

WOLFGANG BAUMGART (2004)

Zum Funktionsbezug von Merkmalsdifferenzen zwischen Schwarz- und Rotmilan (*Milvus m. migrans* bzw. *M. m. milvus*) - Wie sich das sympatrische Vorkommen beider Schwesterarten in der Westpaläarktis erklären lässt

RUDOLF ORTLIEB in Würdigung seiner Verdienste um die Milan-Forschung gewidmet

Greifvögel und Falkneri 2003: 148-169

Key words: *Milvus migrans*, *Milvus milvus*, morphologic differentiation, ecofunctional position, alternative performance optimisation, character displacement, evolution, systematics.

Summary

The functional correlation of differentiation traits of Black and Red Kites (*Milvus migrans* and *Milvus milvus*) - How to explain the sympatric occurrence of both sister species in the Western Palearctic

From their eco-functional position (EFP), Kites of the Genus *Milvus* are medium sized carcass utilizers and waste salvagers rather than true birds of prey. Where sympatric presence of Black and Red Kites (*Milvus migrans* resp. *M. milvus*) occurs in the Western Palearctic antagonistic features of their basic performance potential (gliding ability and manoeuvrability in flight) underline their clear differences as to space and resource exploitation (the Black Kite preys on small items in a limited home range while the Red Kite specialises on larger and heavier food items in a more extensive home range). This performance splitting („alternative performance optimisation“) manifests itself in various, functional and causal-morphological interpretable differences and has led to a shift of body features (character displacement) with the tail-wing-index as main criterion.

Milvus-Kites of other regions are intermediate with respect to their morphology and performance. The specific distinction of the Red Kite from the Black Kite-Group may have taken place in southern Africa. In this process the Red Kite adopted the shape of an effective "cargo lifter" (Its body weight increased by nearly 25%, which resulted in its ability to transport preys of up to about 1 kilo, twice as heavy as for Black Kites).

According to functional criteria the Red Kite of the Cape Verde islands *M. milvus fasciicauda* is a subspecies. The Central Asian *Milvus lineatus* is specifically distinct from *Milvus migrans*. The systematic relations between other Black Kites are not so clear. But there are plausible arguments for a specific from their ecofunctional position (EFP) distinction of *M. parasitus* (Southern Africa) and *M. affinis* (Australia).

Zusammenfassung

Milane der Gattung *Milvus* sind von ihrer ÖFP (Ökofunktionellen Position) her mittelgroße Aasverwerter und Abfallsammler, weniger aktive Beutegreifer. Im Falle des sympatrischen Vorkommens von Schwarz- und Rotmilan in der Westpaläarktis verteilen sich antagonistische Kompartimente im Grundleistungspotential (Gleitflugvermögen und Manövrierfähigkeit) alternativ optimiert auf getrennte Arte mit unterschiedlicher Raum- und Ressourcennutzung (Schwarzmilan: Kleingutsammler mit Aktionsräumen geringer Ausdehnung; Rotmilan: weiträumig agierender Sammler größer dimensionierter Nahrungsobjekte). Dieses Leistungssplitting (als alternative Leistungsoptimierung) manifestiert sich in mannigfaltigen funktionell und kausalmorphologisch interpretierbaren Differenzierungen. Leitkriterium der dabei zu verzeichnenden Merkmalsverschiebung ist der Schwanz/Flügel-Index. Milane anderer Regionen sind morphologisch und leistungsmäßig intermediär strukturiert.

Die artliche Abspaltung des Rotmilans von der Schwarzmilan-Gruppe erfolgte wahrscheinlich auf dem Umweg über das südliche Afrika. Dabei profilierte er sich als effektiver Lastenschlepper. Durch eine Körpermassезunahme um 25 % bewältigt er mit bis zu einem Kilo gegenüber dem Schwarzmilan das rund Doppelte an Nutzlast.

Nach funktionellen Kriterien ist der Kapverden-Rotmilan *M. milvus fasciicauda* eine Unterart des

Rotmilans. Bei den Schwarzmilanen wäre der zentralasiatische *lineatus* artlich abzutrennen. Die systematischen Beziehungen zwischen anderen Schwarzmilanen sind weniger eindeutig. Eine artliche Trennung von *M. parasitus* aus dem südlichen Afrika und wohl auch dem australischen *M. affinis* gegenüber *M. migrans* erscheint aber gerechtfertigt.

1. Einleitung

Als beeindruckende Greifvögel mit bemerkenswerter Verbreitung und Populationsdynamik in Mitteleuropa rückten Milane in den letzten Jahren zunehmend in den Mittelpunkt unseres ornithologischen Interesses. Der Rotmilan wurde sogar Vogel des Jahres 2000. Den Gründen für das weltweit einmalige weiträumig sympatrische Auftreten zweier Arten der Gattung *Milvus* bei uns und im Rest der Westpaläarktis wurde bisher jedoch kaum nachgegangen. Dabei haben wir gute Voraussetzungen dafür, maßgeblich an einer Klärung dieser auch arttheoretisch so relevanten Fragestellung - ihrem Wesen nach eine Warum-Frage im Sinne von MAYR (1998) - mitzuwirken.

Molekularphyletisch stehen Milane den Seeadlern (*Haliaeetus*) und damit Vertretern einer Greifvogel-Gattung nahe, die im Fluge eine beachtliche vertikale Hubkapazität entwickeln können, was ihnen auch den Nahrungserwerb über Wasserflächen ermöglicht. Löffelschwänzige Milane (*Haliastur*) sind deutlich von Gabelschwanzmilanen (*Milvus*) abgesetzt. Hervorzuheben ist weiter, dass der Rotmilan (*milvus*) verwandtschaftlich dem südafrikanischen Schwarzmilan (*parasitus*) näher als der mit ihm sympatrischen Nominatform (*migrans*) steht (WINK & SAUER-GÜRTH 2000). Übereinstimmungen mit Geiern in Morphologie und Lebensweise sind konvergenter Natur. In Amerika, wo *Milvus*-Milane fehlen, nehmen *Cathartes*-Geier ihre Ökofunktionelle Position ein (BAUMGART 2000a).

Funktionelle Übereinstimmungen der Milane mit attackierend jagenden Greifvögeln (z.B. Großfalken oder Habichten), deren Grundleistungspotential auf Ausdauer, Schnelligkeit, Wendigkeit und Aktivbeschleunigung im Fluge basiert (BAUMGART 1975, 1978, 1997b, 1998a) sind gering. Für eigentliche Bodenjäger (Bussarde, Weißen, Rüttelfalken etc.) fliegen sie wiederum meist zu hoch. Ihre Lebensweise als Aas- und Abfallverwerter mit potentiell erhaltener Jagdbefähigung erfordert sich über weiträumige Gebiete erstreckende Aktivitäten, was folgende grundlegende Leistungsanforderungen voraussetzt:

1. Ein ausgezeichnetes Gleitflugvermögen zur großräumig effektiven Kontrolle.
2. Ohne Speicherkropf und nur beschränkt zum transportgerechten Zerteilen großer (schwerer) Nahrungsobjekte befähigt, bedarf es zu deren Wegtragen in den Fängen eines entwickelten Transportvermögens.
3. Zur Jagdausübung im Bedarfsfall und zur Nahrungssuche muß ein hohes Maß an Wendigkeit im Fluge erhalten bleiben, die sich jedoch vor allem in einer hohen Manövrierfähigkeit um die Körperachse bzw. den Körperschwerpunkt niederschlägt.

Diese für Milane essentiellen Leistungsprofile stehen untereinander in differenzierter Relation. Gleitflug- und Transportvermögen sind wechselseitig positiv, gegenüber der Wendigkeit aber negativ korreliert. Dieser Widerspruch im Leistungspotential spaltet Geier in zwei alternativ optimierte Funktionalgruppen (große Solitär-Geier und Gyps-Geier) (BAUMGART 2000a, 2001), was die Suche nach Analogien bei Milanen induziert.

Ein ökologischer Vergleich von Schwarz- und Rotmilan unter besonderer Berücksichtigung von Raum- und Ressourcennutzung bringt nicht immer objektivierbare Ergebnisse, da sich vor allem

ihre Aktionsräume und Nahrungsspektren regional sehr variabel gestalten. Einen neuen Lösungsansatz vermittelt die Analyse ihrer Leistungspotentiale, durch die Potenzen erfaßt und zur Interpretation der jeweiligen Verhältnisse zugrunde gelegt werden können.

2. Merkmalsdifferenzen und ihre Funktionalbezüge

Voraussetzung für eine solche Leistungsanalyse bildet die Ermittlung von Merkmalsdifferenzen und zwischen ihnen bestehender funktioneller Korrelationsbezüge.

2.1 Körperbau

Zur Unterscheidung von Schwarz- und Rotmilan (in diesem Abschnitt mit SM bzw. RM abgekürzt) wird oft nur darauf verwiesen, dass letzterer größer ist und einen tiefer gegabelten Schwanz hat. Erhebliche Proportionierungsunterschiede offenbaren sich jedoch, wenn weitere Parameter nach Literaturdaten (s. GLUTZ et al. 1971, CRAMP & SIMMONS 1980, SUETENS 1989, FORSMAN 1999, FERGUSON-LEES & CHRISTIE 2001, MEBS 2002 u.a.) berücksichtigt werden. Teilweise pauschalierte Angaben sollen vor allem Relationen verdeutlichen, ohne dass eine detaillierte morphometrische Charakteristik angestrebt wird. Die Geschlechter und die jeweiligen Mittelwerte sind wie folgt ausgewiesen: m = Männchen, w = Weibchen, M = Mittelwert (Durchschnitt)

Gewichte: Gegenüber dem SM (m 630-928g, M 807g, w 750-1076g, M 913g) kann der RM (m 757-1221g, M 986g, w 960-1600g, M 1161g) durchschnittlich um 25% schwerer sein (vor allem im Herbst). Saisonale, vom Ernährungszustand abhängige Unterschiede sind teilweise erheblich. Das höhere Gewicht des RM dürfte sich aber nur gering auf die Reduzierung des Grundumsatzes, der bei Gewichts-Verdoppelung um 16 % sinkt (PRINZINGER 1997) und das Hungervermögen auswirken. Zudem ist es offenbar zu erheblichen Anteilen auf stoffwechselunabhängige Kompartimente (etwa Federgewicht, s.u.) zurückführbar.

Der umgekehrte Geschlechtsdimorphismus (Reversed Sexual Dimorphism – RSM m<w) der Milane ist im Gewicht, wie bei den meisten anderen nicht im attackierenden Verfolgungsflug jagenden Arten, gering ausgeprägt (SM 13%, RM 18%), was auch für die übrigen, nachfolgend zu betrachtenden Parameter gilt und mit wenigen Ausnahmen zu einer oft breiten Überlappung der entsprechenden Maßangaben führt.

Körperlänge: Die Körperlänge des SM (55-60cm, M 57cm, davon 22-30cm auf den Schwanz entfallend) erreicht durchschnittlich 91% der des RM (60-66cm, M 62cm, davon 31-39cm Schwanz). Damit ist der Rumpf des vor allem langschwänzigeren RM offenbar nicht nur nicht länger, sondern abzüglich der Schwanzlänge sogar kürzer als der des SM, der nach ORTLIEB (1998) zudem über einen gestreckteren Kopf-Hals-Bereich verfügt. Indem sich der RM gegenüber dem SM gewissermaßen nach vorn verkürzt und durch seinen extrem langen Schwanz nach hinten verlängert, verschiebt sich bei ihm auch der Ansatz der Beine am Rumpf deutlich kopfwärts (s.u.).

Schnabel-, Lauf-, Zehen- und Krallenlänge: Der für mittelgroße Greifvögel relativ lange Milan-Schnabel (SM 26cm, RM 27,5cm), eignet sich gut zum Zerstückeln von Großtierfleisch, worin schon ENGELMANN (1928) eine Analogie zu den Geiern sah.

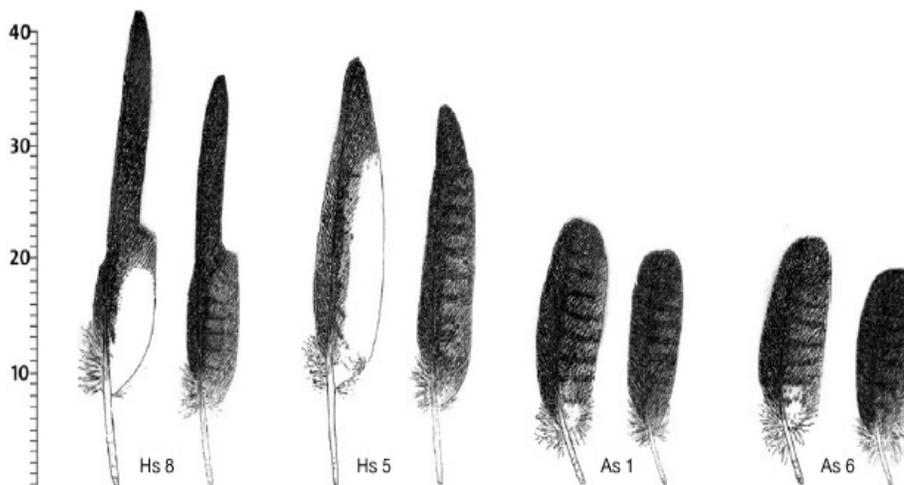
Dafür sind die Läufe (SM 50-62cm, RM 51-55cm) ungemein kurz, was ihre Befähigung als Beutegreifer einschränkt. Die Lauflänge ist zudem der einzige Parameter der beim SM nicht nur relativ, sondern oft auch absolut über dem RM liegen kann.

Die Mittelzehe beider (SM 34-43cm, RM 38-41cm) ist von vergleichbarer Länge, mehr der des

Mäusebussards (M m 35,5cm, w 37,2cm) als der des Habichts (m 43,1 bzw. w 50,2cm) angenähert. Ähnlich stellen sich die Verhältnisse bei den Hinterkrallen (SM 19,4-23,0cm, RM 21,3-22,6cm) dar, deren Länge eher dem Mäusebussard (M m 22,3cm, w 23,4cm) als dem Habicht (M m 27,5cm, w 32,5cm) nahe kommt. Die beiden letztgenannten Parameter weisen die Milane als nur mäßig leistungsfähige Griffvögel aus.

Flügelspanne (Flugbreite): Die Flügelspannen von SM (140-150cm) und RM (155-165cm) weisen durchschnittlich nur 10% Unterschied auf. Dies dürfte vor allem durch die um 3-5cm längeren Handschwingen des RM (s.u.), weniger durch längere Flügelknochen begründet sein.

Flügelgröße: Die Angaben zur Flügelgröße von SM (m 435-475mm, M 454mm, w 434-480mm, M 454mm) und RM (m 483-525mm, M 499mm, w 495-535mm, M 517mm) unterscheiden sich, korreliert zur Federlänge, in analoger Weise. Überlappungen sind auch hier, sofern ermittelbar, nur in einem engen Bereich zu



erwarten.

Abb. 1: Hand- und Armschwingen von Rot- und Schwarzmilan (Hs8, Hs5, As1, As6) im maßstabgerechten Vergleich (nach Vorlagen von KÜHNAPFEL 2002). Der Rotmilan erreicht seine Flügelgrößenzunahme gegenüber dem Schwarzmilan ohne zahlenmäßige Zunahme der Großgefieder-Federn allein durch deren Verlängerung und Verbreiterung (bei den Federpaaren gehört die Linke jeweils dem Rot- die Rechte dem Schwarzmilan). Die ausgedehnten hellen Partien an den unteren Innenfahnen seiner Handschwingen formen ein helles Feld im Handwurzelbereich. Neben einer möglichen Signalfunktion ist durch die weichere Konsistenz dieser unpigmentierten Partien auch eine Ventilwirkung zur einseitigen Erleichterung des Luftdurchflusses beim Aufwärtsführen der großflächigen Flügel (oder eine entsprechende Doppelfunktion) denkbar.

Flügelstruktur: Wie alle Habichtartigen haben Milane 10 Handschwingen (Hs), mit graduell unterschiedlichen Einkerbungen. Beim SM ist die Hs7 oder Hs8, beim RM stets die Hs8 am längsten. Dadurch erscheinen die Flügelenden des SM mit zudem 6

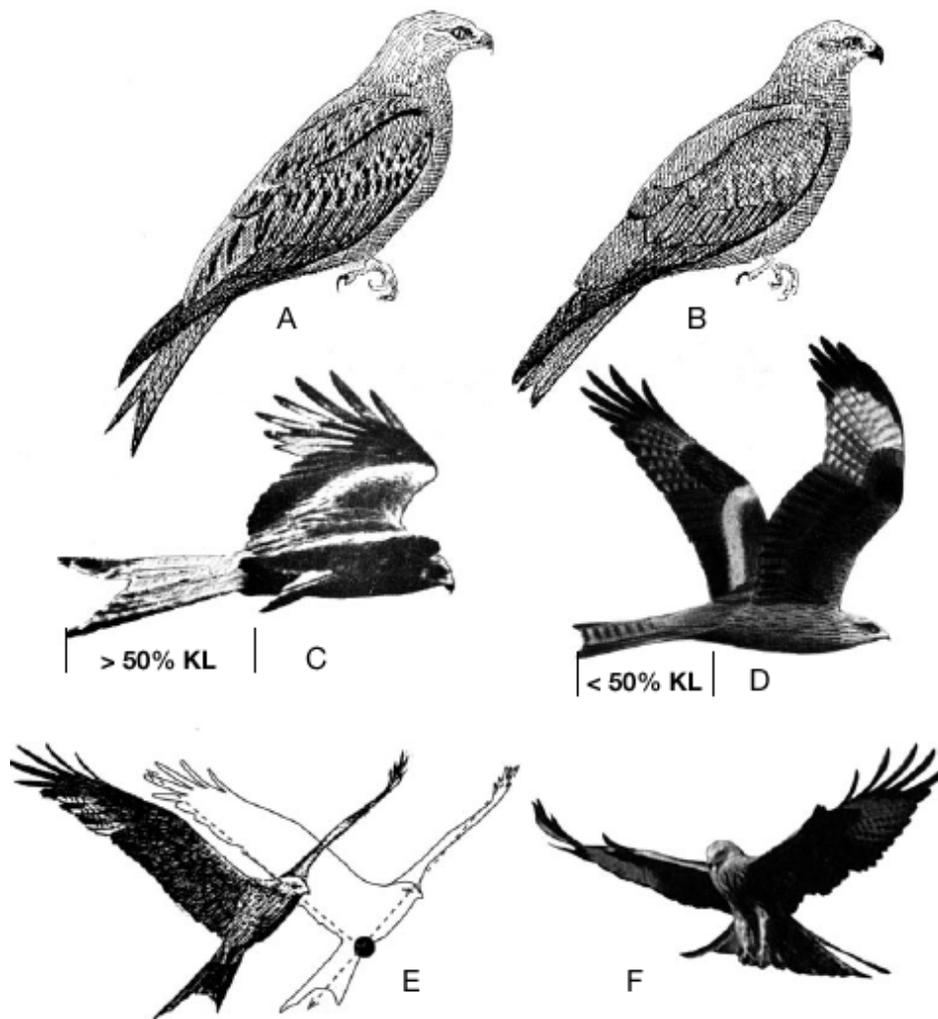


Abb. 2: Habitus- und Proportionsunterschiede zwischen Schwarz- und Rotmilan. Gegenüber dem langschwänzig, gestreckten Rotmilan (A) wirkt der Schwarzmilan (B) schulterbetont. Flügel- und Schwanzstrukturierung unterscheiden sich deutlich. Im Fluge setzen die Beine des Rotmilans (C) nahe oder vor der Mitte der Körperachse (>50% der Körperlänge), beim Schwarzmilan (D) stets dahinter (<50% der KL) an. Im Aufwärtskreisen mitgeführte Nahrungobjekte ruhen beim Rotmilan (E) rumpfnah im Zentrum eines aus den langen, leicht nach vorwärts weisenden Flügeln und dem Schwanz geformten Trägerdreiecks. Nimmt er etwas vom Boden auf (F), verkürzt sich der gespreizte Schwanz auf die Länge der Mittelfedern. Die zur Verlängerung der Körperachse wichtigen Außenfedern werden so vor Abrieb geschont. (nach Vorlagen von GLUTZ et al. 1971, MEYBURG 1989, GENSBØL & THIEDE 1997, FORSMAN 1999, RICHARZ 1996). Weitere Erläuterungen im Text.

beim Spreizen deutlich hervortretenden Hs gerundeter als beim RM mit nur 5 (FORSMAN 1999), was dessen Flügel spitzer auslaufend erscheinen läßt.

Auch die Zahl der Armschwingen (As) ist mit 13-14, beim RM ausnahmsweise 15 (BUSCHING & HEINZE briefl., KÜHNAPFEL briefl.) bei beiden Milanen nahezu gleich. Die deutlich erweiterte Flügelfläche des RM gegenüber der des SM (2986cm² zu 2356cm² nach Einzeldaten von BROWN & AMADON 1968) kommt nicht (wie etwa bei Geiern) durch eine Zunahme der As-Zahl sondern durch die Verlängerung und Verbreiterung der Großgefieder-Federn (s. Abb.1) zustande (s. ORTLIEB 1998, KÜHNAPFEL 2002). Trotz höheren Gewichts übersteigt folglich die Flächenbelastung des RM kaum die des SM. Sie ist bei beiden mit Werten um 0,25 – 0,31g/cm²

zu veranschlagen (BROWN & AMADON 1968, BROWN 1979). Kleine Neuweltgeier kommen gar an 0,22g/cm² heran (HOUSTON 1994).

Damit steigert sich die Gleitflugbefähigung des RM, dessen Aktivflug sich jedoch wegen der langen Federn destabilisiert. In direkten Auseinandersetzungen mit dem SM, etwa um den Horst, unterliegt er daher meist. Da die Nestlingszeit von der Dauer des Federwachstums abhängt (STRESEMANN 1927-34), ist sie beim langfedrigeren RM nach MEBS (2002) mit 48–54 Tagen deutlich länger als beim SM mit 42-45 Tagen.

Schwanzlänge und -struktur: Der Schwanz des RM (m 310-380 mm, M 345mm, w 310-390mm, M 348mm) ist ohne auch nur ansatzweise Überlappung nicht nur deutlich länger als der des SM (m 240-281mm, M 260mm, w 220-280mm, M 259mm) sondern auch anders strukturiert. Die ausgeprägtere Gabelung des RM-Schwanzes beruht darauf, dass seine äußeren Schwanzfedern 70-100mm länger als die inneren sind. Beim SM sind es dagegen nur 20-40mm. Im Sitzen reichen die zusammengelegten Flügel beim SM bis zum Schwanzende, beim RM nur bis zum Gabelansatz. Sein Habitus erscheint gegenüber dem schulterbetonten SM deutlich gestreckter mit kopfwärts verlagertem Körperschwerpunkt. Die Beine setzen vor der Hälfte der Körperachsen-Mitte (<50%), beim SM dahinter (>50%) an (s. Abb. 2). Diese Proportionsunterschiede, die im Schwanz/Flügel-Index besonders klar hervortreten, sind für die differenzierte Transport-Leistungsprofilierung beider Milane entscheidend.

Schwanz/Flügel-Index (%-Anteil der Schwanz- von der Flügellänge): Der Index offenbart unabhängig von den vor allem bei Unterarten oft recht variablen Absolutwerten grundlegende Relationen im Flugapparat. Aus den von GLUTZ et al. (1971)¹ und CRAMP & SIMMONS (1980)² mitgeteilten Schwanz- und Flügelmaßen waren folgende Indizes erchenbar:

SM m 57,27 ¹ bzw. 57,70 ^{2%}	RM m 69,13 ¹ bzw. 66,73 ^{2%}
w 57,05 ¹ bzw. 59,91 ^{2%}	w 67,31 ¹ bzw. 68,19 ^{2%}

Die von ECK (1986) für Einzelvögel des RM mitgeteilten Indizes (m 62,6-75,2%, M 69,27%, w 62,0-76,2%, M 67,48%) zeigen zwar eine hohe individuelle Variabilität, passen aber insgesamt gut in die sich für die Art abzeichnende Spanne ein.

Für weitere Unterarten von SM und RM ließen sich vergleichsweise folgende Indizes ermitteln: *M. migrans lineatus* 61,4 – 69,83 %, *M. m. govinda* 58,09 - 63,79 %, *M. m. aegyptius* 59,07 - 65,17 %, *M. m. parasitus*¹ 56,87 – 63,70 %, *M. m. affinis*² 62,29 – 64,39 % und *M. milvus fasciicauda* m 63,83 - 67,86%; w 66,52 – 68,58 %.

Alle Berechnungen fußen auf Angaben von WEICK (1980). Bei *parasitus* und *affinis* wurden zusätzlich solche von MACLEAN (1996)¹ und MARCHANT & HIGGINS (1993)² berücksichtigt.

Ein Vergleich der ermittelten Schwanz/Flügel-Indizes läßt folgende Schlüsse zu:

- Die Schwanz/Flügel-Indizes der Nominatformen von SM und RM sind ohne jegliche Überlappung klar getrennt.
- Bei ihnen handelt es sich zugleich um den jeweils relativ kurzschwänzigsten bzw. langschwänzigsten Vertreter der Gattung *Milvus*.
- Im Vergleich mit anderen Unterarten markieren beide Nominatformen den Rahmen der gesamten Variationsbreite dieses Index innerhalb der Gattung. Alle anderen liegen dazwischen, nehmen, wenn sie ohne Schwesterart vorkommen, Intermediärpositionen ein.
- „Intermediärmilane“, leistungsmäßig als „Universalmilane“ präsent, entstehen nicht durch Hybridisierung, sondern leiten sich selektiv sowohl vom SM- (wie etwa *Milvus migrans lineatus*) als auch vom RM-Typ (*M. milvus fasciicauda*) ab.

Somit liegt hier ein klarer Fall von „morphologischer Merkmalsverschiebung“ vor, der ökologisch als Weg zur Konkurrenzvermeidung zwischen nahestehenden Arten im Falle sympatrischen Vorkommens interpretierbar ist (WISSEL 1989, REMMERT 1992, TISCHLER 1993, BAIRLEIN 1996). Zusätzlich verdient die Umwelteinbindung beider Arten zur möglichen Ermittlung einer „ökologischen Merkmalsverschiebung“ besonderes Interesse. STRESEMANN, den dieses von vielen Arten-Paaren bekannte Phänomen im Alter stark beschäftigt hat (HAFFER 1997), vermutete dahinter das Wirken eines bisher unbekanntes Evolutionsfaktors X.

2.2. Ökofunktionelle Unterschiede

Bezogen auf Lebensraum und Nahrungsspektrum zeigen beide Milane oft mehr Übereinstimmungen als Unterschiede, sind ökologisch teilweise nur schwer zu differenzieren. Der Rotmilan kann in der landwirtschaftlich intensiv bewirtschafteten Kulturlandschaft eine vor einigen Jahrzehnten noch kaum vorstellbare Siedlungsdichte erreichen, was vor allem im Vergleich zu ursprünglichen Lebensräumen (etwa in den heutigen Pyrenäen, Cevennen oder auf Korsika) hervorsticht. Auch die Gewässerbindung unseres Schwarzmilans ist keineswegs obligatorisch (Zusammenstellung bei GLUTZ et al. 1971, TUCKER & HEATH 1994, ORTLIEB 1989, 1998 u.a.). Eine Annäherung an diese Problematik bieten die über die Raum- und Ressourcennutzung erfaßbaren ökofunktionellen Leistungspotentiale.

Raumnutzung und Habitatpräferenz:

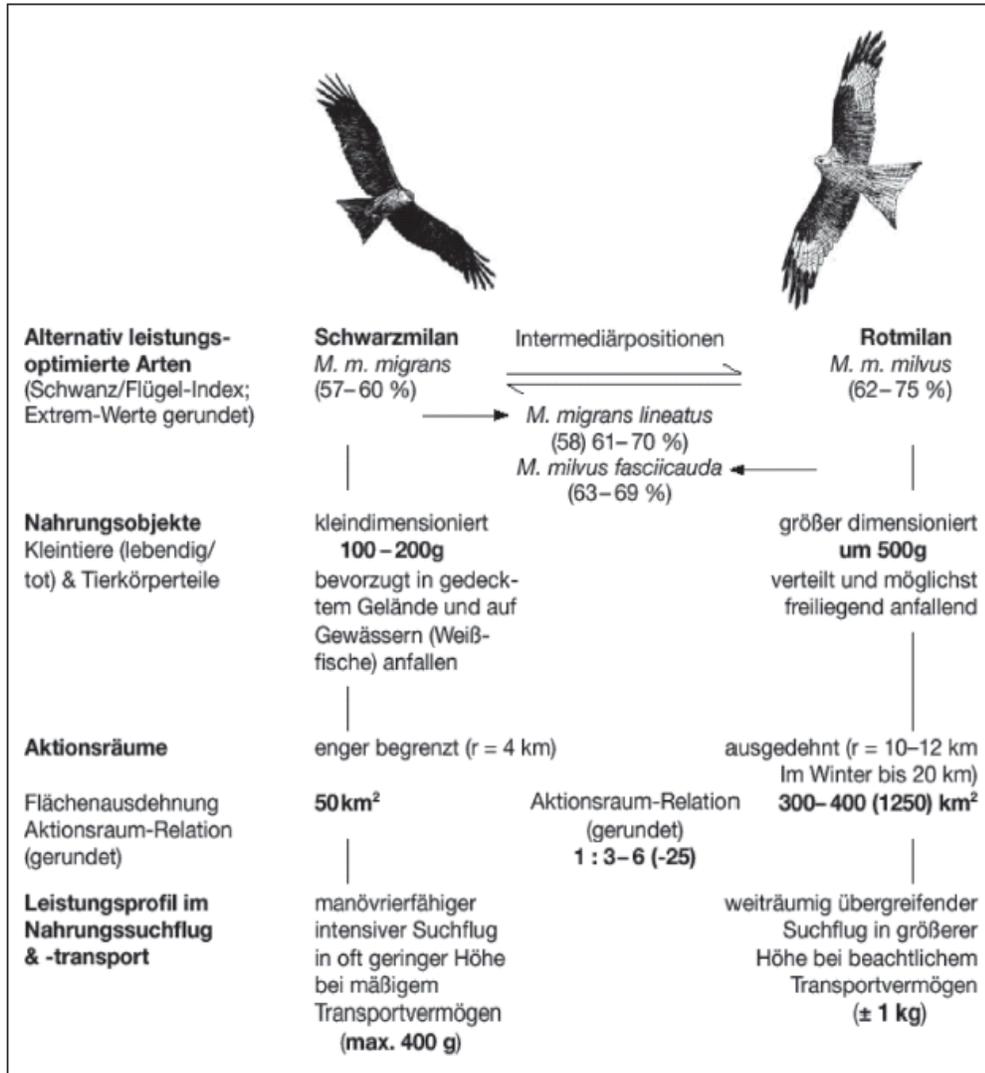
- Die Aktionsräume des Schwarzmilans, der in unseren Breiten meist an Fischgewässer gebunden ist, erstreckt sich von der unmittelbaren Horstumgebung oft nicht weiter als 2-4 km ins Umland, was einer Flächenausdehnung bis zu 50 km² entspricht. Einige Extremdaten (bis zu 20 km) sind mit Linear-Anflug zu ergiebigen Nahrungsplätzen zwar erklärbar, doch meist nur schwer zu verifizieren (Zusammenstellung bei GLUTZ et al. 1971, ORTLIEB 1998).

- Der Rotmilan verstreicht, im höheren „Patrouillenflug“ (HILLE 1995) weiträumig offene Landschaften absuchend oft über beachtliche Entfernungen und ist stärker an offene Landschaftsformen weniger an Wasserflächen gebunden. Der Aktionsradius kann zur Brutzeit 10-12 km und im Winter 20 km erreichen (weitere Einzelheiten s. HÖLZINGER et al. 1968, GLUTZ et al. 1971, ORTLIEB 1989, 1998, GENSBØL & THIEDE 1997, MAMMEN & OPITZ 1999, FORSMAN 1999 u.a.). Dies entspräche Aktionsräumen von bis zu 300-450 bzw. 1250 km². Dabei darf nicht irritieren, dass in unserer Kulturlandschaft schon rund 10 km² ausreichen können. In den Pyrenäen und auf Korsika sah ich den Rotmilan dem Bartgeier bis über die Baumgrenze folgen. Dabei fielen im Körperbau beider mangels Sammelkropf zum Nahrungstransport in den Fängen gezwungenen Aasverwerter erstaunliche Proportions-Analogien auf, die schon SUETENS (1989) erwähnt, was nachfolgende funktionalmorphologische Überlegungen mit induzierte.

Werden die potentiellen Aktionsräume von Schwarz- und Rotmilan verglichen, kann die Relation zur Brutzeit 1:6-9 betragen. Im Winter ist dem Rotmilan offenbar noch eine Steigerung um das 3-4fache möglich. Ihn begünstigte auch die Großraum-Landwirtschaft in der DDR. Als devisensparendes Eiweißfutter für regelmäßig 3000 Kühe fassende industrielle Milchviehanlagen hatten mehrjährige Kulturen (besonders Luzerne) einen hohen Stellenwert. Täglich wurden riesige Schläge an oft weit von einander gelegenen Plätzen gemäht, was ein reiches Nahrungsangebot an Klein- und verletzten größeren Tieren freilegte. Dieses war vor allem vom weiträumig übergreifend, dann zudem recht gesellig agierenden Rotmilan effektiv nutzbar. Die Aufgabe dieser Wirtschaftsform führte vorübergehend zu lokalen Bestandsverlusten. Heute wird

er wohl auch mit durch die Entwicklung kleiner, äußerst mobiler Mähtraktoren begünstigt, die kurzzeitig selbst in hügeligem Gelände große Schläge

Abb. 3: Grundkriterien der funktionellen Positionierung und alternativen Leistungsoptimierung von Milanen (Gattung *Milvus*)



freilegen können. Die zeitaufwändige, nur langsam vorankommende Mahd per Hand reduziert den „Opferanfall“ auf ein für den Rotmilan kaum ausreichendes Maß.

Der Rückgang des Schwarzmilans steht evtl. mit der Intensivierung der Fischwirtschaft und der Bekämpfung der Weißfische als „Fischunkraut“ zu DDR-Zeiten in Verbindung, könnte mit der Reprivatisierung nach der Wende rückläufig sein. Inwieweit die zunehmend auf Binnengewässern präsenten Großmöwen zur Konkurrenz werden, bleibt zu klären.

Ressourcennutzung

Trotz weiter Überlappungsbereiche weist das Nahrungsspektrum beider Milane zur Brutzeit, vor allem in Abhängigkeit vom Transportvermögen der Altvögel, eine beachtliche Gewichtsdimensionierung auf. An den zum Horst getragenen Nahrungsobjekten wird oft nicht erkennbar, ob sie durch Jagd erbeutet oder, was meist wahrscheinlicher ist, lediglich tot

aufgelesen worden sind (UTTENDÖRFER 1939, 1952, SCHNURRE 1956, WUTTKY 1963, HILLERICH 1978, SUETENS 1989, STUBBE et al. 1991, ADAMSKI 1992, ORTLIEB 1998, SCHERNER 2000 u.a.), weshalb nachfolgend nicht von „Beute“ gesprochen werden soll.

- Der in seinem Transportvermögen eingeschränkte Schwarzmilan bevorzugt kleindimensionierte, im Optimalfall 100-200g wiegende Nahrungsobjekte. Diese Gewichtsspanne schließt in unseren Breiten vor allem nur im Sommerhalbjahr in Binnengewässern häufig umkommende Weißfisch-Arten (*Cyprinidae*) ein. Auch Kleinsäuger (Feldmaus 20-30g, seltener bis 50g, GÖRNER & HACKETHAL 1988) können beachtliche Anteile liefern. Die obere Gewichtsgrenze liegt um 400g (große Wanderratten nach WENDLAND in GLUTZ et al. 1971).
- Die Vorliebe des Rotmilans für Hamster (150-400g, im Herbst sogar 700g) umreißt zugleich sein zwischen 300-500g liegendes Transportoptimum. Auch Kleinsäuger machen bis zu 20% der Nahrung aus und mit Wirbellosen, vor allem Regenwürmern (PEGLOW & Thiede 1998), kann er zwar zeitweilig seinen Unterhalt bestreiten, doch mangels Sammelkropf keine Brut aufziehen. Am Horst gefundene Kaninchen und Hasen, Haushühner aller Größen bis hin zum Rehkitz (Geburtsgewicht nach GAFFREY 1961 \pm 1kg) belegen aber eine wesentlich höhere, bis um 1 kg reichende Transportkapazität des Rotmilans, der nach SCHNURRE (1956) im Heranschleppen recht gewichtiger Beutestücke Erstaunliches leistet.

Mittelgroße Greifvögel wie Milane benötigen täglich etwa 10-12 % ihres Körpergewichtes und damit ca. 100g an Nahrung (LLOYD & LLOYD 1976). Dimensionierungs- und Verteilungsunterschiede der verfügbaren Nahrungsobjekte sind damit trotz gemeinsamer Nutzung eines breiten Intermediär-Spektrums offenbar für die Bestandsrelationen zwischen beiden Milan-Arten entscheidend. Während der Schwarzmilan seinen Bedarf an kleindimensionierten Objekten oft innerhalb begrenzter Aktionsräume (bei Bruten in Fischreiherkolonien ist das oft in direkter Horstumgebung möglich) decken kann, fallen größere, vom Rotmilan bevorzugte meist weiter verteilt an. Damit reflektiert die Raum- und Ressourcennutzung zugleich das nachfolgend zu betrachtende Leistungssplitting beider Milane, die im Optimalfall mit 1-2 transportablen Nahrungsobjekten sowohl den eigenen als auch den Nahrungsbedarf der heranwachsenden Jungen decken können.

2.3 Ökofunktionelle Positionen und funktionalmorphologische Bezüge

Greifvogel-Arten unterliegen als duale Systeme zwei Ordnungsprinzipien. Ihre systematische Stellung reflektiert phyletische Abläufe. Die Ökofunktionelle Position (ÖFP) umreißt dagegen den Platz einer Art im ökologischen Beziehungsgefüge auf Grund des über morphologische, physiologische und Verhaltensmerkmale erfäßbaren Leistungsprofils, das ihr die effektive Nutzung eines raum-zeitlichen, eigenständige Erschließungsformen erfordernden, umweltbedingten Nahrungsangebotes ermöglicht (BAUMGART 1978, 1997b, 1998).

Milane der Gattung *Milvus* sind nach ihrer ÖFP **mittelgroße Kleinkadaver- und Abfallsammler mit noch erhaltenem potentiell Jagdvermögen** in vielfältigen offenen und mäßig gedeckten Landschaftsformen der alten Welt und Australiens. In der Westpaläarktis kommt es zur Verteilung dieses Grundleistungspotentials auf zwei Arten:

- den Schwarzmilan als wendigeren Kleingutsammler in begrenzten Aktionsräumen und
- den Rotmilan als weiträumig übergreifend agierenden Lastenschlepper.

Funktional- bzw. kausalmorphologisch werden ihre grundlegenden Gemeinsamkeiten sowie die zwischen ihnen bestehenden nachgeordneten Merkmalsdifferenzen wie folgt erklärbar:

1. Beide Milane sind auf Grund ihres relativ geringen Gewichts, des großflächigen Flugapparats und der geringen Flächenbelastung mehr Gleiter als Aktivflieger. Das reduziert zugleich ihre Wendigkeit im aktiven Streckenflug (unabhängig von der hohen Manövrierfähigkeit um die Körperachse). Ihr geringes Gewicht senkt die Thermikabhängigkeit und ermöglicht eine frühe Aktivität bei der Nahrungssuche (vor konkurrierenden Arten) und während des Zuges (BROWN 1979). Die gestrecktere, beweglichere Kopf-Hals-Partie des Schwarzmilans begünstigt zudem die Nahrungssuche aus geringerer Höhe.

Der Rotmilan vermag mit seiner wesentlich ausgedehnteren Flügelfläche, Vorwärts- und Auftrieb zu hohen Anteilen passiv und mit geringem Eigenaufwand aus Luftbewegungen zu gewinnen (große Segel mit kleinem Motor). Seine gesteigerte Befähigung zum Ferngleiter unterstreichen zudem die gegenüber dem Schwarzmilan spitzer auslaufenden Flügel.

Dessen relativ flächenreduzierte, stumpfer endende Flügel sind dagegen, wenn auch mit höherem Aufwand, zum manövrierfähigeren Aktivflug geeigneter, vermitteln Steigvermögen und erleichtern damit das Agieren über Wasserflächen. Die relativ geringer belasteten Flügel des Rotmilans ermöglichen dagegen eine zusätzliche Gewichtsaufstockung. Diese bietet die Voraussetzungen zur Profilierung als „Lastenschlepper“.

2. Beide Milane sind deutlich langschwänziger als vergleichbar große Greifvögel. Der grundlegende Funktionsbezug des überlangen, sehr beweglichen Rotmilan-Schwanzes ist wegen einiger Zusatzfunktionen (Flugstabilisierung, Auftriebgewinnung etc.) schwer erkennbar. Wie beim Bartgeier verlängert er die Körperachse, in deren Mitte oder auch davor (beim Schwarzmilan deutlich hinter dieser) die Beine zentriert ansetzen. Komplettiert durch die kurzen Läufe rücken so zu transportierende Nahrungsobjekte zum Körperschwerpunkt. Sie ruhen beim Aufwärtskreisen rumpfnah im Zentrum eines aus den langen, leicht nach vorwärts weisenden Flügeln und dem Schwanz geformten Trägerdreiecks (Abb. 2 E).

Die Schwanzgabelung stellt sich aus dieser Sicht als Korrektiv dar. Durch sie kann vor allem beim Rotmilan der lange Schwanz - zur „Lastenzentrierung“ erforderlich, im Bodenbereich aber hinderlich - durch Spreizen nahezu auf die Länge der Innenfedern verkürzt werden (Abb. 2 F). Das schont die die Körperachse verlängernden Außenfedern vor Abrieb. Beim relativ kurzschwänzigen Schwarzmilan wirkt die Gabelung dagegen rudimentär und ist nahezu funktionslos.

3. Durch die kurzen, zum körpernahen Lastentransport vorzüglich geeigneten Beine erwächst kein gravierender Nachteil. Wie der Bartgeier zur Punktlandung und zu diffizilen Flugmanövern um die Körperachse befähigt erübrigt sich für Milane das Laufen. Auch kurze Entfernungen überwinden sie meist fliegend.

Der gleichfalls Aas und Abfälle verwertende Schmutzgeier (*Neophron percnopterus*) läuft dagegen viel, was eine andere Systemlösung erfordert. Die Beine sind lang, der Schwanz ist kurz, und weil er nicht wie sein neuweltlicher konfunktioneller Doppelgänger, der Rabengeier (*Coragyps atratus*) über einen Sammelkropf verfügt, muß er alles im Schnabel zum Horst tragen.

4. Auch der Mauterverlauf weist grundlegende Unterschiede auf. Zum Nahrungstransport während der Brutzeit benötigen Milane einen belastbaren, möglichst lückenfreien Armschwingenbereich. Der Schwarzmilan wechselt daher seine As (nicht aber die Hs) fast ausschließlich nach der Brutzeit im tropischen Winterquartier (ORTLIEB 1998).

Der Rotmilan mausert die As dagegen differenzierter und wie die meisten Greifvögel auch während der Brutzeit. Denkbare Versorgungsengpässe im Winterhalbjahr erfordern wohl auch dann einen intakten Flugapparat. Um größere, über den Rahmen fehlender Einzelfedern hinausgehende Lücken zu vermeiden, werden bei ihm die As von vier Zentren her vermausert. Situationsbezogene individuelle und jährliche Unterschiede in Anpassung an Brutzyklus,

Nahrungsangebot und geographische Breite sind trotz genetischer Grundfixierung erkennbar. Nach Flügge werden der Jungvögel „leisten“ sich manche Altvögel kurzfristig große Mauserlücken (BRUNE 2001).

Die unterschiedliche Flugweise beider Milane zeigt sich primär im Nahrungssuchflug und nachgeordnet beim Transport gefundener Nahrungsobjekte. Der Antagonismus zwischen Wendigkeit und Gleitflugvermögen manifestiert sich ohne fließende Übergänge morphologisch über differenzierte Ausformungen im Flugapparat, insbesondere im As-Bereich. Ein Abbau der die Wendigkeit fördernden Strukturen führt nicht in gleichem Maße zur Steigerung der Gleitflugbefähigung. Die sich so abzeichnende alternative Leistungsoptimierung führt zur Bildung einer Ineffektivitäts- bzw. Instabilitätslücke (IIL) zwischen beiden Optimallösungen (hervorragende Wendigkeit mit guter Gleitflugbefähigung beim Schwarzmilan bzw. ausgezeichnete

Gleitflugbefähigung mit ausreichender Wendigkeit beim Rotmilan). Es ist mir nicht möglich, dies anhand flugtechnischer Parameter, wie es von PENNYCUICK (1975, 1983) für Geier praktiziert wird, darzustellen. Bei der engen Korrelation zwischen Gleitflug- und Transportvermögen lassen sich diese Verhältnisse jedoch über die Transporteffektivität (als komplexe, auf Nahrungsbedarf, Transportkapazität und Transportwegen basierende Größe) und das Gewicht transportabler Nahrungsobjekte prinzipiell, wie Abb. 4 zeigt, veranschaulichen.

Das Schema zeigt, dass sich die nach der Merkmalsverschiebung zu erwartende Konkurrenzvermeidung zwischen Schwarz- und Rotmilan primär über die Nutzung unterschiedlich dimensionierter Nahrungsobjekte realisiert. Beim „linksverschobenen“ Schwarzmilan liegt das Optimum bei 150g. An Nahrungsobjekte dieser Größe kommt der Rotmilan nur dann heran, wenn der wendigere Schwarzmilan als Konkurrent fehlt. Bei zunehmend größeren Objekten gestaltet sich die Situation je nach Bestandsrelation ausgeglichen und Material, das über 400g wiegt vermag zumeist nur der „rechtsverschobene“ Rotmilan mit einer optimalen Transportkapazität von 500g zu nutzen. Als alternativ optimierte Leistungseinheiten können sie jedoch in Korrelation auch die Peripherie-Bereiche im dadurch insgesamt vollständiger verwerteten Gesamt-Ressourcenspektrum verstärkt nutzen. Dabei zeichnet sich zwischen beider Leistungskurven eine Ineffektivitäts- bzw. Instabilitätslücke (300-400g Bereich) zumindest ansatzweise ab. Ein Universalmilan, wie der mit berücksichtigte *lineatus*, nutzt zwar eine weitere Bandbreite, bleibt aber in Teilbereichen und bei der Verwertung der Gesamt-Ressourcen in seiner Effektivität unter der des Korrelationspaares. Seine im Flug sichtbaren sechs Handschwingen weisen ihn zudem funktionell als großen Schwarzmilan (nicht aber „Hybridform“) aus.

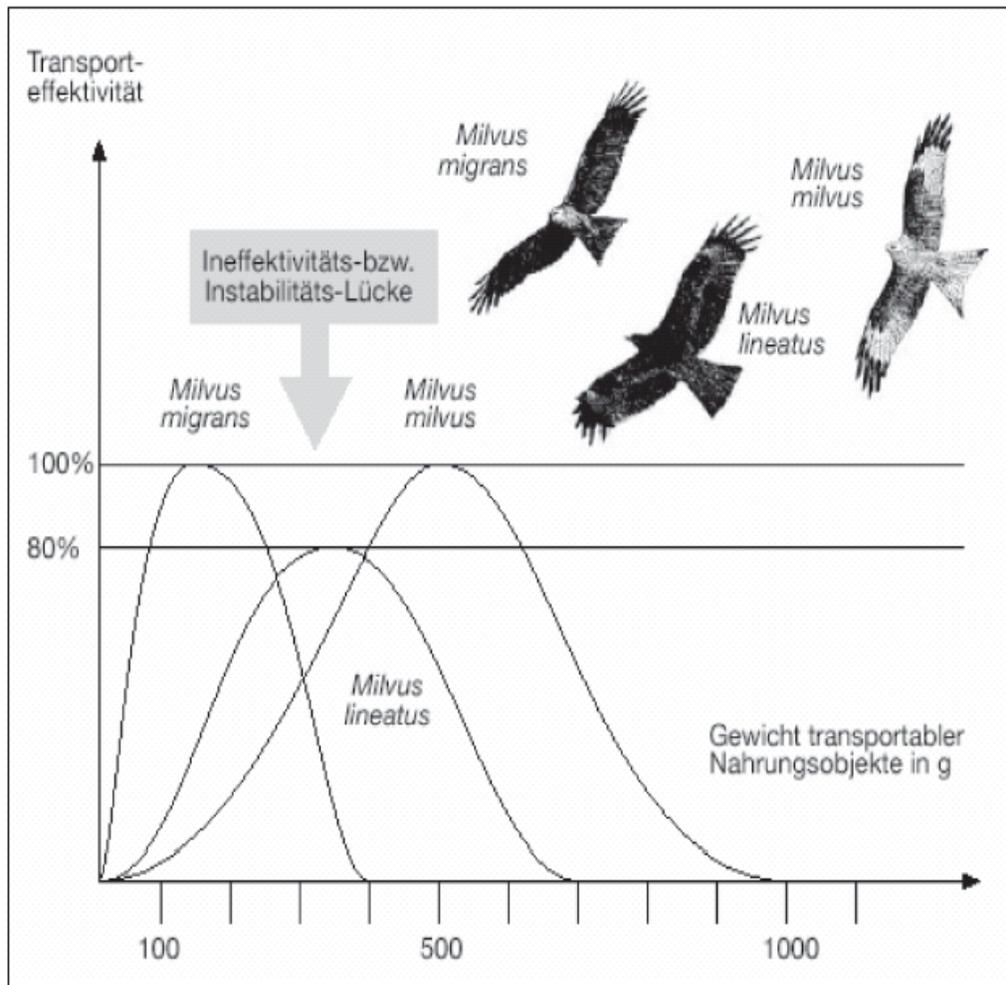


Abb. 4: Beziehung zwischen Transporteffektivität und –kapazität von *Milvus migrans*, *M. lineatus* und *M. milvus*. Im Vergleich zum intermediären als Universalmilan agierenden *lineatus* sind die Leistungspotentiale von *migrans* (als wendiger Kleingutsammler) und *milvus* (als Lastenschlepper) links- bzw. rechtsverschoben. Weitere Erläuterungen im Text. BAUMGART Original.

Systemtheoretisch leitet sich daraus ab, dass in einem System enthaltene, gegensätzlich ausgerichtete bzw. negativ korrelierte Merkmale - hier Wendigkeit und Gleitflugvermögen - die Effektivität senken. Werden nun diese konträren Elemente, sofern Ressourcendichte und –verteilung dies zulassen, auf getrennte Systeme verteilt, erhöht sich im Verbund die Effektivität beider, was auch für andere Schwesterarten denkbar ist. Dies könnte generell einen Trend zum Arten- bzw. Leistungssplitting induzieren und auch erklären, warum in der Westpaläarktis zwei *Milvus*-Milane sympatrisch auftreten. Geringe Ressourcendichte mit relativ einförmigem Angebot begünstigt dagegen einen Universalmilan.

Im Fall der Milane wird zudem eine durch divergierende Evolution erreichte Effektivitätssteigerung klar meßbar. Durch Umproportionierung im Körperbau kann der Rotmilan mit einer nur 25%igen Eigengewichtszunahme im Vergleich zum sympatrischen Schwarzmilan seine Transportkapazität um rund 100% steigern. Damit könnte es sich bei dem von STRESEMANN gesuchten Evolutionsfaktor X um die Effektivität handeln. Was wir bisher als ökologische Differenzierung beider Milane zu erfassen suchten, ist ihrem Wesen nach offenbar

primär ein Leistungssplitting. Für die organismenzentrische Definition von Arten als Leistungseinheiten (s.u.) können ökologische Parameter wohl lediglich Indizien liefern.

3. Evolution und Systematik

Das Zustandekommen dieses bemerkenswerten Korrelationsverhältnisses zwischen Schwarz- und Rotmilan läßt sich funktionell nicht durch phyletische Abspaltung einer der beiden Arten von der anderen im Bereich ihres derzeitigen sympatrischen Vorkommens erklären. Sieht man den Schwarzmilan als zuerst ansässige Art an, so erfaßt jede Umprofilierung des Populations-Leistungsgefüges (population performance) in Richtung Lastenschlepper stets den Gesamtbestand. Statt Abspaltung (s. Abb. 4) kommt es in der Schwarzmilan-Population lediglich zur „Rechtsverschiebung“ und Ausbildung einer Universalform, was sich im auch denkbaren umgekehrten Falle als „Linksverschiebung“ am Rotmilan manifestieren würde.

Die geringe molekularphyletische Distanz zwischen *milvus* und *parasitus* legt nun nahe, dass es sich beim Rotmilan um einen Einwanderer aus südlichen Breiten handelt. Bei seiner leistungsmäßigen Umprofilierung könnten Afrika vorgelagerte Inseln, insbesondere die Kapverden, wo *fasciicauda* bis heute lebt, eine maßgebliche Rolle gespielt haben. Inseln werden bisher als bedeutsam für die Evolution betrachtet, weil sich hier in kleinen Populationen artbildungsfördernde genetische Veränderungen schnell durchsetzen können. Funktionell stehen andere Aspekte im Vordergrund. Breit gefächerte Ressourcen in oft geringer Dichte bewirken auf Inseln die Entstehung von Universal-Arten, die wiederum Ansätze für neue evolutive Entwicklungen und Umprofilierungen bieten. Diese Prozesse führen dabei oft zugleich zur Auflösung streng spezialisierter Typen, die somit nicht mehr als Evolutionsendpunkte gelten müssen. Inselformen stellen also in doppelter Hinsicht „evolutionarily significant units“ im Sinne von WHITE & KIFF (2000) dar.

Als Greifvögel und zugleich Sammler schwergewichtigen Abfalls besetzten diese Milane in der insularen Isolation wohl Positionen, für die auf dem Festland eine Vielzahl von Arten „zuständig“ war. Zugleich zeichnet sich ein Gegensatz zwischen diesem zunehmend „rechtsverschobenen“, der Inselfituation angepaßten und dem saisonal als Kleingutsammler (Kleinfischverwerter) agierenden westpaläarktischen Schwarzmilan ab. Die sich in dessen Areal bietenden Freiräume zogen den sowohl molekularphyletisch als auch leistungsmäßig gegensätzlich differenzierten Rotmilan an. Wohl erst nach seiner Einwanderung in die Westpaläarktis kam es dann beim wechselseitigen Kontakt zur vollen Ausprägung der jetzt vorliegenden Merkmalsverschiebung. Wir sind geneigt im Rotmilan etwas besonderes zu sehen. Doch der mit ihm sympatrisch auftretende *migrans* hebt sich ebenso klar von anderen „Schwarzmilanen“ ab, die zudem meist eine wesentlich geringere Gewässerbindung zeigen.

Den Ablauf dieser Prozesse können wir uns analog zur seit gut einem Jahrhundert registrierten Einwanderung von *migrans* auf den Kapverden vorstellen. Dass es dieser und nicht wie anfangs angenommen *parasitus* war, der auf dieser Inselgruppe zusätzlich Fuß faßte, ist mit seiner stärker ausgeprägten Leistungsdifferenzierung gegenüber *fasciicauda* erklärbar. Für einen zweiten Universalmilan wie *parasitus* bestanden hier keine Freiräume.



5. Die altweltlich-australische Verbreitung von Milanen der Gattung *Milvus* (nach ORTLIEB 1998) ergänzt:

Rotmilane : A – *Milvus m. milvus* (Nominatform des Rotmilans), B – *M. m. fasciicauda* (Kapverdenmilan).

Schwarzmilane: 1 - *Milvus m. migrans* (Nominatform des Schwarzmilans), 2 - *M. (m.) lineatus*, 3 - *M. m. govinda*, 4 - *M. m. aegyptius*, 5 - *M. (m.) parasitus*, 6 – *M. (m.) affinis*.

Ein Artstatus der Schwarzmilan-Formen *lineatus* (2) sowie wohl auch *parasitus* (5) und *affinis* (6) ist wahrscheinlich. Die bisherige Artbezeichnung *migrans* bzw. *m.* ist daher in Klammer gesetzt und an ihre Stelle treten dann die bisherigen Unterart- als Artbezeichnungen.

Die zwischen *fasciicauda* und *migrans* anfangs über längere Zeit verzeichnete Hybridisierung ließ die Auslöschung des ersteren befürchten (s. ORTLIEB 1988, 1997). Doch solche Geschehen sind offenbar regelmäßig bei Erstkontakten eng verwandter Arten (etwa Blau- und Lasurmeise, Großmöwen auf Island, Haus- und Weidensperling etc.) zu verzeichnen (s. MAYR 1967). Die dann verstärkte Hybridisierung wird meist mit einem Mangel an arteigenen Partnern erklärt, da sie später in der Regel mit Eintritt ausgeglichener Bestandsverhältnisse aufhört. Die bei Erstkontakten relativ unselektive Partnerwahl kann aber auch auf anfangs geringer, sich erst später festigender Beachtung artanzeigender Merkmale beruhen. Leistungsintermediäre (nicht alternativ optimierte) Hybride unterliegen verstärkter Selektion, was zugleich zum selbstregulierten Erhalt artlicher Integrität führt und einer Selektion auf Anerkennung (Mischverpaarungen vorbeugender) artisolierender Mechanismen gleichkommt (BAUMGART 1978, 1992, 1998).

In Mitteleuropa gelegentlich auftretende Hybride zwischen *migrans* und *milvus* sind daher für die Populationen beider auf Dauer irrelevant. Die Befunde von HILLE (1998) die jüngst auf den Kapverden keine Hybridpopulation, sondern beide Arten (wenn auch in Minimalbeständen) eindeutig getrennt antraf, sind analog interpretierbar. Damit dürften sich auch weitere Spekulationen über den systematischen Status von *fasciicauda* (etwa Unterart bzw. Allospezies des Schwarzmilans, s. HELBIG 2000) erübrigen. Allein sein sympatrisches Vorkommen mit *migrans* weist ihn als „Rotmilan“ aus, und unklar dürfte lediglich sein, ob er artlich oder (was wahrscheinlicher ist) unterartlich von *milvus* zu trennen ist.



Abb. 6 & 7: Der zentralasiatische Schwarzmilan *Milvus (*migrans*) lineatus*. Er erinnert auch durch seine relativ langen Flügel mit meist ausgeprägtem hellen Handwurzelfleck und den oft rötlich durchschimmernden Schwanz (der aber recht kurz und nur schwach gegabelt ist) an den Rotmilan (linkes Foto). Am gespreizten Flügel treten jedoch wie bei unserem Schwarzmilan (Nominatform) 6 Handschwingen hervor. FOTOS: VERFASSER

Bei den Schwarzmilanen gibt es analoge systematische Probleme. Größenunterschiede und die trotz gelegentlicher Hybridisierung klare geographische Separierung legen beispielsweise eine artliche Trennung von *migrans* und *lineatus* nahe (s. BROWN & AMADON 1968, ORTLIEB 1998). Wegen im Jahreszyklus stetig wechselnder Lebensumstände verzichten Milane zur Art- und Revieranzeige auf permanent wirksame optische Signale (Gefiedermerkmale), nutzen jederzeit abstellbare, wenn auch aufwändigere akustische Signale (BAUMGART 1979). An Bälgen gestaltet sich daher die Trennung oft schwierig. So ist noch offen, ob die hellen unpigmentierten Handwurzeln des Rotmilans (s. Abb.1), die auch *lineatus* aufweist, eine Signalfunktion haben, oder ob diese weichbiegsameren Hs-Innenfahnen, gleich einer einseitig luftdurchlässigen Ventilklappe, das Aufwärtsführen der großflächigen Flügel erleichtern.

Ob nun der Leistungsunterschied zwischen *migrans* (als "links merkmalsverschobenem") und *lineatus* (als Universalmilan) eine selbstregulierende Trennung bewirken kann, ist vorerst nicht zu entscheiden. Hier könnten aber Differenzen im Zugverhalten (*migrans* ist obligater Fernzieher, *lineatus* opportunistischer Teilzieher), die auch bei Schell- und Schreiadler eine artliche Abgrenzung bedingen (BAUMGART 1980) und ebenso für eine artliche Trennung von Mäuse- und Falkenbussard (*buteo* und *vulpinus*) sprechen, entscheidend sein. Denn genetisch fixierte

unterschiedliche Zugstrategien (s. BERTHOLD 2001) bedingen, um optimiert erhalten zu bleiben, ebenso einen Zwang zur Abgrenzung wie strukturelle Leistungsunterschiede.

Der südafrikanische *parasitus* ist nicht nur wegen molekulargenetischer Distanz (WINK & SAUER-GÜRTH 2000) sondern auch auf Grund seiner Phänologieverschiebung artlich als selbständig zu betrachten. Die sich über diesen mit ableitende genetische Isolation und Abgrenzung des Rotmilans zu nördlichen Schwarzmilanen förderte wohl auch mit seine leistungsmäßige Umprofilierung und sein Vordringen in die Westpaläarktis. Dies spricht zugleich für eine Förderung der Artbildung durch Hemisphärentrennung und -wechsel.



Abb. 8 & 9: Der australische *Milvus (migrans) affinis* (links) und der Pfeifmilan *Haliastur sphenurus* (rechts). Ersterer gleicht im Habitus unserem Schwarzmilan und ist auf dem 5. Kontinent mit dem löffelschwänzigen Pfeifmilan korreliert, dessen Lebensweise eher unserem Schwarzmilan gleicht, während das Auftreten des australische Schwarzmilans meist „Massencharakter“ hat.-
FOTOS: DAVID HOLLANDS

Auch der australische *affinis*, als weiterer Südmilan, wäre aus analogen Gründen artlich abzugrenzen. Bei ihm kommt als weiterer Faktor sein Auftreten als „Massenmilan“ (*aegyptius* und *govinda* vergleichbar) hinzu. Ein unserem *migrans* ähnliches Verhalten als meist einzeln agierender Kleingutsammler (auch über Gewässern) zeigt in Australien der Pfeifmilan (*Haliastur sphenurus*), im Wattenmeerbereich der Brahminenmilan (*H. indus*). Beide haben einen relativ kurzen Löffelschwanz, der beim Herabgleiten gespreizt (wie beim Bartgeier) als Bremsfallschirm wirkt (BAUMGART & BAUMGART 1998). Sie bilden folglich eine andere Leistungsgruppe, was klar gegen die Aufnahme dieser Milane in die Gattung *Milvus* (s. DEL HOYO et al. 1994, WINK & SAUER-GÜRTH 2000) spricht. Mit dem Schopfmilan (*Lophoictinia isura*), einem Nesträuber im Wipfelbereich der Urwälder, weist Australien zudem einen in keiner unmittelbaren Beziehung zur Gattung *Milvus* stehenden Vertreter der „Australasian Kites“ auf, die mit ihm den Milan-Leistungstyp konvergent entwickelt haben (OLSEN 1995).

4. Allgemeine Folgerungen

Milane zeigen sehr anschaulich, wie sich vielfältige Funktional- und Konfunktionalbezüge im Rahmen einer Leistungsgruppe, der mittelgroßen Aasverwerter und Abfallsammler (unter

Einbeziehung der neuweltlichen *Cathartes*-Geier sogar weltweit erfaßbar), auf Entstehung und Existenzrahmen von Arten niederschlagen. Nicht Zufälligkeiten, sondern (teilweise auch wechselnde) Effektivitätsbezüge, die zugleich Abgrenzungszwänge markieren, erweisen sich als für Ablauf und Richtung der Evolutionsprozesse entscheidend.

Milane sind dabei den Großfalken vergleichbar, an deren Beispiel KLEINSCHMIDT in der ersten Hälfte des 20. Jh. die Grundgesetze des rezenten Existenzrahmens und der funktionellen Realität von Arten auf rein empirischer Grundlage aufzeigte. Seine irrtümlich klar antidarwinistische und damit antievolutionistische Interpretation dieser Befunde machte sie für die Fachwelt leider inakzeptabel (BAUMGART 2000b, 2000c) und führte dazu, dass Funktionalbezüge als typologisch diskreditiert aus unserem arttheoretischen Denken weitgehend getilgt wurden. Erst heute wird es möglich, diese Kausalitäten neu zu bewerten. Dabei erweist sich der Typ als qualitative morphologische Manifestation eines elementaren lokomotorischen Grundleistungspotentials, seine Konstanz als Ausdruck einer komplexen effektivitätsdeterminierten Optimierung und die Lücke zwischen KLEINSCHMIDTS „Arten“ als „Ineffektivitäts- bzw. Instabilitätslücke“. Letztere läßt sich an Falken besser als an Milanen veranschaulichen. Großfalken sind alternativ optimiert als superschnelle, fallbeschleunigt bis 400 km/h erreichende (Wanderfalken) oder es eigenbeschleunigt auf bis zu 150 km/h bringende Verfolgungsjäger (Jagdfalken) existent. Auf Geschwindigkeiten zwischen 200-300 km/h ausgelegte Falken sind dagegen für den freien Luftraum zu langsam, für den bodennahen Raum aber zu schnell und zu wenig wendig, somit nur unter Sonderbedingungen lokal als „Universalfalken“ (etwa wie *Falco peregrinus pealei* oder *F. rusticolus islandus*) effizient. Diese Lücke erweist sich damit als objektives Funktionalkriterium zur Erfassung von Artrahmen und Abgrenzungsmechanismen im Sinne von HERRE & RÖHRS (1970).

Indem Milane anstelle der durch schöpfungsbioologische Interpretationen leider diskreditierten Falken eine diesen vergleichbare Stellung zur Demonstration funktionalevolutionärer Bezüge einnehmen können, erlangen sie eine besondere Relevanz. Zudem sind sie einem breiten Beobachterkreis zugänglich. In einem bisher wenig beachteten Statement verweist MAYR (1998) darauf, dass sich das Artproblem einer Lösung widersetzt, fordert, verstärkt der Frage nachzugehen, warum es Arten gibt. Den Beginn der Krise im arttheoretischen Denken datiert er rund 50 Jahre zurück. Der damals vollzogene endgültige Bruch mit der „Typologie“ leitete zugleich eine Phase der Stagnation ein. Die Vielfalt der heutigen Artkonzepte spiegelt nach STEPHAN (1990) unseren unbefriedigenden Kenntnisstand über die objektive Realität der Art wider. Wenn sich die Lösung eines solchen Grundsatzproblems so schwierig gestaltet, ist das meist auf einen fehlerhaften oder unvollständigen Ansatz zurückzuführen.

Mit der Auffassung von Arten als optimierten und stabilisierten Leistungseinheiten (Baumgart 1978, 1992, 1994, 1996, 1997a, 1997b, 1998), die vielfältigen Funktional- und Effektivitätsbezügen unterliegen, eröffnet sich zugleich eine neue Sicht auf das Artproblem. Ohne deren Berücksichtigung sind alternative Leistungsoptimierungen und die Rolle der Ineffektivitäts- bzw. Instabilitäts-Lücke sowie deren Überwindung bei der Artbildung, der Ablauf selbstregulierter zwischenartlicher Abgrenzungsprozesse und der sich daraus ergebende objektive Funktionalrahmen von Arten nicht erfaßbar. Typen als Ergebnis auch umkehrbarer Optimierungsprozesse markieren somit keineswegs das Ende evolutionärer Prozesse. Die Molekularphyletik vermittelt heute objektive Evolutionslinien (ohne adaptive und konvergenzbedingte Irritationen) und durch sicheren Verwandtschafts-Ausschluß der Untersuchung konvergenter, konfunktioneller Phänomene eine solide Basis. Die hieran

orientierte systematische und Grundlagenforschung an Milanen (wie auch an Falken) bietet dafür eine Vielzahl komplexer Beispiele, deren Berücksichtigung für eine Lösung der anstehenden Probleme im Sinne einer konzeptionellen Neuordnung unseres arttheoretischen Denkens geradezu unverzichtbar ist.

Danksagung: Für die Gestaltung der Abbildung habe ich Herrn NIKOLAI KRANEIS verbindlichst zu danken. Dr. Willy Sueten (Hever/Brabant) stellte mir wieder freundlicherweise mehrere beeindruckende Farbaufnahmen von beiden Milanen zur Verfügung.

Literatur

- ADAMSKI, A. (1992): Einige Aspekte der Brutökologie des Schwarzmilans *Milvus migrans* im Odertal (SW Polen).- Dipl.-Arb., Univ. Wrocław (poln).
- BAIRLEIN, F. (1996): Ökologie der Vögel.- Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm.
- BAUMGART, W. (1975): Die Bedeutung funktioneller Kriterien für die Beurteilung der taxonomischen Stellung paläarktischer Großfalken.- Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden **33**. 20: 303-316 (Nachdruck: Jb. Dtsch. Falkenorden 1975: 68-77).
- (1978): Funktionelle Aspekte des Artbegriffes bei Greifvögeln.- Falke **25**: 185- 202.
- (1979): Zur Signalfunktion von Gefiedermerkmalen bei Greifvögeln.- Beitr. Vogelkd. **25**: 209-246.
- (1980): Steht der Schreiadler unter Zeitdruck.- Falke **27**: 6-17.
- (1992): Die Arealgrenzen als Leistungsgrenzen und ihre Rolle im Artbildungsprozeß bei Vögeln (Modellvorstellungen).- Falke **39**: 294-302.
- (1994): Der Beitrag der Greifvogelforschung zur Formierung der funktionellen Arttheorie.- Der Falkner 1992/93 42./43: 7-11.
- (1996): Functional aspects in the taxonomy of large falcons.- Proc. Specialists Workshop, Abu Dhabi (UAE), 14th-16th Nov. 1965, S. 93-110.
- (1997a): Funktionelle Positionen und Taxonomie der Eigentlichen Falken (Gattung *Falco*).- Mitt. Zool. Mus. Berl. **73**, Suppl. Heft: Ann. Ornithol. 21: 103-129.
- (1997b): Der adaptive Charakter morphologischer Merkmale bei Greifvögeln und ihre taxonomische Relevanz.- Greifvögel und Falknerei 1995: 54-69.
- (1998a): Leistungsdifferenzierungen bei Greifvögeln und ihre Bedeutung für artliche Existenz und Artbildung (Aves: Falconiformes). - Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden **50**, Suppl. 125-137.
- (2000a): The Ecofunctional Positions of Palearctic Vultures.- In: R. D. CHANCELLOR & B.-U. MEYBURG eds.: Raptors at Risk (Proceedings of the V World Conference on Birds of Prey and Owls 1998).- WWGBP, Berlin, London & Paris, Hancock House, Surrey & Blaine: 239-243.
- (2000b): Zur Realität des Typs.- Greifvögel und Falknerei 1999: 143-170.
- (2000c): KLEINSCHMIDTS greifvogelkundliches Werk und seine Bedeutung für neue Entwicklungen in der Arttheorie.- Bl. Naumann-Mus. 19: 94-120.
- (2001). Europas Geier: Flugriesen im Aufwind.- Wiebelsheim.
- & P. BAUMGART (1998): Greifvogelkundliche Eindrücke und Ergebnisse einer Australien-Studienreise. Greifvögel und Falknerei 1996: 96-105.
- BERTHOLD, P. (2001): Vogelzug: eine neue Theorie zur Evolution, Steuerung und Anpassungsfähigkeit des Zugverhaltens.- J. Ornithol. **142**. Sonderheft1: 148-159.
- BROWN, L. (1979): Die Greifvögel.- Hamburg und Berlin.
- BROWN, L. & D. AMADON (1968): Eagles, Hawks and Falcons of the World.- Feltham
- BRUNE, J. (2001): Zur Mauser des Großgefieders beim Rotmilan *Milvus milvus*.- Ornithol. Jber. Mus. Heineanum **19**: 1-31.
- CRAMP, S. & K. E. L. SIMMONS (1980): Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol. II, Hawks to Bustards.- Oxford.
- DEL HOYO, J., A. ELLIOTT & J. SARGATAL (1994): Handbook of the birds of the world. Vol. 2, Lynx Edicions, Barcelona.
- ECK, S. (1986): Die Bedeutung der Sammlung BÄHRMANN für die morphologischen Analysen an mitteleuropäischen Vögeln (Non-Passeriformes).- Ann. Naturhist. Mus Wien **88/89 B**: 57-66.

- ENGELMANN, F. (1928): Die Raubvögel Europas.- Neudamm.
- FERGUSON-LEES, J. & D. A. CHRISTIE (2001): Raptors of the World.- London.
- FORSMAN, D. (1999): The Raptors of Europe and the Middle East.- London.
- GAFFREY, G. (1961): Merkmale der wildlebenden Säugetiere Mitteleuropas.- Leipzig.
- GENSBØL, B. & W. THIEDE (1997): Greifvögel.- München, Wien, Zürich (3. Aufl.).
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (Hrsg.) (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 4, *Falconiformes*.- Frankfurt a. M.
- GÖRNER, M. & H. HACKETHAL (1988): Säugetiere Europas.-Stuttgart.
- HAFFER, J. (1997): Vogelarten und ihre Entstehung: Ansichten OTTO KLEINSCHMIDTS und ERWIN STRESEMANNs.- Mitt. Zool. Mus. Berl. **73**, Suppl.: Ann. Orn. 21: 59-96.
- HELBIG, A. (2000): Was ist eine Vogel-„Art“? – Ein Beitrag zur aktuellen Diskussion um Artkonzepte in der Ornithologie.- *Limicola* **14**: 57- 79, 172-184, 220-247.
- HERRE, W. & M. RÖHRS (1970): Experimentelle Beiträge zur Stammesgeschichte der Vögel. Ergebnisse zoologischer Domestikationsforschung.- *J. Ornithol.* **111**: 1-18.
- HILLE, S. (1995): Nahrungswahl und Jagdstrategie des Rotmilans im Biosphärenreservat Rhön.- *Rdbrf. WWGBP* **21/22**: 15-16.
- HILLE, S. (1998): Zur Situation der Milane *Milvus milvus fasciicauda* (Hartert, 1914) und *Milvus m. migrans* (Boddaert, 1783) auf den Kapverdischen Inseln.- *J. Ornithol.* **139**: 73-75.
- HILLERICH, K. (1978): Ergebnisse aus 20jähriger Planberingung von Greifvögeln der Beringungsmannschaft Rothmann.- *Luscinia* **43**: 187-205.
- HÖLZINGER, J., D. ROCKENBAUCH & K. SCHILHANSL et al. (1968): Zur Überwinterung des Rotmilans in Süddeutschland.- *Anz. Orn. Ges. Bayern* **8**: 383- 392.
- HOUSTON, D. C. (1994): Observations on Greater Yellow-headed Vultures *Cathartes melambrotus* and other *Cathartes* species as Scavengers in Forest in Venecuela.- In B.-U. MEYBURG & R. D. CHANCELLOR eds.: *Raptor Conservation Today*.- WWGBP/The Pica Press: 265-268.
- KÜHNAPFEL, O. (2002): Die Federmerkmale von Habicht *Accipiter gentilis*, Sperber *Accipiter nisus*, Rot- und Schwarzmilan *Milvus milvus*, *M. migrans*, Mäusebussard *Buteo buteo* und Wespenbussard *Pernis apivorus*. 2. Teil: Rot- und Schwarzmilan.- *Orn. Mitt.* **7/8**: 269-278.
- LLOYD, G. & K. L. LLOYD (1976): *Birds of Prey*.- London, New York, Sydney, Toronto.
- MACLEAN, G. L. (1993): *Roberts' Birds of Southern Africa*.- Cape Town.
- MAMMEN, U. & H. OPITZ (1999): *Der Rotmilan – Vogel des Jahres 2000*.- NABU-Broschüre, Köln.
- MARCHANT, S. & P. J. HIGGINS (1993): *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic Birds*.- Melbourne.
- MAYR, E. (1967): *Artbegriff und Evolution*.- Hamburg und Berlin.
- (1998): Gedanken zum Art-Problem.- *Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden* **50**: Suppl. 6-8.
- MEBS, T. (2002): *Greifvögel Europas*, 3. Aufl.- Stuttgart.
- MEYBURG, B.-U. (1989): Weltweite Schutzstrategien für bedrohte Greifvögel.- *Laufener Seminarbeitr.* **1/89**: 67-104.
- OLSEN, P. (1995): *Australian Birds of Prey*.- Sydney.
- ORTLIEB, R. (1988): Stirbt *Milvus milvus fasciicauda* aus?- *Rdbrf. WWGBP* **8**: 4-5.
- (1989): Der Rotmilan.- *NBB* 532.- Wittenberg.
- (1997): Zur Situation der Milane auf den Kapverden.- *Rdbrf. WWGBP* **25/26**: 9-12.
- (1998): Der Schwarzmilan.- *NBB* 100.- Hohenwarsleben.
- PEGLOW, H.-G & W. Thiede (1998): Welche Bedeutung haben Regenwürmer für den Rotmilan?- *Orn. Mitt.* **50**: 273-276.
- PENNYCUICK, C. J. (1975): Mechanics of flight. In: P. S. FARNER & J. R. KING (eds.): *Avian Biology* **5**: 1-75. New York.
- (1983): Effective nest density of Ruppell's griffon vulture in the Serengeti-rift valley area of northern Tanzania.- In: S. R. WILBUR & J. A. JACKSON: *Vulture Biology and Management*. Univ. of California Press, Berkeley.
- PRINZINGER, R. (1997): Energetik der Carduelinen (Fringilliden).- In: U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM & K. M. BAUER (1997): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Bd. **14/II**, Passeriformes (5. Teil): 536- 543.

- REMMERT, H. (1992): Ökologie.- Berlin, Heidelberg, New York etc.
- RICHARZ, K. (1996): Rotmilan – Rückenwind für einen Europäer- Falke **43**: 26-28.
- SCHERNER, E. R. (2000): Fortpflanzung im „Wald der Rotmilane“- eine Fehlentscheidung?- Anz. Ver. Thüring. Ornithol. **4**: 41-58.
- SCHNURRE, O. (1956): Über einige strittige Fragen aus dem Leben der beiden Milanarten.- Vogelwelt **77**: 65-74.
- STEPHAN, B. (1990): Artkonzept und objektive Realität.- Falke **37**: 112-114.
- STRESEMANN, E. (1927-1934): *Sauropsidae: Aves*. In: W. KÜKENTHAL & TH. KRUMBACH (Hrsg.) *Handbuch der Zoologie*, Bd. 7, 2. Hälfte. 890 S., Berlin.
- STUBBE, M., H. ZÖRNER, H. MATTHES & W. BÖHME (1991): Reproduktionsrate und gegenwärtiges Nahrungsspektrum einiger Greifvogelarten im nördlichen Harzvorland während der Jungenaufzuchtperiode.- Pop.-ök. Greifv.- u. Eulenarten 2.- Wiss. Beitr. Univ. Halle 4 (P45): 39-60.
- SUETENS, W. (1989): *Les Rapaces d' Europe*.- Alleur-Liege.
- TISCHLER, W. (1993): *Einführung in die Ökologie*.- Stuttgart, Jena, New York.
- TUCKER, G. M. & M. F. HEATH (1994): *Birds in Europe: their conservation status*. Cambridge, U. K. BirdLife Conservation Series no. 3.
- UTTENDÖRFER, O. (1939): *Die Ernährung der deutschen Raubvögel und Eulen*.- Neudamm
- UTTENDÖRFER, O. (1952): *Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen*.- Stuttgart.
- WEICK, F. (1980): *Die Greifvögel der Erde*.- Hamburg & Berlin.
- WHITE, C. M. & L. F. KIFF (2000): *Biodiversity, Islands Raptors and Species Concepts*.- In: R. D. CHANCELLOR & B.-U. MEYBURG eds.: *Raptors at Risk (Proceedings of the V World Conference on Birds of Prey and Owls 1998)*.- WWGBP/Hancock House: 633-652.
- WINK, M. & H. SAUER-GÜRTH (2000): *Advances in the molecular systematics of African raptors*.- In R. D. CHANCELLOR & B.-U. MEYBURG EDS: *Raptors at Risk*.- WWGBP/Hancock House: 135-147.
- WISSEL, C. (1989): *Theoretische Ökologie*.- Berlin, Heidelberg, New York etc.
- WUTTKY, K. (1963): *Beutetier-Funde in Greifvogelhorsten des Hakel*.- Beitr. Vogelkd. **9**: 140-171.

Dr. WOLFGANG BAUMGART, Guhleiner Zeile 9A, D-13435 Berlin, E-Mail: baumgart03@aol.com