen Vorstellungen und den nun immer mehr an Einfluß gewinnenden „Evolutionisten“ (s. HAFFER 1994, 1995, 1997a). Erstere lehnten DARWIN'S Evolutionstheorie vor allem deshalb ab, weil sie fließende Übergänge zwischen Arten für unbelegt hielten. Als „Antidarwinisten“ pauschaliert verurteilt, wurden sie nachfolgend zumeist vom Evolutionsdiskurs ausgeschlossen.

MAYR (1998a) listet folgende „Artmerkmale“ des typologischen Art-Konzeptes auf:

- gemeinsame „Essenz“ der zur Art gehörigen ähnlichen Individuen,
- diskontinuierliche Trennung zwischen ihnen
- ihre räumliche und zeitliche Konstanz und
- die enge Begrenzung ihrer möglichen Variabilität.

Diese Konzeption wird mit Hinweis auf Darwin und das moderne Populationsdenken als schlüssig widerlegt betrachtet und der Autor stellt kategorisch fest, daß **es in der belebten Natur keine Typen oder Essenzen gibt**. Auf dieser Grundlage hält man heute auch Betrachtungen zum **Typologischen Art-Konzept** nicht mehr für notwendig, da durch dieses nach HAFFER (1998) die natürliche Vielfalt in feststehende Typen klassifiziert werde. Dabei bleibe der konstante Arttypus von geographischer Variation unbeeinflusst.

In den auf Deszendenz beruhenden Art-Konzepten wird der Anpassung an veränderte Umweltbedingungen durch Auslese zur Erklärung der Artbildung zwar entscheidende Bedeutung beigemessen. Noch besteht aber kein Konsens darüber, ob diese an den Genen, Individuen oder Arten (SUDHAUS 1994, MAYR 1998a), nur am Individuum (BAIRLEIN 1996) oder am Phänotyp (AX 1988) ansetzt, dem Anhänger des Biospezies-Konzeptes als „Erscheinungs-Typ“ meist nur geringe Beachtung beimessen. Das Zustandekommen artisolierender Mechanismen im Deszendenz-Verlauf und von Parallelentwicklungen ist rein genetisch kaum erklärbar. So bleibt auch der Status

von Allospezies (geographisch vikarierende Biospezies) im Biospezies-Konzept unklar. Vor allen Art-Konzepten steht außerdem die Frage, was Arten als monophyletische Gruppen von Organismen überhaupt zusammen hält. Wird zur Erklärung dieses Phänomens die „genetische Kohäsion“ bemüht, erscheint die reproduktive Isolation nicht mehr als Voraussetzung, sondern Folge der Artbildung (PETERS 1998).

4 Die Bedeutung von Otto Kleinschmidt und seines Formenkreis-Verständnisses für die moderne Systematik

OTTO KLEINSCHMIDT (1870–1954) gilt heute als letzter maßgeblicher europäischer Vertreter der im krassen Gegensatz zur darwinistischen SEEBOHM-HARTERT-„Schule“ der systematischen Ornithologie stehenden typologischen PALLAS-SCHLEGEL-„Schule“ der europäischen Ornithologie (HAFFER 1994, 1997a). Als führender Vertreter der damals neuen systematischen Betrachtungsweise, die unter „Arten“ nicht mehr nur diagnostizierbare Einzelformen sondern alle geographischen Vertreter „eines Tieres“ – als „Formenkreis“ (KLEINSCHMIDT 1900) erfassbar – verstand, billigt man ihm heute noch historische Verdienste zu. Dies trug mit zur anfänglichen Formierung des Biologischen Artbegriffes und der Anbahnung populationsbezogenen Denkens bei (ECK 1988, MAYR 1998b).

Doch seine hierauf aufbauende Formenkreislehre (KLEINSCHMIDT 1926), die eine generelle Deszendenz ablehnte, stieß als eigenständiges Theorien-Gebäude (s. BELETES 1996) zunehmend auf Widerspruch jüngerer Vertreter der SEEBOHM-HARTERT-„Schule“ (STRESEMANN, RENSCH, MAYR). In seinen auch als „Arten“ bzw. Realgattungen bezeichneten Formenkreisen sah er in sich geschlossene, unveränderliche Einheiten, aus denen sich wegen zwischen ihnen bestehender Lücken nur ausnahmsweise neue Formenkreise entwickeln könnten. Dabei habe jede „Art“ ein hinter der äußeren Erscheinung von Färbung und Form verborgenes Wesen (eine „Essenz“). Dies, seine wiederholt geäußerten kla-

ren antidarwinistischen Positionierungen (KLEINSCHMIDT 1915–1918) und der Umstand, daß sich seine teilweise als mystisch betrachteten Postulate (BAUMGART 1997c) damals noch einer plausiblen logischen Erklärung entzogen, führte zu seiner zunehmenden Isolation, obwohl viele seiner Lösungsvorschläge zu praktisch verwertbaren Ergebnissen führten (ECK 1988, HAFFER 1995) und auf greifvogelkundlichem Gebiet neue Klärungsansätze boten (ENGELMANN 1928).

Die derzeit zu verzeichnende relative Stagnation im arttheoretischen Denken, die vor allem das noch vor kurzem so viel Hoffnung verheißende Biospezies-Konzept betrifft, sowie die Tatsache, daß einige neu erwachsene Fachgebiete (z. B. Verhaltenswissenschaften, Molekularbiologie) nicht zum entscheidenden Durchbruch geführt haben (HELBIG 1998), regen zu einem Rückblick an. Dabei gilt es, unvoreingenommen die Kriterien zu prüfen, die zu der heute verbindlichen Orientierung geführt haben, und behutsam vorzugehen. Denn Theorie-Ansätze mit typologischen Inhalten werden meist sofort von der Diskussion ausgeschlossen. So bezeichnet MAYR (1998b) beispielsweise das neuerdings mit dem Biospezies-Konzept konkurrierende Phylogenetische Art-Konzept (offensichtlich abwertend) als rein typologisch.

Unter dieser Voraussetzung sollen nachfolgend vor allem die Erkenntnisse im Bereich der Greifvogelkunde betrachtet werden, auf denen – unabhängig von ihrer Wertung – KLEINSCHMIDTs Theorie-Ansätze basieren. Dabei zeigt sich, daß mit angeblich anti-evolutionären Interpretationen meist zugleich auch – wie im Falle der Großfalken – die ihnen zugrundeliegenden Realitäten ignoriert wurden und im Evolutionsdiskurs (s. MOCEK 1998) gegenwärtig keine Erwähnung mehr finden. Für die zwischen Formenkreisen bestehende, gegen eine Kontinuität im Evolutionsprozeß sprechende Lücke findet sich in den bisherigen Art-Konzepten nach wie vor keine Erklärung.

5 Greifvogel-Formenkreise in Kleinschmidts Theorien-Konzept

KLEINSCHMIDT – künstlerisch hoch begabt und einer der bedeutendsten Vogelmalers seiner Zeit – verfügte über einen Blick für Habitus und Proportionen. Diese Anlagen, gepaart mit einem herausragenden Greifvogelverständnis, bildeten wohl auch die Voraussetzung für seine in der Aufstellung von Formenkreisen mündende Entdeckung, daß sich in unterschiedlichen Regionen zwar in Färbung und Zeichnung recht unterschiedliche, jedoch in den Körperproportionen weitgehend übereinstimmende Formen vertreten und damit zugleich wechselseitig ausschließen.

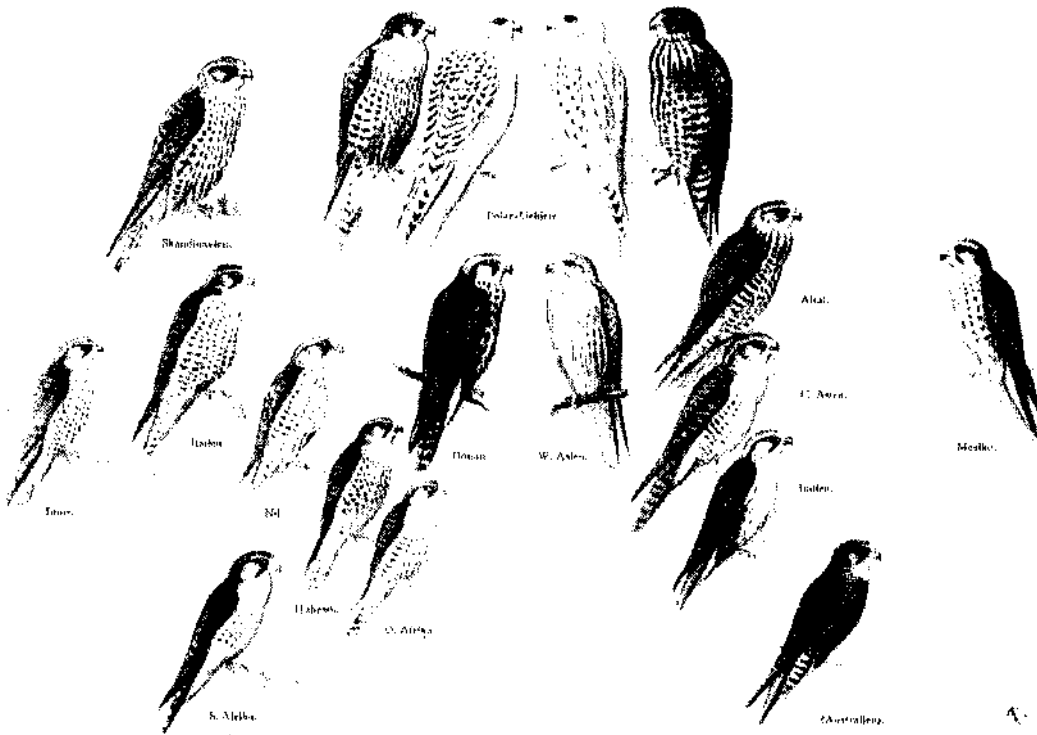
Als Paradebeispiel für diese Situation dienten ihm die Großfalken. In seiner Arbeit über den Formenkreis *Falco Hierofalco* (nach der KLEINSCHMIDTschen Formenkreis-Nomenklatur wird auch der „Artnamen“ groß geschrieben) und über die Stellung des ungarischen Würdfalken in demselben wendete KLEINSCHMIDT (1901) die Formenkreis-Theorie erstmals praktisch an und vertiefte sie später mit seinen Wanderfalken- und Hierofalken-Monographien (KLEINSCHMIDT 1912–37, 1923–1937, 1933–37). Großfalken waren für ihn „die Vögel der Formenkreislehre“.

Kommen in einem Gebiet zwei Großfalken vor, muß folglich einer stets ein Hiero- und der andere ein Wanderfalke sein. Neben dem Schwanz-Flügel-Index – bei den mehr spindelförmigen Jagd- oder Hierofalken liegt er stets > 50 %, bei den meist wesentlich gedrungenen wirkenden Wanderfalken immer darunter (JUDIN 1950) – bestehen weitere grundlegende Unterschiede im Bau des Skeletts, der Gefiederstruktur und -Beschaffenheit, dem Mauserablauf u. a. (BAUMGART 1991).

Beide Formenkreise umfaßten nach der seinerzeit gebräuchlichen systematischen Auffassung folgende Arten:

Falco Hierofalco (Kl. 1901): Gerfalke (*Falco rusticolus*), Altaifalke (*F. altaicus*), Sakerfalke (*F. cherrug*), Präriefalke (*F. mexicanus*), Lannerfalke (*F. biarmicus*), Laggarfalke (*F. jugger*) und unter Vorbehalt den Rußfalken (*F. subniger*).

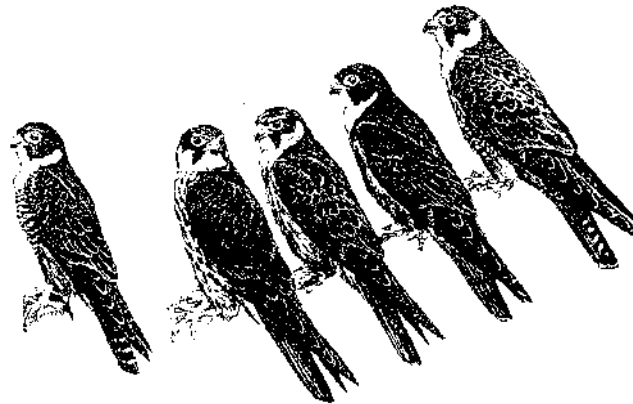
Falco Peregrinus (Kl. 1901): Wanderfalke (*F. peregrinus*), Wüstenfalke (damals noch *F.*



Das in seiner Ausführung meisterhafte Geogramm des Jagdfalken nach Kleinschmidt (1933). Er hielt diese Falken mit ihrer Übereinstimmung in den grundlegenden Körperproportionen trotz wechselnder Färbungs- und Zeichnungsmerkmale als Verwandtschaftsgruppe für Vertreter einer Art (*Falco Hierofalco*). In den Falken der zentralasiatischen Gebirge („Altai-GERFALKEN“) sah er eine Übergangsform zwischen Ger- und Sakerfalken (in *Greifvögel und Falknerei 1995: 56* ist das Geogramm von *Falco Peregrinus* abgedruckt)

pelegrinoides), Rotbrustfalke (*F. deiroleucus*) und Taitafalke (*F. fasciunucha*). Der Kleinschmidtfalke (damals *F. kreyenborgi*) zählte unter Vorbehalt gleichfalls dazu.

Daneben verdienen die Formkreise des Baumfalcken *Falco Subbuteo* (mit Baumfalke *F. subbuteo*, Afrikabaumfalke *F. cuvieri*, Indienbaumfalke *F. severus*, Australienbaumfalke *F. longipennis* und Fledermausfalke *F. rufigularis*), des Merlins *Falco Aesolon* (mit Merlin *Falco columbarius* und wohl auch Rotkopfmerlin *F. chiquera*) sowie des Turmfalken *Falco Tinnunculus* mit Turmfalken *Falco tinnunculus* und Molukkenfalken *F. moluccensis*, jedoch ohne Rötelfalken *Falco naumanni*) besonderes Interesse.



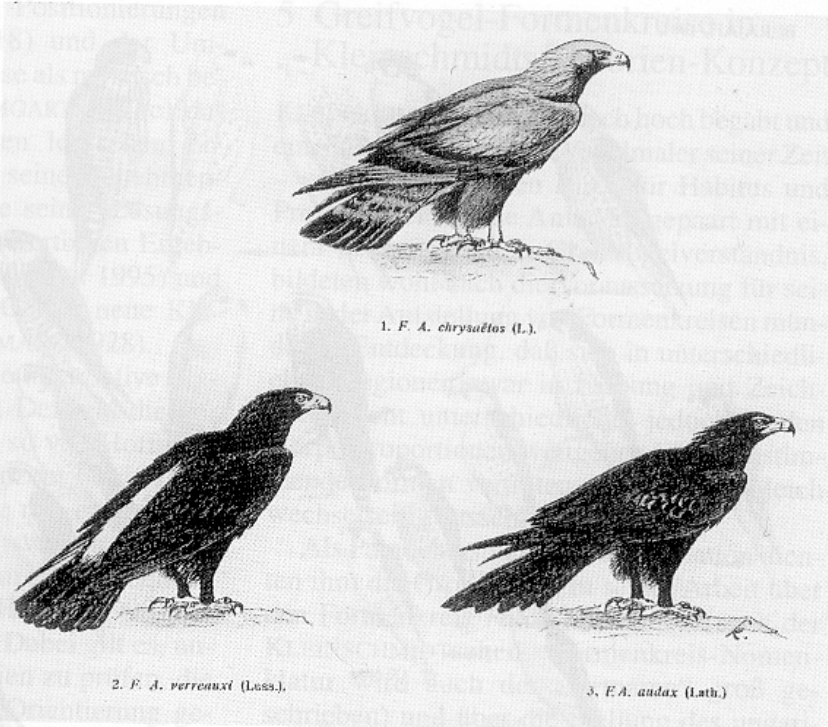
Baumfalcken (von rechts Australien-, Indien-, Afrikabaumfalke und Baumfalke) sind offenbar miteinander verwandt und können folglich auch als Superspezies angesehen werden. Der süd- und mittelamerikanische Fledermausfalke (links) gehört nicht dazu, und sein gedrungenen Körperbau weist darauf hin, daß er mehr als vorstehend genannte Arten ein Vertikaljäger ist

Übereinstimmung mit den Falken-Formenkreisen wiesen auch die des Habichts (*Praedator Palumbarius*), Sperbers (*Praedator Nisus*) sowie der Bussarde (*Praedator Vulgaris*, *P. Leucurus* und *P. Archibuteo*) und des Steinadlers (*Praedator Aquila* mit *Stein-Aquila chrysaetos*, Kaffern- *A. verreauxi* und dem Keilschwanzadler *A. audax*) auf. Sie zeigten gleichfalls sehr anschaulich, wie sich geographische Formen gegenseitig vertreten. Probleme bereitete das sympatrische Vorkommen ähnlicher Arten (wie Turm- und Rötelfalke oder Wander- und Taitafalke). Einzelheiten zur Zusammensetzung der KLEINSCHMIDT-

schen Formenkreise und den sich hieraus ergebenden nomenklatorischen Konsequenzen finden sich bei ECK (1970).

Das Echo war vielschichtig. ENGELMANN (1928) begrüßte KLEINSCHMIDT's Vorgehen, da damit – vor allem bezogen auf die Großfalken – das damalige Chaos der unzähligen „Falken-Arten“ zu einer erfreulichen Klarheit und Vereinfachung kam. Er zweifelte aber bereits damals an einer Monophylie der Formenkreise und hob noch hervor, daß die Gesetzmäßigkeiten von KLEINSCHMIDT's Großfalken-Formenkreisen auch für den Habicht und weitere Greifvögel (sowie für andere weit verbreitete Vogelarten, Säugetiere und Insekten) gelten.

HARTERT (1912–1921), der KLEINSCHMIDT's Auffassungen in vielen Punkten teilte, nutzte jedoch in seinem Werk „Die Vögel der paläarktischen Fauna“ weiter den Artbegriff, was der Verbreitung von Formenkreisen und -Nomenklatur nicht dienlich war. Die paläarktischen Jagdfalken betrachtete er weiter als Arten (und nicht als Unterarten), räumte aber die Möglichkeit ein (HARTERT 1923), sie mit einem eigenen Subgenusnamen



Das Geogramm von *Falco aquila* (KLEINSCHMIDT 1934) weist Kaffern- und Keilschwanzadler (*Aquila verreauxi* bzw. *A. audax*) als geographische Vertreter des Steinadlers (*A. chrysaetos*) aus

zu belegen (entsprechend CADES 1982 Subgenus *Hierofalco*) und verwies noch darauf, daß Kleinschmidt zwischen genealogischen und morphologischen Benennungen unterscheidet.

Wie PEUS (1970) erklärt, hatte KLEINSCHMIDT für das Entstehen seiner Formenkreise keine schlüssige These. Zweifellos sah er in ihnen aber evolutionshistorische Einheiten und damit Verwandtschaftsgruppen, deren Entwicklung sich nur innerhalb von Formenkreisen vollzog. Dieser ist folglich nicht ein die Evolution verneinender, sondern lediglich ein antideszendenz-theoretischer Artbegriff (ECK 1994). So unterschied KLEINSCHMIDT (1934) beispielsweise nach Gefiederfärbung und Zeichnung bei den Jagdfalken eine primitive (d.h. ursprüngliche) mexikanisch-asiatische (Prärie- und Sakerfalke), eine progressive (vorangeeilte) afrikanische (Lanner- und wohl auch Laggarfalke) und eine juvenile (jugendlich entwicklungsfähige) nördliche (Gerfalke) „Rassenrichtung“. Zur Berücksichtigung des komplex-adaptiven Charakters morphologischer Merkmale und ökologischer Faktoren fehlten damals noch die Voraussetzungen.

KLEINSCHMIDT (1923–1937) hatte nach Selbstzeugnissen nie einen Hierofalken in Freiheit gesehen und konnte hierzu folglich auch nichts aus eigener Anschauung mitteilen.

Seine Formenkreise sowie die entsprechende Nomenklatur konnten zwar keinen Eingang in die phylogenetische Systematik finden. An Erklärungsversuchen für das von ihm aufgezeigte Phänomen der geographischen Vertreter mangelte es in der Folgezeit jedoch nicht. Wie schon SUSCHKIN (1905) sahen später HARTERT (1912/21) und WEICK (1980) in ihnen „natürliche Gruppen“. CRAMP & SIMMONS (1980) und OLSEN et al. (1989) bewerteten sie als rein „adaptive Typen“. Oft spart man diese Problematik aber, wie etwa GROSSMAN et al. (1964) und GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. (1971), weitgehend aus. Das Vorliegen einer engen, doch unterschiedlich erklärten Bindung zwischen allen Jagd- bzw. Hierofalken wird jedoch immer wieder (vgl. BROWN & AMADON 1968, CADE 1982, BAUMGART 1991, WHITE et al. 1994 u. a.) unterstrichen.

Auch spätere Bemühungen, offensichtliche superspezifische Einheiten zu definieren (s. ECK 1978) orientierten sich immer wieder auch an Großfalken. Als Superspezies – nach der Definition von MAYR (1975) eine monophyletische Gruppe nahe verwandter und weitgehend bis völlig allopatrischer Arten – erfassen AMADON (in STRESEMANN & AMADON 1979) sowie später auch CADE (1982) und WHITE et al. (1994) die Hierofalken (mit *Falco mexicanus*, *F. jugger*, *F. biarmicus*, *F. cherrug* und *F. rusticolus*) analog zu KLEINSCHMIDTS Formenkreis. Der Präriefalke bekommt neuerdings einen Sonderstatus, der Rußfalke (*F. subniger*) bleibt stets unberücksichtigt. Die Formenkreise von Wander-, Baum- und Turmfalke entsprechen heute, teils in eingegrenztem, teils erweitertem Rahmen, gleichfalls analogen Superspezies (AMADON in STRESEMANN & AMADON 1979, WHITE et al. 1994).

Die „Zoogeographische Art“ – von ECK (1992, 1996) verkürzt (im Gegensatz zur „Biospezies“) als „Geospezies“ bezeichnet – ist ein weiterer, heute oft gebrauchter superspezifischer Begriff. Sie umfaßt in der Definition von MAYR & SHORT (1970) sämtliche sich räumlich vertretenden Populationsgruppen,

die sich als Umformung einer gemeinsamen Ausgangsform erweisen. Auch hier sind die Hierofalken als *Falco [rusticolus]* wiederum ein Paradebeispiel.

Wie der Formenkreis spiegeln diese superspezifischen Begriffe – allerdings in Übereinstimmung mit unserem derzeitigen phylogenetischen Denken – analoge zoogeographische Grundsachverhalte wider, was auch in strukturellen Übereinstimmungen (die Sektoren des Formenkreises sind mit den Allospezies der Superspezies weitgehend identisch) zum Ausdruck kommt (ECK 1988). Am Beispiel der Geospezies der Adlerbussarde *Buteo [lagopus]* mit Hochland-, Rauhfuß-, Adler- und Königsbussard (*Buteo hemilasius*, *B. lagopus*, *B. rufinus* bzw. *B. regalis*) legt ECK (1991) dar, daß solche empirischen Abstammungsgemeinschaften Arten umfassen, die

- einander geographisch ausschließen,
- sich in ihren ökologischen Ansprüchen weitgehend gleichen und
- deren morphologische Unterschiede relativierbar sind.

Sie gelten als intermediäre Stadien im Artbildungsprozeß mit abgestufter Differenzierung vor allem im ökologischen und genetischen Bereich (HAFFER 1987). Nach BOCK & FARRAND (1980) verkörpert die Geospezies als „polytypische Superspezies“ die letzte Klammer für auseinanderstrebende Populationsgruppen.

Als Beleg für reproduktive Isolation und Artstatus gelten nunmehr nicht nur unfruchtbare Hybriden sondern auch Verhaltensschränken und ökologische Differenzen. Hybriden zwischen unterschiedlichsten Falkenarten sind beispielsweise oft fruchtbar (BUNNEL 1986), und bisher ist es nicht möglich den Artstatus zweifelsfrei auf der Grundlage einer genetischen Distanz festzulegen. Obwohl sich diesbezüglich nach WINK (1996) und SEIBOLD et al. (1996) oft ein Wert von ca. 2% als annehmbar abzeichnet (etwa zwischen Schrei- und Schelladler *Aquila pomarina* bzw. *A. clanga*) kann dies letztlich doch nur als Orientierung gelten. Denn zwischen den einzelnen Genotypen des Sakerfalken erreicht sie über >10% (SEIBOLD et al. 1993).

Dies erschwert auch eine überzeugende ursächliche Erklärung für das Zustandekommen bzw. den Zwang zur reproduktiven Isolation auf genetischer Grundlage. Die von MAYR (1998a) angeführte Begründung, daß so Genotypen vor der Zerstörung (infolge Hybridisierung) durch fremdartige Genotypen geschützt werden, klingt zwar einleuchtend, weckt jedoch zugleich – wie auch im Falle einer ausschließlich genetisch orientierten Begründung anderer arttheoretischer Sachverhalte (Parallelentwicklungen, Artzusammenhalt) – weiteren Erklärungsbedarf.

6 Funktionelle Aspekte superspezifischer Einheiten

So lange die phänotypische Ähnlichkeit in superspezifischen Gruppen zusammengefaßter Arten uneingeschränkt als Ausdruck genealogischer Verwandtschaft bewertet werden konnte, schien das vorliegende System schlüssig. Zur Klärung offener Fragen boten sich vor allem morphometrische und ökomorphologische Untersuchungen an (s. KEMP & CROWE 1993, WHITE 1996, EASTHAM 1998).

Diese bestätigten jedoch in der Regel mit ökologischem Bezug die bisherigen Gruppenaufteilungen KLEINSCHMIDTS. Mit ihrer Bindung an offene, meist vegetationsarme Lebensräume wurden aus den Hierofalken „desert falcons“ („Wüstenfalken“), zu denen nun auch der Rußfalke (*F. subniger*) gezählt werden konnte. Phänotypisch ähnliche Arten vertraten sich fast stets ökologisch. Der Aläutenfalke (*F. peregrinus pealei*) fiel dabei als Unterart des Wanderfalken durch seine morphometrische Annäherung an die Hierofalken auf. Insgesamt zeigten jedoch Verhalten, Beutespektrum, Größe, graduelle Körperproportionen, Gefiederbeschaffenheit u. a. eine erhebliche Diversität, die weitergehende Verallgemeinerungen trotz typologischer Übereinstimmung kaum zuließ.

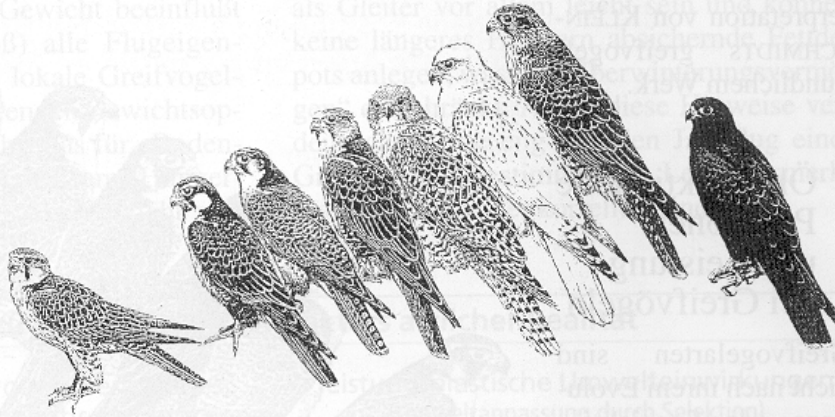
Generelle Zweifel am Wert phänotypischer Merkmale zur Phylogenie-Rekonstruktion kündigten sich aber an, als es mit den Betrachtungen zum Funktionsbezug morphologischer Merkmale bei Greifvögeln (BAUMGART et al. 1974, BAUMGART 1975, 1978a, 1989, 1991,

1992, 1992/93, 1996, 1997a) denkbar erschien, daß unter ähnlichen Bedingungen lebende Arten sich in Größe (Gewicht), Körperproportionen (insbesondere der Flügel-Schwanz-Relation), Färbung und Zeichnung sowie bezüglich der Ausbildung besonderer morphologischer Merkmale (Schnabel, Fänge, Befiederung, Gefiederstruktur und Federbeschaffenheit u. a.) auf dieser Grundlage selbst in Details sehr ähnlich werden können, ohne unmittelbar miteinander verwandt zu sein (BAUMGART 1992/93). Bisherige Verwandtschaftsgruppen erschienen danach auch oder sogar primär als „Funktional-“ bzw. „Leistungsverbunde“, deren geographische Vertreter statt als „konspezifisch“ als „konfunktional“ zu betrachten waren.

Als „Leistung“ bzw. „Leistungsmerkmale“ stellen sich funktionell alle zur Ressourcenerschließung und Arterhaltung beitragenden, meist als Anpassung bezeichneten morphologisch, physiologisch, verhaltensmäßig u. a. manifestierten Befähigungen eines Organismus bzw. einer Art dar, die sowohl in ihrer (ökologischen) Außenwirkung als auch in ihren Beziehungen zu anderen Leistungsmerkmalen der komplexen Optimierung unterliegen. So Leistungsprofile formend, verschmelzen Einzelmerkmale in der Endkonsequenz zur Art als optimierte und stabilisierte Leistungseinheit (BAUMGART 1978a, 1998a). Die von LEISLER & WINKLER (1991) aufgezeigte Wechselwirkung zwischen ökologischen Faktoren und morphologischen Parametern realisiert sich bei Greifvögeln über Leistungsmerkmale. Diese führen in ihrer Gesamtheit als organismenseitige Antwort auf ökologische Anforderungen der Ressourcenerschließung zur leistungsmäßigen Profilierung von Arten.

Diesen Denkansatz stützten vor allem die Befunde neuerer molekularbiologischer Untersuchungen (SEIBOLD et al. 1993, SEIBOLD 1994, HELBIG et al. 1994, WINK 1994, 1996, WINK et al. 1998), durch die bisherige Ansichten der morphologischen Systematik in teilweise spektakulärer Form korrigiert wurden. Auch der Rahmen einiger superspezifischer Einheiten änderte sich dadurch, unabhängig davon, ob sie als Formenkreis, Super- oder Gcospezies definiert worden waren:

- In der **Turmfalken-Gruppe** (*Tinnunculus*) ist der Rötelfalke zwar mit anderen Gruppen-Vertretern verwandt, hat sich aber (wie *F. punctatus*) früh von diesen getrennt. Der ihnen so ähnliche neuweltliche Buntfalke (*F. sparverius*) ist dagegen paraphyletisch, bildet mit ihnen keine superspezifische Einheit, sondern nur einen Funktionalverbund.



Laggar-, Lanner-, Saker- und Gerfalke (von links im Block, letzterer in grauer, heller und dunkler Morphe) bilden sowohl eine Superspezies als auch einen Funktional- bzw. Leistungsverbund. Präriefalke (ganz links) und Rußfalke (rechts) sind nicht unmittelbar mit ihnen verwandt, vertreten die Gruppe jedoch funktionell in Nordamerika bzw. Australien

- Aus der **Baumfalcken-Gruppe**

(*Hipotriorchis*) sind Baumfalke (*F. subbuteo*), Eleonoren- und Schieferfalke (*F. eleonora* bzw. *F. concolor*) verwandt, was für andere Gruppenvertreter (Afrika-, Indien-, Australienbaumfalke sowie insbesondere Fledermaus- und Aplomadofalke) noch der Bestätigung bedarf. Alle gehören zu den „Südfalken“ (BAUMGART 1997a).

- In der **Hierofalken-Gruppe** (*Hierofalco*) zeichnet sich zwischen Ger- (*F. rusticolus*), Laggar- (*F. jugger*), Lanner- (*F. biarmicus*) und zwei Genotypen des Sakerfalken (*F. cherrug*) eine engere verwandtschaftliche Bindung ab. Aufsehen erregt die enge Beziehung eines dritten Genotypen wie auch des Präriefalken (*F. mexicanus*), zum Wanderfalken. Der Präriefalke steht daher (wie auch der Rußfalke) außerhalb einer superspezifischen Einheit (womit ein gemeinsamer Subgenus-Name entfällt). Alle diese Falken lassen sich aber als Funktionalverbund erfassen.

- In der **Wanderfalken-Gruppe** (*Peregrinus/Rhynchodon*) sind Wander- und Wüstenfalke genetisch identisch (was einen Unterart-Status nahelegt). Für Rotbrust- und Taitafalke bleibt das noch zu klären. Wahrscheinlich ist eine rein funktionelle Zuordnung, die dann auch für den australischen Silberfalken zuträfe.

Diese Befunde zeigen eine teilweise beachtliche Divergenz zwischen genetisch-phylogenetischen und ökofunktionellen Systematisierungsansätzen, wofür der Präriefalke – als Wanderfalken-Verwandter funktionell ein Hierofalke – das explizite Beispiel liefert.

Auch bei Altweltgeiern (Schmutz- und Bartgeier einerseits, restliche Geier andererseits) und Bussarden (*Buteo* und *Parabuteo* einerseits, *Pernis* andererseits) erwiesen sich in einigen Fällen vordem für verwandt gehaltene Arten als paraphyletisch. Zwischen lange getrennt lebenden Populationen (etwa Kaiseradler und Spanischer Kaiseradler, alt- und neuweltliche Kornweihen und Merline) waren trotz erhaltener Konfunktionalität teilweise erhebliche genetische Distanzen nachweisbar, die früher oder später zur genetischen Inkompatibilität und Fortpflanzungsisolierung führen dürften, ja nach dem Phylogenetischen Art-Konzept schon jetzt einen Artstatus begründen könnten.

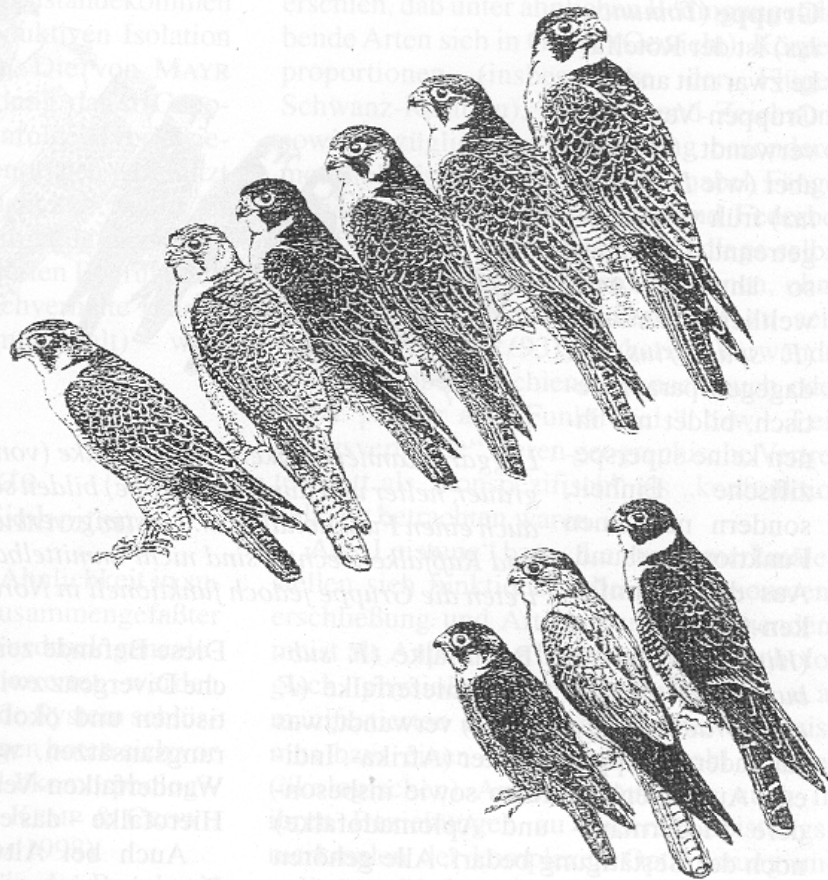
Molekularbiologische Untersuchungen erlangen nicht nur zur Korrektur phylogenetischer Systeme (Stammbäume), sondern auch zur Ermittlung konvergenter Entwicklungen und zum Verwandtschaftsausschluß immer größere Bedeutung. Dies bietet zugleich neue Ansätze für weiterführende funktionelle Betrachtungen, die dringend erforderliche Diskussion funktioneller Aspekte artlicher Rea-

lität und für eine Neuinterpretation von KLEIN-SCHMIDTS greifvogelkundlichem Werk.

7 Ökofunktionelle Positionen und Leistung bei Greifvögeln

Greifvogelarten sind nicht nach ihrem Evolutions- oder Spezialisierungsniveau sowie den Beutespektren, sondern primär über ihre räumlich-strukturell umrissenen Jagdräume ins Umweltgefüge einordbar. Sie nehmen dabei Ökofunktionelle Positionen (ÖFP) ein, die ihren Platz im ökologischen Beziehungsgefüge auf der Grundlage ihres durch morphologische, physiologische und Verhaltensmerkmale erfassbaren Leistungsprofils bezeichnen. Dieses ermöglicht ihnen die effektive Nutzung eines raum-zeitlichen, eigenständige Erschließungsformen erfordernden, umweltbedingten Nahrungsangebotes (BAUMGART 1991, 1997a, 1998a). Die Nische als vieldimensionaler Ressourcenraum (MAYR 1998a) erfaßt, ist folglich nur das umweltseitige Kompartiment der ÖFP. Damit unterliegen Arten neben der genetisch-evolutionären auch einer ökofunktionellen Determination und Regulierung, haben folglich als duale Systeme einen Doppelcharakter (s. Schema 1).

Die für die ökofunktionelle Einordnung maßgeblichen Leistungsanforderungen an das Flugvermögen (s. Schema 2) werden meist als Anpassung verstanden. Hieraus leitet sich auch die Berechtigung ab, wie BAIRLEIN



Obwohl die einzelnen Wanderfalken-Unterarten (obere Reihe von links: Wüstenfalke *Falco peregrinus pelegrioides*, helle Morphe des südamerikanischen Wanderfalken *F. p. cassini*: vormalis *F. kreyenborgi*, australischer *F. p. macropus*, mitteleuropäischer *F. p. peregrinus*, nordeurasischer *F. p. calidus* und Alëuten-Wanderfalke *F. p. pealëi*) beachtlich variieren, gehören sie zu einer Art. Taita-, Silber- und Rotbrustfalke (darunter von links) sind selbständige, von den „Südfalken“ abgeleitete konfunktionelle Arten, die den Wanderfalken korreliert in Teilen Südafrikas, Australiens und in Süd- und Mittelamerika vertreten

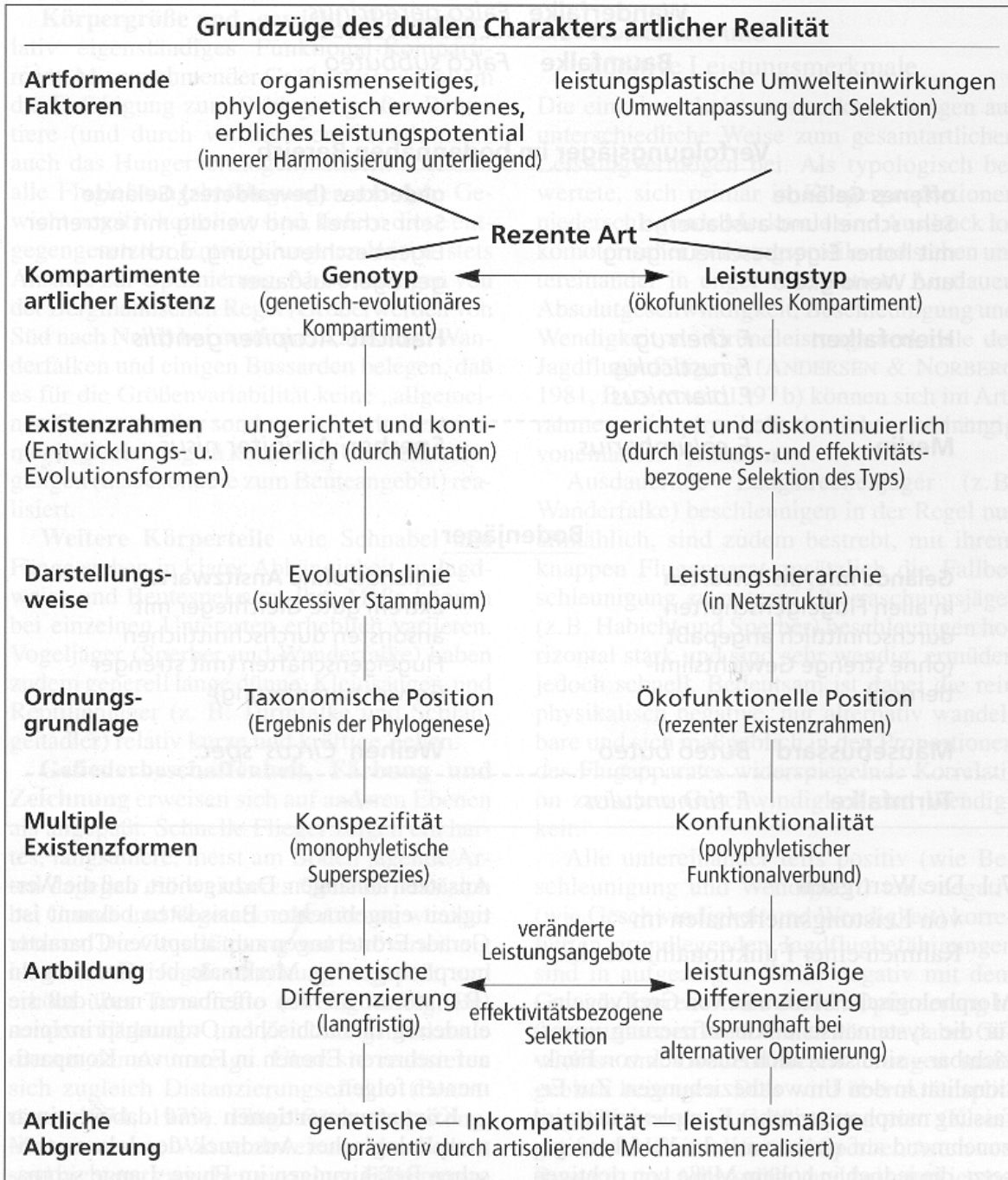
(1996) von „Anpassungsleistung“ zu sprechen. Weitere, in der Regel funktionell orientiert genutzte „Leistungs-Termini“ in der Biologie (Ökologie, Tierzucht) sind „Leistungsstrategie“ (SCHWERDTFEGER 1977), „Leistungssteigerung“ (DOLL 1976), „Leistungsfähigkeit“ und „Leistungsverbesserung“ (SANDKÜHLER 1990).

Unter Leistungsmerkmalen bei Greifvögeln (als „Mobilkörper“) sieht man zumeist nur „Aktivposten“ wie Ausdauer, Schnelligkeit, Beschleunigung und Wendigkeit. Doch auch scheinbare Passivposten wie Größe bzw. Ge-

wicht oder Hungervermögen haben Leistungscharakter. Zunehmendes Gewicht beeinflusst (abgesehen vom Steilstoß) alle Flugeigenschaften negativ, weshalb lokale Greifvogelpopulationen stets einer strengen Gewichtsop-
 Optimierung unterliegen. Selbst das für „Bodenjäger“ (wie Bussarde) so bedeutsame Hungervermögen beeinflusst über das Gewicht von

Fettdepots die Flugleistung. Weihen müssen als Gleiter vor allem leicht sein und können keine längeres Hungern absichernde Fettdepots anlegen, was ihr „Überwinterungsvermögen“ einschränkt. Allein diese Hinweise verdeutlichen, wie eng alle den Jagdflug einer Greifvogelart bestimmenden Leistungsmerkmale untereinander korreliert sind.

Schema 1



Schema 2

Ökofunktionelle Positionen paläarktischer Greifvögel (verbreitetste Arten bis zur mittleren Größe)	
Verfolgungsjäger im freien Luftraum	
Im Flug extrem schnell und ausdauernd, mit mäßiger aktiver Beschleunigung (zusätzliche Nutzung der Fallbeschleunigung) und Wendigkeit	

Wanderfalke <i>Falco peregrinus</i>	
Baumfalke <i>Falco subbuteo</i>	

Verfolgungsjäger im bodennahen Bereich	
<p>offenes Gelände Sehr schnell und ausdauernd mit hoher Eigenbeschleunigung und Wendigkeit</p>	<p>gedecktes (bewaldetes) Gelände Sehr schnell und wendig mit extremer Eigenbeschleunigung, doch nur geringer Ausdauer</p>
<p>Hierofalken <i>F. cherrug</i> <i>F. rusticolus</i> <i>F. biarmicus</i></p>	<p>Habicht <i>Accipiter gentilis</i></p>

<p>Merlin <i>F. columbarius</i></p>	<p>Sperber <i>Accipiter nisus</i></p>
Bodenjäger	
<p>Gelände mit Ansitzwarten In allen Flugeigenschaften durchschnittlich angepaßt (ohne strenge Gewichtslimitierung)</p>	<p>Gelände ohne Ansitzwarten Extrem gute Gleitflieger mit ansonsten durchschnittlichen Flugeigenschaften (mit strenger Gewichtslimitierung)</p>
<p>Mäusebussard <i>Buteo buteo</i></p>	<p>Weihen <i>Circus spec.</i></p>

<p>Turmfalke <i>F. tinnunculus</i></p>	<p style="text-align: center;">-/-</p>

7.1 Die Wertigkeit von Leistungsmerkmalen im Rahmen einer Funktionalhierarchie

Morphologische Merkmale von Greifvögeln – für die systematische Klassifizierung unverzichtbar – sind stets auch Ausdruck von Funktionalität in den Umweltbeziehungen. Zur Erfassung morphometrischer Komplexität wird zunehmend auf mathematische Verfahren gesetzt, die jedoch in hohem Maße von richtigen

Ansätzen abhängen. Dazu gehört, daß die Wertigkeit eingebrachter Basisdaten bekannt ist. Gerade Erörterungen zum adaptiven Charakter morphologischer Merkmale bei Greifvögeln (BAUMGART 1997b) offenbaren nun, daß sie eindeutig hierarchischen Ordnungsprinzipien auf mehreren Ebenen in Form von Kompartimenten folgen.

Körperproportionen sind dabei primär morphologischer Ausdruck der lokomotorischen Befähigungen im Fluge. Lange schma-

le, meist spitz auslaufende Flügel sprechen für ausdauernde Langstreckenflieger, kurze breite sind für schnell beschleunigende, sehr wendige Kurzstreckenjäger bezeichnend. Ein langer Schwanz signalisiert Wendigkeit, zugleich aber auch Bremsvermögen und Stabilität im Horizontalflug. Je nach Jagdraumanpassung erfahren diese untereinander korrelierten Merkmale jedoch stets eine geradezu typisierte Leistungsprofilierung.

Körpergröße und -gewicht bilden ein relativ eigenständiges Funktional-Kompartiment. Mit zunehmender Größe steigt vor allem die Befähigung zum Schlagen großer Beutetiere (und durch verringerten Grundumsatz auch das Hungervermögen). Indem aber fast alle Flugleistungsbefähigungen mit dem Gewicht negativ korreliert sind, liefern diese entgegengesetzten Entwicklungstendenzen stets Ansätze zur Optimierung. Abweichungen von der Bergmannschen Regel (Größerwerden von Süd nach Nord) bei nordamerikanischen Wanderfalken und einigen Bussarden belegen, daß es für die Größenvariabilität keine „allgemeinen Gesetze“ gibt, sondern daß sich diese immer in Beziehung zu konkreten Umweltbedingungen (insbesondere zum Beuteangebot) realisiert.

Weitere Körperteile wie Schnabel und Fänge stehen in klarer Abhängigkeit zu Jagdweise und Beutespektrum. Ihre Maße können bei einzelnen Unterarten erheblich variieren. Vogelfjäger (Sperber und Wanderfalke) haben zudem generell lange dünne, Kleinsäuger- und Reptilienjäger (z. B. Turmfalke und Schlangenadler) relativ kurze und kräftige Zehen.

Gefiederbeschaffenheit, Färbung und Zeichnung erweisen sich auf anderen Ebenen als angepaßt. Schnelle Flieger zeigen ein hartes, langsamere, meist am Boden jagende Arten dagegen ein weiches Gefieder, das sich bei Grund- und Vegetationsberührung weniger abnutzt. Die Grundfärbung und Farbverteilung ist meist der Jagdraumtönung angepaßt und erhöht über Tarneffekte den Jagderfolg. Besondere Färbungs- und Zeichnungsmerkmale dienen der Artanzeige. Über sie realisieren sich zugleich Distanzierungseffekte (BAUMGART 1974, 1979). Flügelflächenbelastung, Mausermodus, Wasserabweisung der Federn sind nicht nur zwischen einzelnen Falkengrup-

pen und -arten, sondern auch zwischen einzelnen Unterarten, etwa des Wanderfalken (FISCHER 1977), sehr unterschiedlich.

Diese sich auf den morphologischen Bereich beschränkenden Beispiele ließen sich auch durch solche aus der Physiologie (Verdauung) und dem Verhalten (Stand- und Zugvögel) ergänzen. Sie manifestieren sich jedoch zumeist nicht klar phänotypisch.

7.2 Korrelierte und additive Leistungsmerkmale

Die einzelnen Leistungsmerkmale tragen auf unterschiedliche Weise zum gesamtartlichen Leistungsvermögen bei. Als typologisch bewertete, sich primär in Körperproportionen niederschlagende Merkmale sind Ausdruck lokomotorischer Leistungsprofile und stehen untereinander in enger Korrelation. Ausdauer, Absolutgeschwindigkeit, Beschleunigung und Wendigkeit als Grundleistungsmerkmale der Jagdflugbefähigung (ANDERSEN & NORBERG 1981, BAUMGART 1997b) können sich im Art-rahmen rein physikalisch nicht unabhängig voneinander verändern.

Ausdauernde Langstreckenjäger (z. B. Wanderfalke) beschleunigen in der Regel nur allmählich, sind zudem bestrebt, mit ihrem knappen Flugapparat zusätzlich die Fallbeschleunigung zu nutzen. Überraschungsjäger (z. B. Habicht und Sperber) beschleunigen horizontal stark und sind sehr wendig, ermüden jedoch schnell. Bedeutsam ist dabei die rein physikalisch negative, nur alternativ wandelbare und sich maßgeblich in den Proportionen des Flugapparates widerspiegelnde Korrelation zwischen Geschwindigkeit und Wendigkeit.

Alle untereinander teils positiv (wie Beschleunigung und Wendigkeit) teils negativ (wie Geschwindigkeit und Wendigkeit) korrelierten grundlegenden Jagdflugbefähigungen sind in aufgezeigter Weise negativ mit dem Gewicht korreliert. Zu dessen Optimierung in fest umrissenen Jagdräumen können daher Gewichts- und Größendifferenzierungen maßgeblich beitragen. Dies wird über Artensplittung mit zumeist 3 Größenkategorien (Kleingreif wie Kleinfalken und Sperber, Arten von Bussard- und Adlergröße) und bei attackierend

jagenden Arten über den deutlich ausgebildeten größenmäßigen Geschlechtsdimorphismus ($m < w$) als optimierende Anpassung (an unterschiedlich dimensionierte Beutetiere) erreicht. Die Typenausformung und Größenabstufung von Greifvögeln erweist sich damit auf der Grundlage enger wechselseitiger Korrelation als streng Leistungs-determiniert.

Anders gestalten sich die Beziehungen zu den übrigen, nicht lokomotorisch determinierten, doch gleichfalls morphologisch manifestierten Leistungsmerkmalen. Sie sind nur additiv dem Körperbau beigeordnet. Schon Schnabel und Fänge unterliegen in ihrer Ausformung – wie bereits aufgezeigt – anderen Orientierungen, haben nichts mit der eigentlichen Fortbewegung gemein. Teilweise zeichnen sich „Pseudokorrelationen“ (etwa lange dünne Zehen schneller, da Vögel jagende Arten) ab.

Auch die Grundfärbung (die bei Hierofalken selbst im gleichen Gebiet erheblich variieren kann) und die Relation zwischen Ober- und Unterseitenzeichnung (die bei Luftraumjägern klarer als bei Bodenjägern hervortritt) sind additiv zugeordnet. Besondere Färbungs- und Zeichnungsmerkmale variieren in Relation zum Sozial- sowie Territorial- und Zugverhalten in erheblichem Maße, ohne daß die Typenausformung, abgesehen von graduellen Abweichungen, erheblicheren Veränderungen unterliegt.

7.3 Der Typ als Manifestation eines komplex optimierten lokomotorischen Grundleistungspotentials

Erst über die Ermittlung von Funktional- und Leistungsbezügen morphologischer Merkmale offenbart sich, daß diese mit unterschiedlicher Wertigkeit (hierarchisch) zwei klar getrennten Kompartimenten zuordbar sind:

- **Typenspezifisch** (und damit stets auch artspezifisch) sind alle die morphologischen Merkmale, welche – wie aufgezeigt – in direkter Beziehung zum lokomotorischen Grundpotential (einschließlich Gewicht) stehen und sich damit untereinander als eng korreliert erweisen. Sie können sich nur äußerst eingeschränkt graduell wan-

deln, wahren dabei stets qualitativ fixierte Grundrelationen (wie sie für in Formenkreisen zusammengeschlossene Arten bezeichnend sind) und bilden in ihren wechselseitigen Korrelationen eine in sich geschlossene Funktionseinheit mit Modulcharakter (BAUMGART 1998c).

- **Additive (Zusatz-) Merkmale** stehen außerhalb dieses typologisch fixierten Wirkungsgefüges, dem sie rein additiv und ohne Korrelationsabhängigkeit zugeordnet sind. Dies ermöglicht eine freie geographische Variabilität in Anpassung an die Bedingungen im jeweils besiedelten Teilareal. So kann sich je nach Terrain die Fönung des Gefieders sowie mit dem Sozial- und Zugverhalten der Signalstatus (und damit die Auffälligkeit) von Gefiedermerkmalen ändern, ohne daß dadurch an der übereinstimmenden artlichen Zusammengehörigkeit äußerlich oft sehr verschiedener Individuen Zweifel erwachsen. So wurde der Kleinschmidtfalke (vormals *F. kreyenborgi*) erst von ELLIS & GARAT (1983) als helle Morpho des südamerikanischen Wanderfalken (*F. p. cassini*) erkannt (s. BAUMGART 1990). Der für KLEINSCHMIDT als Bindeglied für sein Formenkreis-Konzept so wichtige „Altaifalke“ erinnert auf Grund von Gefiedermerkmalen zwar an den Gerfalken (s. SIBLEY & MONROE 1990, ELLIS 1996), Körpermaße und Lebensweise sind jedoch nach DEMENTIEV & SHAGDARSUREN (1964) und BAUMGART (1978b) eindeutig die eines Sakerfalken.

Zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse dient nebenstehende „Verständnisformel“ (s. Schema 3).

Indem jeder Jagdraum, und darauf beruht offenbar auch seine umweltseitige Determination, eine andere, der Optimierung unterliegende Leistungsprofilierung in den Jagdflugeigenschaften verlangt, stellen sich entsprechende ÖFP einnehmende Greifvögel zugleich auch als fest umrissene Leistungstypen dar. **Der Typ ist somit Ausdruck der morphologischen Manifestation eines effektivitätsbezogenen und komplex optimierten**

Schema 3

Die Rolle des Typs in der Großfalken-Morphologie

„Verständnisformel“

Die einzelnen Leistungsmerkmale von Greifvögeln stehen unter dem Aspekt der Art als optimierte und stabilisierte Leistungseinheit untereinander in einem differenzierten Verhältnis. Die den Typ formenden Merkmale (die sich einschließlich des Gewichtes bestimmend auf die Qualität des Jagdfluges auswirken) sind untereinander wechselseitig faktoriell (positiv oder negativ) korreliert, bilden in sich eine geschlossene Funktionaleinheit mit Modul-Charakter. Dabei bedingt die Veränderung eines Faktors stets zwangsläufig auch eine Veränderung der mit ihm korrelierten Faktoren.

Die anderen „nichttypologischen (additiven) Merkmale“ sind dem Typ (als morphologische Manifestation eines effektivitätsorientiert optimierten lokomotorischen Grundleistungs-Potentials) nur additiv und ohne Korrelation zugeordnet. Sie können sowohl unabhängig vom Typ als auch unabhängig voneinander variieren, was sich auf folgende Weise als „Verständnisformel“ veranschaulichen läßt:

$$\text{Leistungs-Relationen} = \frac{(a \times v \times s \times w)}{m} + F + Z + SF + W \text{ etc.}$$

(in Verbindung zur Morphologie)

Typol. Merkmale **Additive Merkmale**
(Leistungstyp)

Symbole:

a - Ausdauer, **v** - Geschwindigkeit, **s** - Aktivbeschleunigung, **w** - Wendigkeit, **m** - Gewicht, **F** - Färbung (mit Bezug zur Umwelt), **Z** - Besondere Färbungs- und Zeichnungsmerkmale (Signal-Funktion), **SF** - Bau von Schnabel und Fängen (mit Bezug zur Beutebeschaffenheit) und **W** - Gefiederbeschaffenheit (Härte).

lokomotorischen Grundleistungspotentials mit Modul-Charakter. Er reflektiert so in morphologischer Form ökologische Bedingungen bzw. Leistungsanforderungen.

Die Gründe für das Fehlen fließender Übergänge zwischen typologischen Leistungsprofilen läßt sich nach BAUMGART (1978b) mit Hinweis auf ihre effektivitätsbezogene alternative Leistungs-Optimierung am Beispiel der Verfolgungsjäger im freien Luftraum (Wanderfalken) bzw. im bodennahen Raum des offenen Geländes (Hierofalken) gut veranschaulichen (s. Schema 4).

Wird aus einer dieser ÖFP (ausgelöst durch ein reiches ungenutztes Ressourcenangebot) die Besetzung der jeweils anderen angestrebt, muß sich zugleich auch das Leistungspotential über morphologische Umformung ändern. Luftraumjägern wird dann ihre überragende

Geschwindigkeit in Bodennähe zum Hindernis. Geben sie diese durch alternative Leistungsoptimierung zugunsten von mehr Eigenbeschleunigung und Wendigkeit auf, müssen sie (wie auch bei umgekehrtem Ablauf) im Umwandlungsprozeß eine „**Instabilitäts- bzw. Ineffektivitätslücke**“ überwinden (BAUMGART 1978b). Diese besteht darin, daß sie in der Übergangsphase für die Jagd im freien Luftraum bald zu langsam, für die im bodennahen Raum jedoch immer noch zu schnell sowie nicht ausreichend Wendig und eigenbeschleunigend sind. Die von „Typologen“ postulierte Lücke zwischen Arten ist somit aus funktioneller Sicht eine Realität, die sich allerdings mit herkömmlichen Auffassungen zum Evolutionsablauf und ohne Berücksichtigung von Effektivitätskriterien nicht erklären läßt.

7.4 KLEINSCHMIDTS Postulate
aus funktioneller Sicht

Die Realität des **Typs**, als **unveränderliche „Essenz“** von Arten bzw. superspezifischen oder konfunktionellen Einheiten, beruht – wie sich am Beispiel der Falken zeigt – auf einer lokomotorischen Leistungsoptimierung unter den Bedingungen einer definierten ÖFP. Die selektive Fixierung auf jeweils objektiv existierende Effektivitätskriterien garantiert zugleich auch den Zusammenhalt der entsprechenden Einheiten (Lokal-Populationen, Arten bzw. superspezifische Einheiten) ohne direkte genetische Beteiligung. Aberrante und somit ineffektive, zu weit vom Effektivitätsoptimum abweichende Individuen unterliegen der Auslese.

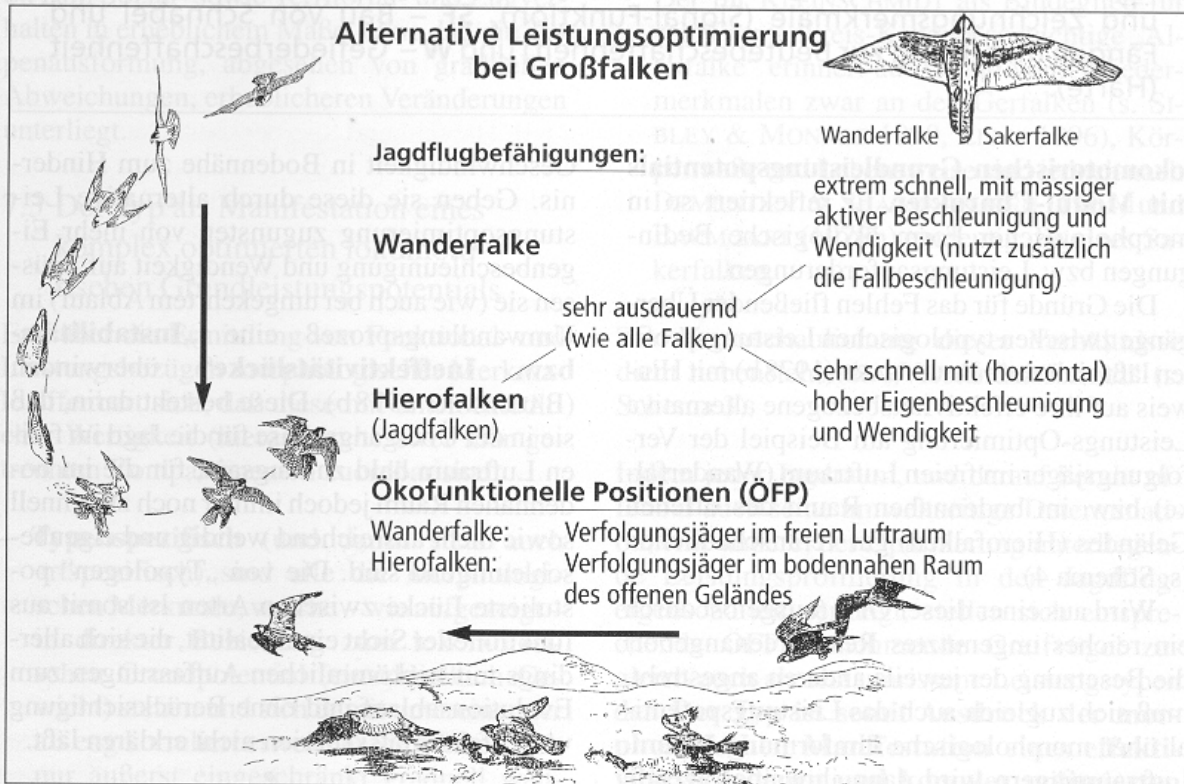
KLEINSCHMIDTS Formenkreise stellen sich damit als Funktionalverbunde von Arten unterschiedlichen Verwandtschaftsgrades, jedoch mit übereinstimmendem lokomotorischen Grundleistungsprofil dar. Prärie- und Rußfalken gehören damit ebenso zum Funktional- bzw. Leistungsverbund der Hierofalken (mittelgroße Verfolgungsjäger im bodennahen

Raum des offenen Geländes), wie Wander-, Rotbrust-, Taita- und Silberfalken mittelgroße Verfolgungsjäger im freien Luftraum sind. Ein generell vorliegender Dualismus wird daran ersichtlich, daß jede Art sowohl einer „Verwandtschaftsgruppe“ als auch einem „Funktionalverbund“ zuordbar ist. Die räumliche und zeitliche Konstanz typologischer Einheiten resultiert aus Effektivitäts-determinierten Funktionsbezügen im Rahmen von Jagdräumen als ökologischem Kompartiment.

Die **diskontinuierliche Trennung** im typologischen Art-Konzept wird – wenn nicht auf Arten, sondern Leistungseinheiten bezogen – mit Hinweis auf die zwischen ihnen stets bestehende Instabilitäts- bzw. Ineffektivitätslücke (s. oben) erklärbar. Sie erhält sich selbstregelnd, weil im Falle der Hybridisierung zwischen Falken unterschiedlichen Typs (etwa Wander- und Sakerfalken) leistungsintermediäre Nachkommen entstehen. Selbst wenn sie fertil sind, erlangen sie weder im Jagdraum der einen noch der anderen Ausgangs-Art deren Jagdeffektivität, womit sie in höherem Grade der Selektion unterliegen.

Die für Typen charakteristische enge

Schema 4



Begrenzung ihrer möglichen Variabilität

wird mit Hinweis auf die Wertigkeit des funktionellen und Effektivitätsbezuges morphologisch manifestierter Leistungsmerkmale erklärbar. Die typologisch im lokomotorischen Grundleistungspotential nur korreliert veränderlichen Leistungsmerkmale bleiben im Rahmen einer ÖFP auf Grund ihres „Modul-Charakters“ stets mehr oder weniger konstant. Sie wandeln sich durch schnell verlaufende (qualitative) „**alternative Leistungsoptimierung**“ (BAUMGART 1998), die sich in morphometrischen Diskontinuitäten niederschlägt und dann in der Regel artliche Abgrenzungen signalisiert. Additive Merkmale können dagegen innerhalb ihres Funktionsrahmens geographisch und individuell in weiten Grenzen und voneinander unabhängig (beispielsweise in Färbung und Zeichnung als Morphen, in Befiederung und Gefiederbeschaffenheit, im Bau von Schnabel und Fängen etc.) variieren. Hierfür sind allmähliche (quantitative), eine graduelle genetische Differenzierung einschließende Verlaufsformen bezeichnend.

Die besondere Eignung von Greifvögeln – die DEMENTIEV als „Modelle aus Modellen“ bezeichnete (USPENSKI 1972) – für Studien zur Integration funktionell-typologischer Vorstellungen ins arttheoretische und Evolutionsdenken hat mehrere Gründe (BAUMGART 1993):

- Sie gehören – da gut beobachtbar – zu einer der am besten erforschten Artengruppen, was auch für die molekularphyletische Konfiguration vieler Arten und die daraus ableitbare Phylogenese zutrifft.
- Der Kenntnisstand zum Funktionsbezug ihrer morphologischen Merkmale ist hoch und über die Nutzung falknerischer Techniken ergeben sich hervorragende Möglichkeiten zur Ermittlung artspezifischer Leistungsmerkmale bzw. -profile.
- Ihre Lokomotorik realisiert sich im wesentlichen über ein differenziertes Flugvermögen (und damit ein Kompartiment). Interferenzen durch andere lokomotorische Kompartimente (etwa Lauf- oder Schwimmbefähigung) fehlen bzw. sind von untergeordneter Bedeutung.

- Die regionalen Artenspektren sind meist gut erfassbar und hochgradig analog, was überregionale Vergleiche und oft auch die Ermittlung konfunktioneller Äquivalente (selbst außerhalb der Gruppe der Greifvögel) erleichtert.
- Für nahezu alle prinzipiellen Problemfälle der Systematik gibt es bei Greifvögeln explizite Beispiele.

Damit ergeben sich auf funktioneller Grundlage neue Lösungsansätze für eine Reihe arttheoretischer Fragestellungen, von denen nachfolgend vor allem solche betrachtet werden, mit denen sich bereits KLEINSCHMIDT auseinandersetzte.

8 Problemfälle im arttheoretischen und Evolutionsdenken

Neue Beiträge zu Artproblem und Evolutionstheorie werden in der Regel mit Skepsis aufgenommen und rein hypothetische Betrachtungen finden kaum noch Beachtung, sofern sie nicht zur Klärung bereits seit langem offener Fragen beitragen. Dies ist mit Hinblick auf den dualen Charakter artlicher Realität (s. Schema 1) das Anliegen nachfolgender Betrachtungen.

Das für das Biologische Art-Konzept so wichtige Problem der **Allospesies** in super-spezifischen Einheiten stellt sich anders dar, wenn man unter diesen nicht nur „genetisch auseinanderstrebende“ sondern auch „funktionell zusammengeführte“ Arten versteht. Konfunktionelle Arten weisen unabhängig vom Grad der genetischen Differenzierung stets übereinstimmende lokomotorische Grundleistungsmerkmale auf, die zumeist noch lokal-spezifisch effektiven Fein Anpassungen unterliegen. Unterarten sind zwar untereinander uneingeschränkt kreuzbar, doch nicht austauschbar. Leistungsmäßige Unterschiede können nicht nur zwischen sich auf relativ engem Raum vertretenden Arten, sondern auch schon zwischen Unterarten beachtlich sein, was sich vor allem am Beispiel von Hierofalken (BAUMGART 1991), Wanderfalken (FISCHER 1977) und Habichten (BEDNAREK 1998) aufzeigen läßt. Jeder Raum bietet meist nur eine Opti-

mallösung, weshalb **Paraspezies** – in der Regel unterschiedlich optimiert – nur eine limitierte Kontaktzone haben (s. HAFFER 1989).

Für die konvergente Entstehung phänotypisch sehr ähnlicher Arten ohne direkte Verwandtschaft liefern nicht nur Alt- und Neuweltgeier (DEL HOYO et al. 1994) oder Nord- und Südfalke (BAUMGART 1997), sondern nach MARCHANT & HIGGINS (1993) und OLSEN (1995) auch die aus den „Old Australian endemic kites“ abgeleiteten Greifvögel vom Bussard-, Habicht- und Milan-Typ (*Hamirostra*, *Erythrotriorchis* bzw. *Lophoictinia*) in Australien eindrucksvolle Beispiele.

Ist das Ressourcenspektrum jedoch reich und inhomogen, so kann es zwischen seit langem getrennten und genetisch sicher abgegrenzten Arten unter Ausbildung von graduell größenmäßigen, zeit- und verhaltensmäßig differenzierten Korrelationsbeziehungen sekundär zu Arealüberlappungen mit sympatrischem bzw. syntopem Auftreten kommen (BAUMGART 1998a).

Dies zeigt sich in der Paläarktis am Beispiel von Turm- und Rötelfalke. Auf der Südhalbkugel ist der Wanderfalke analog mit Rotbrust-, Taita- und Silberfalke (als Vertreter der Südfalke-Gruppe) korreliert. Letzterer präsentiert in Inneraustralien den Typ der weniger vertikal als horizontal ausgerichtet jagenden Wüstenwanderfalke. In der Paläarktis ist dagegen ein sympatrisches Auftreten von Wander- und Wüstenwanderfalke wegen noch fehlender genetisch fundierter Fortpflanzungsisolation unmöglich (BAUMGART 1989). Sie verkörpern unter wechselseitigem Ausschluß „Konstitutionstypen“ im Sinne KLEINSCHMIDTS (1939) mit graduellen Unterschieden in der Jagdweise. Auch der Reichtum des Malaiischen Archipels an Accipiter-Arten – auf Celebes sind es allein fünf (WATTEL 1973) – dürfte weniger auf Artbildung vor Ort sondern vielmehr auf das Zusammentreffen von genetisch gut isolierten „Nord-“ und „Südarten“ (die konvergent auf dem zerfallenen Südkontinent „Gondwana“ bzw. seinen Bruchschollen entstanden sind) zurückzuführen sein. Ein erneutes Verschmelzen nur zeitweilig getrennter Populationen einer Art signalisiert dagegen das Auftreten von Morph.

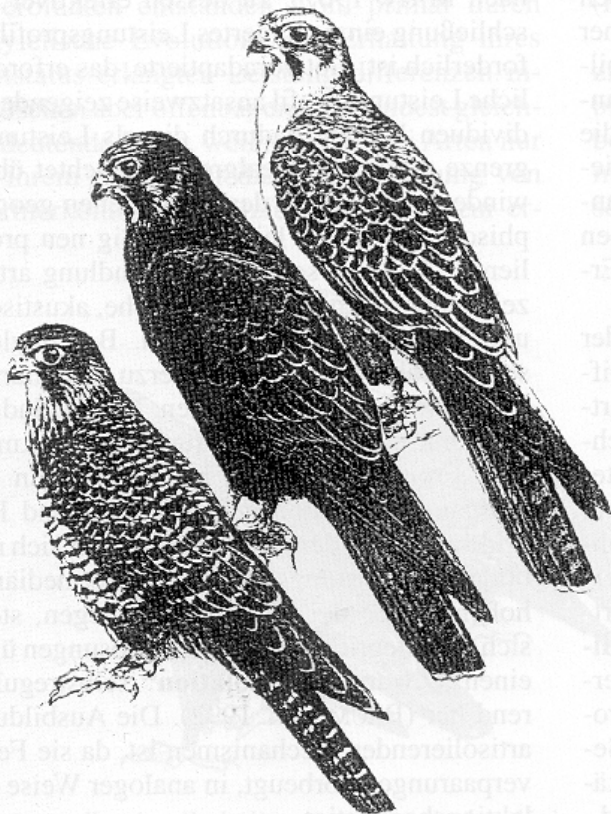
Je nachdem, ob einander nahestehende Arten sympatrisch oder allopatrisch auftreten, kommt es zu beachtenswerten **Merkmalsverschiebungen (character displacement)** in der Weise, daß sich die bei gemeinsamem Auftreten klar ermittelbaren morphometrischen Unterschiede dann, wenn nur eine Art präsent ist, verwischen. Ökologisch wird dieser Vorgang mit dem Konkurrenz-Ausschluß-Prinzip (Gauze) erklärt (BAIERLEIN 1996). Doch auch ohne Konkurrenz führt die mit Erweiterung der genutzten Ressourcenbereiche eintretende Leistungs-Universalisierung morphologisch zu ähnlichen Erscheinungen.

Unter Hinweis auf die Typen-Problematik bei Großfalke läßt sich dies überzeugend am Aläuten-Falke (*F. peregrinus pealei*) veranschaulichen. Als Unterart des Wanderfalke ist seine Lebensweise sehr Gerfalke-ähnlich, was sich auch in seiner intermediären Morphometrie niederschlägt (FISCHER 1977, CADE 1982, WEICK 1989, KEMP & CROWE 1993). Bezeichnenderweise brütete dieser große Falke als stabile (keineswegs nur einen Übergang markierende) leistungsintermediäre Wanderfalke-Unterart relativ isoliert im pazifischen Nordamerika dort, wo Gerfalke zu meist fehlen. Möglicherweise sind auch die Gerfalke auf dem Wanderfalke-freien Island ein intermediär funktionelles Gegenstück zum Aläutenfalke (was aber noch der morphometrischen Überprüfung bedarf).

Zugleich läßt sich so auch vorstellen, wie die Lücke zwischen Wander- und Hierofalke im Evolutionsprozeß durch leistungsintermediäre Formen überbrückbar wurde und es durch Assimilation „Hierofalke-ähnlicher“ Wanderfalke in Saker-Populationen zur Ausformung eines „Wanderfalke-Genotyp“ bei diesem Falke kommen konnte. Unter dem Aspekt, daß Hybridfalke als leistungsintermediär ineffektiv meist bald der Selektion unterliegen, gibt neuerdings die erstaunlich gute Überlebensfähigkeit solcher Vögel in Mitteleuropa (SAAR 1998) zunächst Rätsel auf. Doch das derzeitige Vordringen des Sakers (*F. cherrug*) als Brutvogel ins zentrale Mitteleuropa, spricht für diesen Falke-Typ begünstigende Umweltveränderungen in Form einer „taubengerechten“ Umgestaltung der mitteleuropäischen Kulturlandschaft (BAUMGART 1999),

von denen auch entflogene Hybridfalken profitieren dürften. Und ohne Zuwanderung des Sakers wäre möglicherweise eine leistungsmäßige Umprofilierung mitteleuropäischer Wanderfalken (analog zum Aläutenfalken-Typ) in Richtung Hierofalken wohl in ferner Zukunft nicht ausgeschlossen.

Inselformen zeigen bei begrenztem und zugleich inhomogenem Ressourcen-Spektrum regelmäßig eine auf Leistungs- und Nischen-erweiterung zielende Abweichung vom Ursprungs-Typ („Komplexizitätserweiterung“), was sich vor allem durch Untersuchungen an Mauritius- und Maorifalken (*F. punctatus* bzw. *F. novaeseelandiae*) eindrucksvoll belegen ließ (BROWN & AMADON 1968, WHITE et al. 1994, BAUMGART 1998b). Indem bei limitierten Ressourcen meist nur für wenige, universalisierte (und in Teilbereichen oft gering effektive) Arten eine stabile Existenzgrundlage gegeben ist,



Der Maorifalke *Falco novaeseelandiae* leitet sich als „Universalfalke“ wohl von australischen Braunfalken *F. berigora* (vorn dunkle, dahinter helle Morphe) ab, die es nach Neuseeland verschlagen hat. Er ist also keine ursprüngliche, sondern eine relativ spät entstandene Art

sich bei reichem Angebot aber leistungsdifferenzierte Arten als effektiver erweisen, zeichnet sich auf dieser Grundlage eine Balance im Artenspektrum auf selektiver Grundlage ab, das morphologisch über die Merkmalsverschiebung erfaßbar wird.

Auch für das Problem der **Emergenz**, das Auftreten neuer, aus dem bisherigen Entwicklungsverlauf nicht vorhersagbarer Merkmale im Evolutionsprozeß ergeben sich auf funktioneller Grundlage bei Greifvögeln Erklärungsansätze. Dabei ist von einer Polyfunktionalität von Strukturen im Sinne von PAWELZIG (1985) auszugehen. So dient die stark entwickelte Brustmuskulatur von Falken nicht nur zum Verfolgungsflug, sondern ermöglicht auch das Rütteln (BAUMGART 1996), wobei ersterer offenbar die Primärfunktion darstellt. Die teilweise Umprofilierung des Greiffußes der Falken zum Gehfuß unter weitgehender Beibehaltung anderer Funktionalstrukturen war eine Voraussetzung zur Entstehung der Geierfalken (Karakaras). Sich polyphyletisch aus Greifvögeln ableitende Geier entwickelten – wie die neuweltlichen „Storchengeier“ (*Cathartidae*) – als Grundmerkmal stets einen verlängerten Unterarm, an dem mehr die Gleitflugbefähigung erhöhende Armschwingen ansetzen konnten (BAUMGART 1998d). Damit steigerte sich diese stets schon vorhandene Befähigung unter Reduzierung einer anderen (Wendigkeit). Pigmenteinlagerungen tragen zur Festigung von Federn bei (ENGELMANN 1928). In Form von Fleckung und Bänderungen erlangen sie jedoch im Greifvogelgefieder sekundär auch eine Signalfunktion (BAUMGART 1979).

Indem sich viele Nebenfunktionen in Begleitung einer Hauptfunktion mit entwickeln und bei evolutionärer Neuorientierung zur Hauptfunktion avancieren können, gestalten sich Evolutionsabläufe vielfach verworren und lassen sich oft erst bei ausreichender Kenntnis funktioneller Bezüge aufklären.

Der **Evolution** wird als Entwicklungsprozeß vom Niederen zum kom-

plex Höheren oft eine allein darauf festgelegte historische Eigendynamik („evolutive Potenz“) unterstellt. Mit der zunehmenden Berücksichtigung funktioneller Kriterien zeigt sich jedoch, daß dabei der Effektivität in der Ressourcenerschließung durch optimierte Struktur- und Prozeß-Optimierung eine, wenn nicht sogar die entscheidende Bedeutung zukommt, und sogar „Rückentwicklungen“ zu verzeichnen sind.

Mit Integration funktionsorientierter typologischer Grundlagen in unserem Evolutionsdenken und dem daraus erwachsenden Verständnis von Arten als duale Systeme lassen sich viele bisherige konzeptionelle Probleme lösen bzw. einer Lösung näher bringen. Die von LEISLER & WINKLER (1991) aufgeworfene Frage, warum ökologische Räume nicht zufällig verteilt, sondern konzentriert in relativ geringer Dichte okkupiert werden, erscheint kausal beantwortbar, wenn man in Arten optimierte Leistungseinheiten sieht. Dabei muß jedoch – entsprechend dem dualen Charakter artlicher Realität – auch von zwei Formen der Artbildung und artlichen Stabilisierung ausgegangen werden, was zugleich Erklärungen für die Ausbildung artisolierender Mechanismen liefert. Bisher erarbeitete Evolutions-Vorstellungen müssen damit keineswegs aufgegeben werden, sondern bedürfen lediglich einer Ergänzung.

Als Gegenstück zur anerkannten Form der Artbildung durch allmähliche genetische Differenzierung, basiert die öko-funktionelle Artbildung primär auf Leistungswandel mit nachfolgender genetischer Differenzierung. Weitere Vorstellungen über Wege zur Artbildung (Speziation) erörtert SUDHAUS (1986). Während sich erstere als **phyletische** (*nicht divergierende*) **Evolution** durch allmählich fortschreitenden Wandel vollzieht, erfolgt die **divergierende Evolution** über isolierte Tochterpopulationen. Zu den bisher anerkannten Evolutionsfaktoren Mutation, Rekombination, Selektion (natürliche Auslese) und Isolation kämen dann noch Leistungsanforderungen und -wandel, Optimierung und Effektivität, die sich in ihrer Gesamtheit als der von STRESEMANN (nach HAFPER 1997b) gesuchte zusätzliche „Evolutionfaktor X“ erweisen könnten. Großes Interesse verdient in Verbindung damit

noch die bisher kaum gestellte Frage, welches Effektivitätsgefälle die divergierende Evolution auslöst und wie hoch es zur Erhaltung eines sympatrischen Vorkommens ähnlicher Arten sein muß.

Grundlage der divergierenden Evolution ist in der Regel eine alternative Leistungsoptimierung, die darauf beruht, daß zwei Leistungsanforderungen so verschieden sind, daß sie nicht ohne erheblichen Effektivitätsverlust von Individuen einer Art erbracht werden können. Ihr Ablauf erscheint deshalb meist auch gerichtet und sprunghaft. Letzteres ist jedoch vor allem darauf zurückzuführen, daß leistungsintermediäre Übergangsformen (wie etwa der Aläutenfalk) oft nur zeitweilig existieren und bald der Auslese unterliegen.

Auslöser der divergierenden Evolution ist wohl stets ein ungenutztes (bzw. durch existierende Arten nicht effektiv erschließbares) Ressourcen-Angebot („Sog der freien Nische“ nach MAYR 1967), zu dessen effektiver Erschließung ein verändertes Leistungsprofil erforderlich ist. Gut voradaptierte, das erforderliche Leistungsprofil ansatzweise zeigende Individuen können dadurch die als Leistungsgrenze erfaßbare Arealgrenze gerichtet überwinden und dann in der gewonnenen geographischen Isolation leistungsmäßig neu profilieren. Zugleich setzt die Abwandlung artanzeigender Mechanismen (optische, akustische und Verhaltensmerkmale) ein. Bei phyletischer Evolution kommt es hierzu wohl nur im Falle von Sekundärkontakten. Da nur Individuen mit einer Präferenz für neue Merkmale vor „Fremdverpaarung“ mit Individuen der Ausgangspopulation gesichert sind und Hybride zwischen der bisherigen und der sich neu bildenden Leistungseinheit als intermediär in hohem Maße der Auslese unterliegen, stellt sich die Integrität beider Systemlösungen über einen „Zwang zur Isolation“ selbstregulierend her (BAUMGART 1992). Die Ausbildung artisolierender Mechanismen ist, da sie Fehlverpaarungen vorbeugt, in analoger Weise selektionsbegünstigt.

Die Richtung dieser balanciert ablaufenden Prozesse hängt – was noch differenzierter Betrachtung bedarf – in bereits aufgezeigter Form primär vom Ressourcenangebot ab. Die mit Jagdraumerweiterung und Leistungsuniversa-

lisierung verbundene Artenreduzierung setzt offenbar stets bei den vorhandenen Basis-Arten an. Hybridisierung spielt dabei offenbar keine Rolle. Einzelmerkmale (Beutespektrum, Spezialisierungsgrad, Gefiedermerkmale u. a.) galten dabei oft als Indizien für ein Entwicklungsniveau (STEGMANN 1929, 1933, v. BOETTICHER 1944, DEMENTIEV 1960, KORELOW 1962, KOZLOWA 1969 u. a.). Sie können aber, da sie lediglich den jeweiligen (oft nur lokalen) Funktionalstatus widerspiegeln, entsprechende Aussagen kaum fundiert stützen.

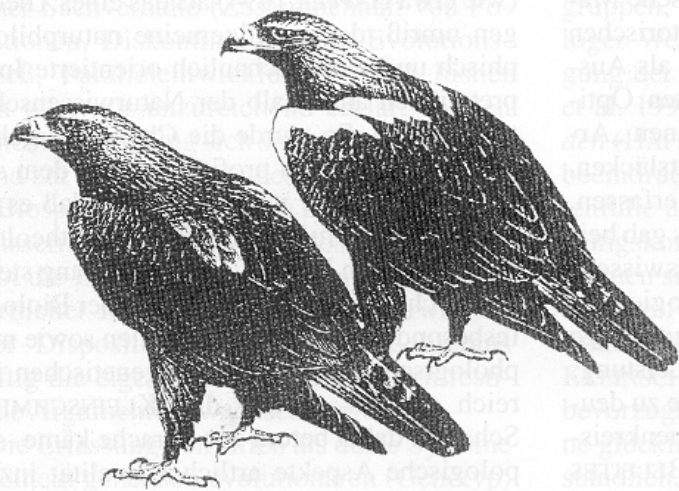
Erst die Kombination von phyletischer und divergierender Evolution vermag das Zustandekommen der Artenvielfalt relativ einfach und zugleich plausibel zu erklären. Auf phyletischer Evolution beruht offenbar die Differenzierung von Östlichem und Spanischem Kaiseradler (*Aquila h. heliaca* bzw. *A. h. adalberti*), was die Beurteilung ihres taxonomischen Status erschwert. Auch die paläarktischen Hierofalken entstanden wohl primär durch phyletische Evolution. Zur Erhaltung ihres Artstatus erlangten Leistungsdifferenzen inzwischen aber offenbar eine zumindest gleichbedeutende Rolle, weil jede der drei Arten nur in ihrem Areal über die zur Herstellung von Partnerkontakten (Balzfütterung) und zur er-

folgreichen Jungenaufzucht erforderliche Jagdeffektivität verfügt.

Im Ergebnis einer primär divergierenden Evolution durch alternative Leistungsoptimierung (in Zugverhalten und Ausbildung des Kainismus) ist offenbar die Abspaltung des Schrei- vom Schelladler (*Aquila pomarina* bzw. *A. clanga*) erfolgt (BAUMGART 1980). Hiero- und Wanderfalken sind möglicherweise wiederholt (Saker-Wanderfalke-Präriefalke) wechselseitig aus einander hervorgegangen, wobei sich die alternative Leistungsoptimierung (s. Kap. 7.3) stets zwischen extremer Schnelligkeit einerseits und Eigenbeschleunigung und Wendigkeit andererseits vollzog. Das gegenwärtig zu verzeichnende Vordringen des Sakerfalken als Brutvogel nach Mitteleuropa schließt mit dem Übergang vom Ziesel zum Taubenjäger auch einen Leistungswandel (mit der Pigmentierungszunahme der Handschwingen als morphologischem Beleg) ein (BAUMGART 1999).

Graduelle (quantitative) Leistungsdifferenzierungen, die für additive Merkmale problemlos und bei typenspezifischen nur in sehr begrenztem Umfang möglich sind, führen meist lediglich zur Unterartbildung. Doch die so begründete leistungsmäßige Lokal-Einbindung kann bereits zum eingeschränkten Genaustausch mit Nachbarpopulationen und genetischen Differenzierungen führen, die letztlich langfristig (als Mindestzeitraum wird oft auf 1 Million Jahre orientiert) zur Fortpflanzungsisolation führt. Es bedarf hierzu also nicht unbedingt erheblicher barrierebildender tektonischer Prozesse. Vordem nur allopatrisch existente Formen können nach vollzogener Ausbildung artisolierender Mechanismen dann wieder (wie etwa Turm- und Rötelfalke) sich sympatrisch überlappend auftreten.

Alternative Leistungsoptimierungen führen als qualitative Umschläge offenbar viel rascher – was stets morphometrisch erfassbare Lücken signalisieren – zur Artbildung. Die genetische Diffe-



Kaiseradler Aquila heliaca und Spanischer Kaiseradler A. h. adalberti (von links) haben sich durch ihre weit voneinander entfernten Verbreitungsgebiete „auseinander gelebt“ und können als Beispiel für phyletische Evolution gelten. Ihr systematischer Status (Arten oder Unterarten) erfährt je nach Betrachtungsweise eine unterschiedliche Bewertung

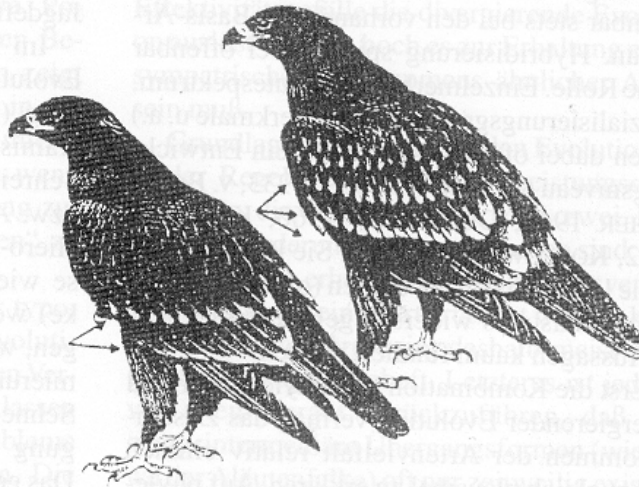
renzung erfolgt erst nachträglich und ihr Grad sagt oft nur wenig über den Artstatus aus. Zu dessen Erfassung sind folglich Funktional-Kriterien erforderlich, die es zumeist erst noch im Sinne obiger Ausführungen zu erarbeiten gilt.

9 Allgemeine Folgerungen

Ein sich an den nach wie vor offenen Fragen zu Art- und Evolutionsproblemen orientierender historischer Rückblick offenbart eine Fülle geradezu tragischer Trugschlüsse, die sich zugleich in bemerkenswerter Weise um die Person von OTTO KLEINSCHMIDT ranken.

Ihm gebührt das uneingeschränkte Verdienst, mit seinen Postulaten (BAUMGART 1997c) die Grundgesetze des rezenten Existenzrahmens und der funktionellen Realität von Arten – wenn auch auf rein empirischer Grundlage – formuliert zu haben (s. 7.4). Die diesem zugrundeliegenden Kausalitäten, d.h. den Typ als morphologische Manifestation eines elementaren lokomotorischen Leistungspotentials, seine Konstanz als Ausdruck einer Effektivitätsdeterminierten Optimierung und die Lücke zwischen seinen „Arten“ als Ineffektivitäts- und Instabilitätslücken, vermochte er jedoch noch nicht zu erfassen. Für den damaligen Kenntnisstand – es gab beispielsweise noch keine Verhaltenswissenschaften und an die Molekularbiologie war noch nicht zu denken – ist dies eine gewaltige wissenschaftliche und Abstraktions-Leistung.

Seine Versuche, diese Erkenntnisse zu deuten, führten zur Aufstellung der Formenkreislehre (s. KLEINSCHMIDT 1926, BELEITES 1996), die mit den damaligen Auffassungen von der Evolution (als kontinuierlicher Vorgang) unvereinbar war. Doch auch seine Kritiker vermochten nicht die Realität von KLEINSCHMIDT'S Postulaten zu erkennen, verwarfen mit seinen Interpretationen auch die diesen Betrachtungen zugrundeliegenden Fakten. Mit



Schrei- und Schelladler (Aquila pomarina bzw. A. clanga), hier Vögel im Jugendkleid (von links), haben eine divergierende Evolution mit alternativer Leistungsoptimierung (im Zugverhalten und Kainismus) durchlaufen, weshalb an ihrem Status als getrennte Arten kein Zweifel besteht

der Bewertung typologischer Sachverhalte als kreationistisch, essentialistisch und antidarwinistisch wurde tiefergehenden funktionellen Betrachtungsweisen über Jahrzehnte die Grundlage entzogen. Man machte es sich zu leicht, wenn man das Werk KLEINSCHMIDT'S (wie etwa HAFFER 1994) als das eines Theologen umriß, dessen allgemeine naturphilosophisch und weltanschaulich orientierte Interpretationen außerhalb der Naturwissenschaften wurzeln. So wurde die Chance vergeben, aus einem Werk zu profitieren, von dem sein Begründer immer wieder betonte, daß es nur auf Realitäten fuße und mit seinem theologischen Beruf in keinem Zusammenhang stehe.

Durch neue Entwicklungen in der Biologie, insbesondere im ökofunktionellen sowie morphologischen und molekulargenetischen Bereich werden – ohne daß KLEINSCHMIDT'S Schaffen dabei betont zur Sprache käme – typologische Aspekte artlicher Realität inzwischen wieder diskussionsfähig. Dem sich dabei abzeichnenden Erfordernis einer Validierung der schwerpunktmäßig auf Anpassung an die Umwelt orientierten Darwinschen Evolutionstheorie durch stärker Organismus-zentriertes Evolutionsdenken (s. SANDKÜHLER 1990) entsprechen die mit der Art als Leistungsträger

und Leistungseinheit verbundenen Vorstellungen.

Auf der Fortpflanzungsisolation basierend wurde mit dem Biologischen Art-Konzept auch ein rein intuitiv-empirischer Zugriff auf die ökofunktionelle Realität der Art erreicht, was gegenüber allen anderen Art-Konzepten einen beachtlichen Fortschritt brachte. Der entscheidende Durchbruch blieb aber versagt, weil es die führenden Vertreter dieser Großtheorie nicht vermochten, die Leistungs- und Effektivitätsbezogenheit typologischer Ausformungen zu erkennen. Dies führte zu einer geradezu dogmatischen Diskreditierung typologischer Denkansätze. Versuche, die Fortpflanzungsisolation kausal rein genetisch zu erklären, mußten scheitern, da dies ohne Hinweis auf den Zwang zur Wahrung der Integrität biologischer Leistungseinheiten kaum möglich erscheint. Der historische – und oft als zufallsbedingt interpretierte – Prozeßcharakter der Evolution rückt daher in einschlägigen Betrachtungen stets in den Vordergrund. Der rezente Existenzrahmen von Arten findet dagegen kaum und dann meist nur in Form ökologischer Umschreibungen Berücksichtigung.

Das Beharren auf rein genetisch orientierten Interpretationen führte dazu, daß eine Reihe grundlegender art- und evolutionstheoretischer Sachverhalte (Zusammenhalt von Populationen, Diskontinuitäten im Evolutionsprozeß, Parallelentwicklungen etc.) bisher nicht oder nur unzureichend erklärt werden können. Man schlug sich so das für Fortschritte und zur Stabilisierung des Theoriegebäudes der Biospezies erforderliche zweite Standbein gewissermaßen auf Dauer selbst weg. Damit bleibt die Interpretation typologischer Aspekte artlicher Realität weiter in antidarwinistischer Disposition, obwohl gerade hieraus künftig die eigene Position maßgeblich festigende Argumente erwachsen dürften.

Die Erfassung von Arten als duale Systeme mit einem genetisch-evolutionären (Genotyp) und einem ökofunktionellen Kompartiment (Phäno- bzw. Leistungstyp) kommt auch in der Definition zum Ausdruck, wonach „**Rezente (Greifvogel-/Falken-) Arten (d.h. gegenwärtig real existierende Arten) eigenständige, über ihre Ökofunktionelle Position umweltseitig eingebundene, optimierte und**

stabilisierte (und dadurch zur Fortpflanzungsisolation gezwungene) biologische Leistungseinheiten monophyletischer Genese und genetischer Kompatibilität sind“.

Der duale Charakter artlicher Realität offenbart sich gegenwärtig besonders bei der intensiv betriebenen Suche nach einem einheitlichen phylogenetischen System (total evidence approach). Die primär auf phänotypischen Merkmalen basierende Phylogenie-Rekonstruktion nach der Wetmore-Systematik wird mit zunehmender Nutzung von DNA-Sequenzen und -Distanzen immer anfechtbarer. Das hierauf basierende Sibley-Ahlquist-System vermag den Evolutionsverlauf dagegen objektiv (von funktionellen und konvergenten Entwicklungen unabhängig) zu erfassen, verliert dann aber oft an Anschaulichkeit. Auf dieser Grundlage neu konzipierte Stammbäume bedürfen folglich immer des Hinweises, daß die erfaßten Arten in ihrem rezenten Existenzrahmen parallel auch den Ordnungsprinzipien einer ökofunktionell optimierten Leistungshierarchie unterliegen, die sich (unabhängig von der Stammesgeschichte) an Effektivitätskriterien orientiert.

Greifvögel sind für derartige Untersuchungen aus den bereits aufgezeigten Gründen (7.4) ideale Studienobjekte. Andere Artengruppen, wie etwa die in jüngerer Zeit in analoger Weise unter besonderer Berücksichtigung der Rohrsänger *Acrocephalus* (LEISLER et al. 1997) untersuchten Zweigsänger *Sylviden* (HAFFER 1991), brachten zwar eine Reihe beeindruckender Ergebnisse. Wegen der Artenfülle und vielfältiger lokomotorischer Leistungskombinationen auf unterschiedlichen Ebenen sind jedoch Verallgemeinerungen wie bei Greifvögeln mit ihrer „eindimensionalen Lokomotorik“ vorerst kaum zu erwarten. KLEINSCHMIDT hatte bei der Auswahl seiner bevorzugten Studienobjekte offensichtlich eine glückliche Hand, und damit wird auch verständlich, warum sie sowohl Kaiser Friedrich II. als auch viele spätere Wissenschaftler so anzogen, sich Greifvogelkunde nicht nur als Natur- und Biowissenschaft, sondern oft geradezu als „Geisteswissenschaft“ darstellte.

Zusammenfassung

Das greifvogelkundliche Werk von OTTO KLEINSCHMIDT (1870–1954) erfährt als Ergebnis ökofunktionell und molekulargenetisch fundierter Betrachtungsweisen eine Neubewertung. Seine Greifvogel-Formenkreise – bisher als Verwandtschaftsgruppen angesehen – erweisen sich zunehmend als Funktionalverbände. Diese bieten Ansätze zur Erfassung von Arten als duale Systeme und Leistungseinheiten in ihrem rezenten funktionellen Existenzrahmen und des Typs als morphologische Manifestation eines komplex optimierten lokomotorischen Leistungspotentials mit Modulcharakter.

Anhand Greifvögel betreffender Beispiele werden grundlegende arttheoretische Begriffsbilder (Art und Allospezies, Artbildung, Merkmalswandel, Emergenz, Evolution etc.) funktionell orientiert erörtert. Diese Betrachtungen zielen nicht darauf, KLEINSCHMIDTS Formenkreislehre neu zu beleben. Ihr Anliegen besteht darin, die vor 100 Jahren zur Definition des Formenkreises beitragenden und in der Gegenwart zumeist ignorierten Realitäten erneut aufzuzeigen.

Summary

The Raptor Work of OTTO KLEINSCHMIDT (1870–1954) undergoes a new evaluation as a result of ecofunctional and molecularphyletic studies. Some of his Raptor-Formenkreise (forms circles – *orbis formarum*) like that of *Falco Hierofalco* are rather comprehensible as functional (adaptive) groups (units) in result of convergent evolution instead of being viewed as phylogenetic groups. On this basis species are also explainable as dual systems and performance units within their recent frame of existence. In this context the type is defined as morphological manifestation of a complex optimized locomotoric performance potential with module-character.

On the basis of examples concerning birds of prey some fundamental terms of species theory (species and allospecies, speciation, character displacement, emergence, evolution etc.) are explained with functional orientation. It is not the intention of this discourse to re-

ve KLEINSCHMIDT's Formenkreis-Theory. It's purpose is to show the realities, which 100 years ago contributed to its definition and which must be taken into consideration again under new aspects.

LITERATUR:

- ANDERSEN, 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. Linn. Soc.* **15**: 105–130.
- AX, P. (1988): Systematik in der Biologie. Stuttgart.
- BAIERLEIN, F. (1996): Ökologie der Vögel. Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm.
- BAUMGART, W. (1974): Zur Ausbildung heller und dunkler Phasen bei Greifvögeln. – *Falke* **21**: 376–385.
- BAUMGART, W. (1975): Die Bedeutung funktionaler Kriterien für die Beurteilung der taxonomischen Stellung paläarktischer Großfalken. – *Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden* **33**: [30] 303–316.
- BAUMGART, W. (1978a): Funktionelle Aspekte des Artbegriffes bei Greifvögeln. – *Falke* **25**: 185–202.
- BAUMGART, W. (1978b): Über Gefiedermerkmale, Existenzbedingungen und Züge der Brutbiologie östlicher Sakerfalken (*Falco cherrug milvipes*). – *Mitt. Zool. Mus. Berlin Bd. 54. Ann. Orn.* **2**: 145–166.
- BAUMGART, W. (1979): Zur Signalfunktion von Gefiedermerkmalen bei Greifvögeln. – *Beitr. Vogelkd.* **25**: 209–246.
- BAUMGART, W. (1980): Steht der Schreiadler unter Zeitdruck? – *Falke* **27**: 6–17.
- BAUMGART, W. (1989): Damaszener Wüstenfalken. – *Falke* **36**: 6–13, 54–59, 91–94.
- BAUMGART, W. (1990): Der Kleinschmidt's-Falke – ein hellphasiger Wanderfalke. – *Falke* **37**: 363–368.
- BAUMGART, W. (1991): Der Sakerfalke. – N. Brehm-Bücherei, 3. Aufl. Bd. 514, Wittenberg Lutherstadt.
- BAUMGART, W. (1992): Die Arealgrenze als Leistungsgrenze und ihre Rolle im Artbildungsprozeß bei Vögeln (Modellvorstellungen). – *Falke* **39**: 294–302.
- BAUMGART, W. (1992/93): Die taxonomischen Beziehungen zwischen den Großfalken der Untergattung *Hierofalco*. – *Der Falkner* **42/43**: 24–31.
- BAUMGART, W. (1993): Der Beitrag der Greifvogelforschung zur Formierung der funktionellen Art-

- theorie. – Greifvögel und Falkneri 1992: 94–101.
- BAUMGART, W. (1996): Functional Aspects in the Taxonomy of large Falcons. – Proc. Specialists Workshop, Abu Dhabi (UAE) 14.–17. November 1995: 93–110.
- BAUMGART, W. (1997a): Funktionelle Positionen und Taxonomie der Eigentlichen Falken (Gattung *Falco*) [Functional Positions and Taxonomy of True Falcons (Genus *Falco*)]. – Mitt. Zool. Mus. Berl. **73** (1997) Suppl.: Ann. Orn. 21: 103–129.
- BAUMGART, W. (1997b): Der adaptive Charakter morphologischer Merkmale bei Greifvögeln und ihre taxonomische Relevanz. – Greifvögel und Falkneri 1995: 54–69.
- BAUMGART, W. (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.
- BAUMGART, W. (1998a): Leistungsdifferenzierungen bei Greifvögeln und ihre Bedeutung für artliche Existenz und Artbildung. – Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden 50. Suppl. 11 (100 Jahre Art-Konzepte in der Zoologie): 125–137.
- BAUMGART, W. (1998b): Der australische Braunfalke *Falco berigora* VIGORS & HORSFIELD 1827 als funktionelles Äquivalent zum paläarktischen Mäusebussard *Buteo buteo* (L. 1758) nebst Anmerkungen zur funktionellen Position des Neuseelandfalken *Falco novaeseelandiae* GMELIN 1788. – Beitr. Gefiederkd. & Morph. Vögel **5**: 1–26.
- BAUMGART, W. (1998c): The Reflection of Kleinschmidt's Raptor Work and its importance for the Recent Development of Species-Theory. – Paper, Vth World Conference on Birds of Prey and Owls, 4.–11. August 1998 Midrand, South Africa, Abstracts p. 59.
- BAUMGART, W. (1998d): The Ecofunctional Positions of Palearctic Vultures. – Paper, Vth World Conference on Birds of Prey and Owls, 4.–11. August 1998 Midrand, South Africa, Abstracts p. 10.
- BAUMGART, W. (1999): Bestehen ernährungsmäßige Voraussetzungen für die dauerhafte Ansiedlung des Sakerfalken im zentralen Mitteleuropa. – Orn. Mitt. **51**: 156–163 (s. a. J. Orn. **140**: 238).
- BAUMGART, W., W. FISCHER & D. ZENKER (1974): Über die funktionelle Stellung von Greifvögeln. – Jagdinformationen 3–4: 7–32.
- BEDNAREK, W. (1998): Zuchtbericht 1997. Unterscheiden sich Rassen des Habichts (*Accipiter gentilis*) in ihrem Verhalten? – Greifvögel und Falkneri 1997: 59–67.
- BELEITES, M. (1996): Otto Kleinschmidts Formenkreislehre – eine andere Sicht auf die Natur. – Briefe zur Orientierung im Konflikt Mensch-Erde, Lutherstadt Wittenberg, 17. 39: 1–31.
- BOCK, W. J. & J. FARRAND (1980): The number of species and genera of recent birds: a contribution to comparative systematics. – Amer. Mus. Novit. 2703, 29 S.
- BOETTICHER, H. V. (1944): Zur Gattungssystematik der echten Falken. – Zool. Anzeiger **145**: 1–10.
- BROWN, L. & D. AMADON (1968): Eagles, Hawks and Falcons of the World. – Feltham.
- BUNNEL, S. (1986): Hybrid Falcon overview 1985. Hawk Chalk XXV: 43–47.
- CADE, T. (1982): The Falcons of the World. London, Auckland, Sydney, Toronto, Johannesburg.
- CRAMP, S. & 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, eds. (1994): Handbook of the Birds of the World, Vol. 2. New World Vultures to Guinea-fowl. Barcelona.
- DEMENTIEV, G. P. (1960): Der Gerfalke. – N. Brehm-Bücherei 264. Wittenberg Lutherstadt.
- DEMENTIEV, G. P. & A. SHAGDARSUREN (1964): On Mongolian saker falcons and the taxonomical position of the Altai falcon. – Sb. Trud. Zool. Mus. Moskov. Univ. 9: 3–37. (Russ.).
- DOLL, R. (1976): Artprobleme in der Biologie. – Biol. Rdsch. **14**: 23–37.
- EASTHAM, C. P. & M. K. NICHOLLS (1998): Morphometrics of the Desert Falcons. – Paper, Vth World Conference on Birds of Prey and Owls, 4.–11. August 1998 Midrand, South Africa, Abstracts p. 18.
- ECK, S. (1970): Verzeichnis der Formenkreis-Namen Otto Kleinschmidts mit Bemerkungen zur Formenkreis-Nomenklatur. – Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden **31** (Nr. 8): 85–137.
- ECK, S. (1978): Die Entwicklung superspezifischer Begriffe in der zoologischen Taxonomie seit der Jahrhundertwende. – Biol. Rdsch. **16**: 98–103.
- ECK, S. (1988): Ist Otto Kleinschmidts Formenkreis-Konzept wieder aktuell? Proc. Int. 100. DO-G Meeting, Current Topics Avian Biol., Bonn 1988: 61–67.
- ECK, S. (1991): Die Zoogeographische Art der Adlerbussarde *Buteo [lagopus]* (*Accipitridae*). – Ann. Orn. **15**: 137–146.
- ECK, S. (1992): Zoogeographische Arten bei paläarktischen Vögeln (Beispiel Falken) – Über Geospezies und Biospezies. – Mitt. Ver. Sächs. Orn. **7**: 53–61.
- ECK, S. (1994): Der Kleinschmidtsche Formen-

- kreis. Über die Entstehungsphase dieses Artbegriffes. – Senckenberg-Buch 70, Frankfurt am Main: 125–132.
- ECK, S. (1996): Die paläarktischen Vögel – Geospezies und Biospezies. – Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden **49**, Supplement: 1–103.
- ELLIS, D. H. (1996): The Altay falcon, morphology, and distribution. – Proc. Specialists Workshop, Abu Dhabi (UAE) 14.–17. November 1995: 143–168.
- ELLIS, D. H. & C. P. GARAT (1983): The Pallid Falcon, *Falco kreyenborgi*, is a color phase of the austral Peregrine Falcon (*Falco peregrinus castani*). – Auk **100**: 269–271.
- ENGELMANN, F. (1928): Die Raubvögel Europas. Neudamm.
- FISCHER, W. (1977): Der Wanderfalk. N. Brehm-Bücherei Bd. 380. Wittenberg Lutherstadt. (2. Aufl.).
- GLUTZ VON BLITZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas Bd. 4., Falconiformes. Frankfurt a. M.
- GROSSMAN, M. L., J. HAMLET & S. GROSSMAN (1964): Birds of Prey of the World. London & New York.
- HAFER, J. (1987): Über Superspezies bei Vögeln. Ann. Naturhist. Mus. Wien 88/89: 147–166.
- HAFER, J. (1989): Parapatrische Vogelarten der paläarktischen Region. – J. Orn. **130**: 475–512.
- HAFER, J. (1991): Sylviidae – Zweigsänger. In: U. N. GLUTZ VON BLITZHEIM & K. M. BAUER: Handbuch der Vögel Mitteleuropas Bd. 12/1: 11–17.
- HAFER, J. (1994): Die Seebohm-Hartert-„Schule“ der europäischen Ornithologie. – J. Orn. **135**: 37–54.
- HAFER, J. (1995): Die Ornithologen ERNST HARTERT und OTTO KLEINSCHMIDT: Darwinistische gegenüber typologischen Ansichten zum Artproblem. – Mitt. Zool. Mus. Berlin **71**/Suppl. Ann. Orn. **19**: 3–25.
- HAFER, J. (1997a): Essentialistisches und evolutionäres Denken in der systematischen Ornithologie des 19. und 20. Jahrhunderts. – J. Orn. **138**: 61–72.
- HAFER, J. (1997b): Vogelarten und ihre Entstehung: Ansichten OTTO KLEINSCHMIDTS und ERWIN STRESEMANN. – Mitt. Zool. Mus. Berl. **73**/Suppl.: Ann. Orn. **21**: 59–96.
- HAFER, J. (1998): Artkonzepte in der heutigen Zoologie. – Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden **50**, Suppl. 11 (100 Jahre Art-Konzepte in der Zoologie): 9–19.
- HEIBIG, A. J. (1998): Zum gegenwärtigen Stand der ornithologischen Systematik. – Vortrag auf der 130. Jahresversammlung der DO-G in Neubrandenburg, 24.–29.9.1997, J. Orn. **139**: 209–210.
- HEIBIG, A. J., 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. CHANCELLOR (eds.): Raptor Conservation Today. Berlin, London & Paris.
- HARTERT, E. (1912/21): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Bd. 2. Berlin
- HARTERT, E. (1923): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Nachtrag I. Berlin.
- JAHN, I., R. LÖTHER & K. SENGLAUB (Hrsg.) (1982): Geschichte der Biologie. Jena.
- JÖGER, U., T. AMANN, P. LENK & U. WILLAND (1998): Molekulare Merkmale und das Phylogenetische Artkonzept. – Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden **50**, Suppl. 11 (100 Jahre Art-Konzepte in der Zoologie): 109–123.
- JUDIN, K. A. (1950): Morfoložitscheskie adaptacii Sem. *Falconidae* v svjazi s voprosami sistematiki. – Sbornik Stat. Pamjati Ak. P. P. Suschkina. Ak. Nauk. SSSR. Moskau u. Leningrad, S: 135–208.
- KEMP, A. & T. CROWE (1993): A morphometric analysis of *Falco* species. In: M. K. NICHOLS & R. CLARKE: The biology and conservation of small falcons. The Hawks and Owl Trust, London: 223–232.
- KLEINSCHMIDT, O. (1900): Arten oder Formenkreise? – J. Orn. **48**: 134–139.
- KLEINSCHMIDT, O. (1901): Der Formenkreis *Falco Hierofalco* und die Stellung der ungarischen Würgfalken in demselben. – Aquila **8**: 1–49.
- KLEINSCHMIDT, O. (1915–1918): Die wissenschaftliche Minderwertigkeit von DARWIN'S Werk über die Entstehung der Arten. – Falco **11**: 1–6, **11–18**; **12**: 5–9; **13**: 11–20, 21–32, 36–42; **14**: 2–3.
- KLEINSCHMIDT, O. (1912–37): *Falco Peregrinus*. – Berajah. Zoographia infinita. Halle.
- KLEINSCHMIDT, O. (1923–37): *Falco Hierofalco* (KL.). – Berajah. Zoographia infinita. Halle.
- KLEINSCHMIDT, O. (1926): Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. Halle.
- KLEINSCHMIDT, O. (1933–37): *Falco Peregrinus* II. – Berajah. Zoographia infinita. Halle.
- KLEINSCHMIDT, O. (1934): Raubvögel und Eulen der Heimat. Wittenberg.
- KLEINSCHMIDT, O. (1939): Gibt es „Konstitutionstypen“ bei Tieren. – Falco **35**: 59–60, Tafel II.
- KORELOW, M. N. (1962): Otrjad chischtny pticy – *Falconiformes*. In: W. F. GAWRIN, J. A. DOLGUSCHIN, M. N. KORELOW & M. A. KRZJMINA:

- Ptitzj Kazachstana. Bd. 2. Aschabad.
- KOZŁOWA, E. V. (1969): Rodstvennyje svjazy sokolov-balobanov i kreceta i verojatnaja istorija ich rasselenija. – Zool. J. Moskva **48**: 1838–1851
- LEISLER, B. & H. WINKLER (1991): Ergebnisse und Konzepte ökomorphologischer Untersuchungen an Vögeln. – J. Orn. **132**: 373–425.
- LEISLER, B., P. HEIDRICH, K. SCHULZE-HAGEN & M. WINK (1997): Taxonomy and phylogeny of reed warblers (Genus *Acrocephalus*) based on MtDNA sequences and morphology. – J. Orn. **138**: 469–496.
- MARCHANT, S. & P. J. HIGGINS eds. (1993): Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic Birds. Vol. 2. Raptors to Lapwings. Melbourne.
- MAYDEN (1997): A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. – In M. F. CLARIDGE, H. A. DAWAH & M. R. WILSON (Eds.): Species. The units of biodiversity. The Systematics Ass. Spec. Vol., Series 54: 381–424.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg & Berlin.
- MAYR, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. Hamburg und Berlin.
- MAYR, E. (1998a): Das ist Biologie. Heidelberg & Berlin.
- MAYR, E. (1998b): Gedanken zum Art-Problem. – Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden Bd. **50**/Suppl., Nr. 11: 6–8.
- MAYR, E. & L. L. SHORT (1970): Species Taxa of North American Birds. A Contribution to Comparative Systematics. – Publ. Nuttall Orn. Club **9**: 1–127.
- MOČEK, R. (1998): Kausale Morphologie und aktueller Evolutionsdiskurs. – Max-Planck-Institut für Wissenschaftsgeschichte, Preprint 92: 1–73.
- OLSEN, P. D. (1995): Australian Birds of Prey. Sydney.
- 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.
- PAWELZIG, G. (1985): Polyfunctionality of structures – a fundamental condition for development and evolution. In: J. MLIKOVSKY & V. J. A. NOVÁK: Evolution and Morphogenesis. Praha: 247–251.
- PETERS, G. (1998): Der „Point of no return“ im Speziationsprozeß. – Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden Bd. **50**/Suppl., Nr. 11: 69–76.
- PETERSON, R., G. MOUNTFORT & P. A. D. HOLLOW (1985): Die Vögel Europas. Hamburg & Berlin (14. Aufl.).
- PEUS, F. (1970): Zum 100. Geburtstag. – Syllogomena Biologica. Leipzig & Wittenberg.
- SAAR, C. (1998): Ein kleiner, aber nicht ganz unwichtiger Beitrag zur Diskussion über die Falken-Hybriden. – Greifvögel und Falkneri 1996: 46–51.
- SANDKÜHLER, H. J. (Hrsg.) (1990): Europäische Enzyklopädie zu Philosophie und Wissenschaft. Hamburg.
- SCHWERDTFEGER, F. (1977): Ökologie der Tiere. Bd. 1. Autökologie. Berlin.
- SEIBOLD, I. (1994): Untersuchungen zur molekularen Phylogenie der Greifvögel anhand von DNA-Sequenzen des mitochondrialen Cytochrom b-Gens. Konstanz.
- SEIBOLD, I., A. J. HELBIG & M. WINK (1993): Molecular Systematics of Falcons (Family *Falconidae*). – Naturwissenschaften **80**: 87–90.
- SEIBOLD, I., A. J. HELBIG, B.-U. MEYBURG, J. J. NEGRO & M. WINK (1996): Differentiation and Molecular Phylogeny of European *Aquila* Eagles according to cytochrome b Nucleotide Sequences. In: B.-U. MEYBURG & R. D. CHANCELLOR eds.: Eagle Studies. – WWGBP. Berlin, London & Paris: 1–15.
- SIBLEY, C. G. & B. L. MONROE (1990): Distribution and Taxonomy of Birds of the World. New Haven & London.
- STEGMANN, B. (1929): Zur Phylogenese und Systematik der Edelfalken. – J. Orn. Ergänzungsband **2**: 143–154.
- STEGMANN, B. (1933): On the relationship of South American and New Zealand Falcons. – C. R. Acad. Sci. U. S. S. R. **4**: 172–175 (Russ.).
- STEPHAN, B. (1990): Artkonzepte und Realität. – Falke **37**: 112–114.
- STRESEMANN, E. & D. AMADON (1979): *Falconiformes*. In: E. MAYR & G. W. COTTELL (eds.): Checklist of Birds of the World, Vol. I, sec. ed. Cambridge/Mass.
- SUDHAUS, W. (1986): Wege der Artbildung. – Sbr. Ges. Naturf. Freunde Berlin (N. F.) **26**: 91–120.
- SUDHAUS, W. (1994): Kontroversen in der heutigen Evolutionstheorie. – Vortrag der URANIA-Reihe „Aktuelle Kernfragen der Wissenschaft. Berlin 13.6.1994.
- SUSCIKIN, D. (1905): Zur Morphologie des Vogelskeletts. – N. Mem. Soc. Natural. Moskau: S. 149–157.
- USPENSKI, S. M. (1972): Georgy Petrowitsch Dementiev †. – Beitr. Vogelkd. **18**: 428–430.
- WATTEL, J. (1973): Geographical Differentiation in the Genus *Accipiter*. – Publications of the Nuttall Ornithological Club, No. 13: 1–231.
- WEICK, F. (1980): Die Greifvögel der Erde. Hamburg & Berlin.
- WEICK, F. (1989): Zur Taxonomie des Wanderfalken *Falco peregrinus* Tunstall 1771. – Beihefte

Greifvögel und Falknerei 1999

zur Ökologie der Vögel 1.

- WHITE, C. M. (1996): On the taxonomy of the desert falcons. – Proc. Specialists Workshop, Abu Dhabi (UAE) 14.–17. November 1995: 76–92.
- WHITE, C. M., P. D. OLSEN & L. F. KIFF (1994): Family *Falconidae* (Falcons and Caracaras) In: J. DEL HOYO, A. ELLIOT & J. SARGATAL, eds.: Handbook of the Birds of the World, Vol. 2. New World Vultures to Guineafowl. Barcelona.
- WINK, M. (1994): Molekulare Methoden in der Greifvogelforschung. – Greifvögel und Falknerei 1993: 17–28.
- WINK, M. (1996): Molecular phylogeny of the saker (*Falco cherrug*) and other desert falcons. – Proc. Specialists Workshop, Abu Dhabi (UAE) 14.–17. November 1995: 76–92.
- WINK, M., I. SEIBOLD, F. LOTFIKHAH & W. BEDNAREK (1998): Molecular Systematics of Holarctic Raptors (Order *Falconiformes*). In: R. D. CHANCELLOR, B. U. MEYBURG & J. J. FERRERO eds.: Holarctic Birds of Prey. – ADENEX-WWGBP: 29–48.
- Abbildungen nach Vorlagen von PETERSON et al. (1985) [9 & 10] und DEL HOYO et al. (1994) [4,6,7 & 8]