

Greifvögel und Falknerei 2009/2010



NEUMANN-NEUDAMM

Sonderdruck aus:
Greifvögel und Falknerei
Jahrbuch des Deutschen Falkenordens 2009/2010
Seiten 150-199

Herausgeber
Deutscher Falkenorden

Bund für Falknerei, Greifvogelschutz und Greifvogelkunde e. V.,
dem Deutschen Jagdschutz-Verband angeschlossen
Anerkannter Verband nach § 59 Bundesnaturschutzgesetz

IMPRESSUM

DR. WOLFGANG BAUMGART, Guhleener Zeile 9A, 13435 Berlin

HERAUSGEBER: Vorstand des Deutschen Falkenordens, Hahner Hof 1, 50181 Bedburg

REDAKTION: HANS-ALBRECHT HEWICKER (verantwortlich im Sinne des Presserechts)

mit Unterstützung von: HANS KURT HUSSONG, ELISABETH LEIX, EGBERT URBACH

TITELBILD: VADIM ALEKSEJEWITSCH GORBATOV (Moskau): Turkmenischer Falkner im Winter-Sandsturm in der Wüste Karakum. Öl auf Leinwand, 70 x 70 cm, Besitzer: Heinrich Elsemann, Wesel.

„Greifvögel und Falknerei“ erscheint einmal jährlich im Verlag J. Neumann-Neudamm mit Beiträgen zum Themenkreis Falknerei, Greifvogelschutz und Greifvogelkunde. Die Autoren erhalten kein Honorar.

Für den Inhalt der einzelnen Beiträge sind die Autoren verantwortlich. Die Redaktion behält sich eine stilistische Bearbeitung und Kürzung der Manuskripte vor.

Das Werk, einschließlich aller seiner Teile, ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

© 2010, Verlag J. NEUMANN-NEUDAMM AG, Melsungen

Printed in Germany

ISBN 978-3-7888-1354-3

Greifvögel und Falknerei

Jahrbuch des Deutschen Falkenordens
2009/2010

WOLFGANG BAUMGART

Grundzüge einer Funktional-
Evolution der Greifvögel
(Accipitriformes und Falconiformes)

NEUMANN-NEUDAMM

Grundzüge einer Funktional-Evolution der Greifvögel (Accipitriformes und Falconiformes)*

Herrn Forstdirektor a.D. Hans-Albrecht Hewicker in Würdigung seiner Verdienste um Greifvogelkunde und Falknerei, die auch in der engagierten redaktionellen Betreuung dieses Jahrbuches über Jahrzehnte ihren Niederschlag fanden, zur Vollendung des 65. Lebensjahres am 15. Oktober 2008 in aufrichtiger Verbundenheit gewidmet.

1 Einleitung

Seit jeher ist die Phylogenie der Greifvögel ein attraktives Betätigungsfeld der Systematik. Sie erfuhr in den letzten beiden Jahrzehnten durch molekulare Methoden eine geradezu perfektionierte Aufarbeitung. Die früher meist nur morphologisch gestützten Aussagen zu Entwicklungsabläufen unterlagen inzwischen vielfach grundlegenden Korrekturen. Zudem wurde es nun möglich, nicht nur Verwandtschaftsbeziehungen objektiv abzuklären sondern in maßgeblichen Fällen den Verwandtschaftsausschluss auch dort zu führen, wo konvergente Entwicklungen lange für Verwirrung gesorgt hatten.

Nachdem nun die systematischen Beziehungen der meisten Greifvogel-Taxa untereinander geklärt sind und wir inzwischen auch recht klare zeitliche Vorstellungen über die von ihnen durchlaufenen Entwicklungen haben, ist es an der Zeit, sich Gedanken über die Motive und Kausalitäten dieser überaus komplexen Geschehen zu machen, wofür das Darwin-Jahr 2009 einen besonderen Anlaß bietet.

2 Aktuelle Bezüge der Greifvogel-Evolution und -Systematik

Die phyletische Systematik ordnet – am DARWINschen Evolutionsverständnis orientiert – Or-

* Erstellt auf der Grundlage von Ausarbeitungen zum Buchprojekt: „Greifvögel, Artproblem und Evolutionstheorie“

ganismen nach stammesgeschichtlichen Kriterien und hebt sich so prinzipiell von den rein merkmalsbezogenen typologischen Ordnungsprinzipien LINNÉs ab.

2.1 Zeitliche Abläufe der Greifvogel-Evolution

Frühe Etappen der Evolution unserer Vögel ließen sich bis vor kurzem meist nur durch Fossilien dokumentieren. Nun wurde mit dem Übergang zu molekularen Methoden in Umfang und Präzision eine neue Qualität erreicht. Nicht mehr nur von fossilen Zufallsfunden abhängig, konnte man nun systematisch am Erbgut forschen und die entsprechenden Abläufe wie in einem Logbuch ausweisen. Doch sind auch hier der Rückverfolgung von Entwicklungslinien zeitlich Grenzen gesetzt (s.u.).

Im Jura (s. Übersicht 1), vor rund 150 Millionen Jahren (million years – mya), betreten Urvögel (Archaeopterygiformes) in noch recht reptilienähnlicher Ausformung die Bühne des Lebens. Diesen folgten in nicht immer klar rekonstruierbarer Verwandtschaftslinie ihnen noch recht ähnliche „Gegenvögel“ (Enantiornithinen), die mit den etwas moderneren Ornithurinen die gesamte Kreidezeit über nebeneinander existierten. Zumindest von ersteren hat keiner die Schwelle zur Erdneuzeit, die K-T (Kreide/Tertiär)-Grenze, über-

Übersicht 1	
Die Evolution der Greifvögel einschließlich Erdzeitalter – in Millionen Jahren (million years – mya)	
Erdneuzeit (Neozoikum bzw. Känozoikum)	
Quartär	
Holozän	seit 10 000 mya
Pleistozän	Beginn vor 1,5 ± 0,5 mya
Tertiär	
Pliozän	Beginn vor 10 ± 3 mya
Miozän	Beginn vor 25 ± 2 mya
Oligozän	Beginn vor 37 ± 2 mya
Eozän	Beginn vor 58 ± 4 mya
Paläozän	Beginn vor 67 ± 3 mya
Erdmittelalter (Mesozoikum)	
Kreide	Beginn vor 137 ± 5 mya
Jura	Beginn vor 195 ± 5 mya
Trias	Beginn vor 225 ± 10 mya
Erdaltertum (Paläozoikum)	
	Beginn vor ~ 570 mya

schritten. Erst ab dem frühen Tertiär, vor etwa 65mya, sind dann die modernen, echten Vögel (Neornithiden) nachweisbar. Vor rund 35mya erfolgte dann in einem vom späten Eozän ins Oligozän reichenden Zeitraum, der sich über 5–10mya erstreckte, eine geradezu explosive Evolution sowohl der Vögel als auch der Säugetiere. Es entstanden, was Fossilien aus dem nachfolgenden Miozän gut belegen, in einer erdhistorisch ausgesprochen kurzen Periode alle noch heute existierenden Vogel-Ordnungen einschließlich der Greifvögel. Im späten Oligozän kamen noch die Sperlingsvögel (Passeriformes) dazu, die schon im Miozän (Beginn vor 25mya) geradezu omnipräsent zu den prädominanten Landvögeln wurden (FEDUCCIA 1995, 2001, RAIKOW & BLEDSOE 2000). Infolge dieser gerafften, zeitlich relativ weit zurückliegenden grundlegenden Differenzierungsabläufe stehen heute die einzelnen höheren Taxa recht isoliert da. Übergänge sind meist weder durch Fossilien noch molekularphyletisch dokumentierbar.



Die Neuweltgeier (Cathartiiformes) – hier der nahezu über ganz Amerika verbreitete Trutthahngeier (*Cathartes aura*) – gehören nicht zu den unmittelbaren Verwandten der Habichtartigen Greifvögel, obwohl ihr Habitus und die von ihnen oft eingenommenen heraldischen Posen das zu vermitteln scheinen.

FOTO: WOLFGANG BAUMGART

Was vor der K/T-Grenze anfiel, BROWN & AMADON (1968) verweisen beispielsweise auf einen 75mya alten generalisierten „Ur-Greifvogel“, gehört nicht in die Ahnenreihe heutiger Habichtartiger Greifvögel, die offenbar frühestens seit rund 55mya nachweisbar sind. Sie haben wohl zusammen mit Regenpfeifern (Charadriiformes), Seevögeln (Procellariiformes), Pelikanen (Pelecaniformes) und Störchen (Ciconiiformes) in frühen Küsten- bzw. Watvögeln (shorebirds) gemeinsame Vorfahren. Der Sekretär ging schon im Eozän eigene Wege.

Ein Greifvogel mit Bussard-Habitus hat vor etwa 37mya gelebt. Aus dem frühen Miozän sind dann wohl der Gattung *Buteogallus* zuordbare Bussarde, Pro-Milane *Promilio*,

mutmaßliche Seeadler *Haliaeetus*, Bussardadler *Geranoaetus*, sogenannte Habichts-Adler *Palaeastur* und ursprüngliche Greifvogelgeier *Neogyps* bekannt. Der erste, einem Karakara ähnliche Falke, *Falco ramentis*, stammt aus 20mya alten Miozän-Ablagerungen Nebraskas (GROSSMAN et al. 1964, BECKER 1987). Doch ob es sich dabei um direkte Vorfahren entsprechender heutiger Formen handelt, ist auch mit modernen Methoden nicht immer zu klären.

Die rezenten Habichtartigen spalten sich in eine ursprüngliche und eine Gruppe später monophyletisch entstandener moderner Arten auf (KOCUM 2006). Da beide schon in einer weit gestreckten Übergangsperiode im Miozän nebeneinander existierten, geben Fossilien oft keine Auskunft darüber, welcher Gruppe einzelne Vertreter dieser koexistenten Formen zuzuordnen sind. Denn beide entwickelten konvergent oft phänotypisch analoge Formen. Und bisweilen wurden sie, wie etwa im Falle der polyphyletischen Neu- und Altweltgeier, auch als Ausdruck eines abgestuften Entwicklungsgeschehens bewertet. Selbst der Umgang mit heute noch lebenden ursprünglichen Arten bereitet, wenn sie sich etwa, wie einige „Australier“, dem Bussard-, Habicht- oder Milan-Typ annähern, systematisch erhebliche Probleme (s. 3.4).

Frühe Evolutionsgeschehen schlagen sich auch molekularphyletisch oft in nur geringgradigen Sequenzunterschieden nieder (WINK et al. 1998). Mit dem mitochondrialen Cytochrom b-Gen läßt sich beispielsweise das, was 20mya und mehr zurückliegt, nicht mehr exakt trennen (MEYER 1994). Genaue Aussagen zum ersten Auftreten moderner Habichtartiger sind daher so nicht zu treffen. In jüngster Zeit erlangen Indels in Form von Einzelnukleotiden oder Sequenzabschnitten als Belege für Zusammengehörigkeit diagnostisch Bedeutung. Alle modernen Greifvögel verfügen trotz ihrer gestaltlichen Vielfalt als Beleg ihrer gemeinsamen Abstammung über ein solches drei Basen langes Indel im AK-5-Indron (KOCUM 2006).

Die Komplexizität von Evolutionsabläufen verdeutlicht die durch Fossilienfunde gut doku-

mentierte Entwicklung der Geier in besonderer Weise. Heute als Neuweltgeier („Storchengeier“) geführte Formen traten in beiden Hemisphären erstmals im Eozän vor rund 50mya auf. In Nordamerika nur bis Anfang des Oligozäns belegbar, überlebten sie in Europa das frühe Miozän nicht. Greifvogel-Geier gibt es erst seit 20mya sowohl in der Alten als auch in der Neuen Welt, was zugleich auch einen Bezugspunkt für die Existenz moderner Greifvögel überhaupt bietet. Im Verlauf ihrer Entwicklung lassen sich 149 Arten nachweisen und viele Ansätze waren nicht von Dauer (MUNDY et al. 1992). In Nord-Amerika überlebten sie den mit dem Aussterben vieler Großtierarten einhergehenden Pleistozän-Kollaps nicht (ARNOLD & WALLACE 1993), den nur die oft als „primitiv“ abgewerteten Neuweltgeier überdauerten. Ihr späteres neuweltliches „come back“ läßt auf einen evolutiven Neuanfang ohne Bezug zu Formen des Oligozäns bzw. Miozäns schließen. Vorfahren von Kondor *Vultur* und Königsgeier *Sarcoramphus* traten im fortgeschrittenen Pliozän auf. Raben- und Truthahngeier (*Coragyps* bzw. *Cathartes*) folgten erst im Pleistozän (EIKAMP 1990b, BAUMGART 2001).

Für weitere „Moderne“ sind durch die Rückdatierung von Sequenzdifferenzen und Aufspaltungseignissen gleichfalls Aussagen über das Auftreten der einzelnen Großgruppen zu treffen. *Buteo*-Bussarde gibt es, was auch Fossilien belegen, seit etwa 17mya. In dieser Zeit fand auch, was als Bezugsgröße nutzbar ist, die Trennung der *Haliaeetus*- von der *Buteo*-Linie statt. Die Aquila-Adler existieren seit 12-15mya. Alt- und neuweltliche *Spizaetus*-Adler gingen seit 8-11mya eigene Wege und die Basal-Linien von *Polemaetus*, *Hieraetus* und *Aquila* trennten sich vor etwa 5-7mya. (OLSON 1985, HELBIG et al. 2005a).

Moderne Arten wie Zwergadler (*Hieraetus morphnoides*), Bänderhabicht (*Accipiter fasciatus*), Halbringsperber (*A. cirrhocephalus*) sowie eine Weihe (*Circus spec.*) fand man in Australien erstmals in Pleistozän-Ablagerungen. Der Keilschwanzadler (*Aquila audax*) ist seit 35.000 Jahren nachweisbar (OLSEN 1995). Die-

se Angaben sind auch für den neuseeländischen Haast-Adler (*Harpagornis moorei*) bedeutsam, der sich weder vom Keilschwanzadler noch einem Seeadler, sondern von einem australischen Zwergadler ableitet (BUNCE et al. 2005). Nacheiszeitliche Fossilien-Funde datieren sein Vorkommen auf Neuseeland lediglich 30.000 Jahre zurück. Er starb im 13.Jh. aus (WORTHY & HOLDAWAY 1994).

Der Gattung *Falco* zuordbare fossile Belege kamen, obwohl *Falco ramentis* schon im Miozän lebte (s.o.), erst im Pleistozän dazu (GROSSMAN et al. 1964, CADE 1982, BECKER 1987). Ihr Ursprung ist noch weitgehend unklar. Nach breitangelegten Untersuchungen zur Phylogenie der Vögel – 32.000 DNA-Basen in 19 verschiedenen Genen von 169 Arten fanden Berücksichtigung – sehen HACKETT et al. (2008) die Falken als Schwestertaxon der südamerikanischen Seriemas (Cariamidae). Diese erinnern in ihrer Lebensweise an den afrikanischen Sekretär und stehen möglicherweise in Beziehung zu den Südamerika bis ins Pleistozän bewohnenden Terrorvögeln (Phorusrhacidae).

Von der zu den Falken überleitenden Grundlinie führen auch Verzweigungen zu den Papageien (Psittaciformes) und Sperlingsvögeln (Passeriformes). Zweifel an diesem Konzept weckt aber, daß die Neuweltgeier wieder fern der Schreitvögel verwandtschaftlich zu den Greifvögeln rücken. Dabei erscheint die Zusammengehörigkeit von Störchen und Neuweltgeiern – ganz gleich wie sie letztendlich einmal systematisch erfaßt werden sollten (s. SEIBOLD & HELBIG 1995) – auf Grund karyotypischer und DNA-DNA-Übereinstimmungen sowie gemeinsamer Skelett-, Feder- und Verhaltensmerkmale seit längerem gesichert (KÖNIG 1982, HERZOG et al. 1986).

Damit werden einige Spekulationen über die stammesgeschichtliche Zusammengehörigkeit von Habichtartigen, Falken und Eulen gleichfalls gegenstandslos (zu letzteren s. WINK & HEIDRICH 1999). Alle drei folgen seit langem eigenständigen Entwicklungen. Zudem stützen fünf Indels im AK-Intron und eines im Intro-



Die Seriemas (Cariamidae) – hier die bis zu 90cm hohe Rotfußseriema (*Cariama cristata*) – gelten als „Neuweltliche Sekretäre“. Sie haben möglicherweise – wie ihr altweltliches Gegenstück, der Sekretär, für die Accipitriiformes – in der frühen Entwicklung der Falconiformes eine Rolle gespielt. FOTO: TOM DAVIS

nenbereich des c-myc-Gens die Eigenständigkeit der Falken (KOCUM 2006), deren Mauser, angefangen bei den Waldfalken stets mit der 4. Handschwinge beginnt. Die Accipitriiformes und Falconiformes gemeinsamen Greifvogelmerkmale wie Hakenschnäbel und Greiffüße sind daher rein konvergenter Natur.

Die uns heute vertraute Gattungs- und Artenvielfalt der Habichtartigen einschließlich der Greifvogelgeier ist aber wie die der Falken sowie der meisten rezenten Neuweltgeier- und Eulenarten erst ausgangs des Pliozäns oder im Pleistozän entstanden und somit lediglich auf bis zu 1,8mya zurückdatierbar (GROSSMAN et al. 1964). Der Haast-Adler durchlief offenbar in dieser Ära eine regelrechte „Blitzrevolution“ (s. 3.3). Doch auch die Gattung *Falco* entwickelte ihre heutige Artenfülle durch stürmische Radiation nicht vor dem Pleistozän. Einige von ihnen gibt es wohl erst seit etwa 10.000 Jahren

(WHITE et al. 1994). Die somit sehr junge Gattung belegt zugleich, wie schnell Evolution zu beachtlicher Vielfalt führen kann.

Ausgeprägte saisonale Klimaschwankungen dürften im Eiszeitalter vielfach drastische jahreszeitliche Diskontinuitäten und Umverteilungen im Ressourcenangebot bewirkt haben. Die zu deren Nutzung erforderliche Mobilität konnten vor allem Zugvögel erbringen, die bis heute einen wesentlichen Beitrag zur Ernährung im Luftraum jagender Falken, insbesondere aber die der Wanderfalken-Populationen gemäßigter Breiten liefern und deren pleistozäne Entwicklung so wohl maßgeblich mit induziert haben (s. 2.3.4).

Doch nicht nur zeitlich, auch geographisch ist die Entwicklung der Greifvögel nicht immer eindeutig nachvollziehbar, denn frühe Fossilien-Funde zeigen bisweilen kaum eine Beziehung zur heutigen Verbreitung von Arten bzw. Artengruppen. Geotektonische Großereignisse – wie die Kontinental-Drift nach Zerfall des Südkontinents (Gondwanaland) vor 60-80mya – offenbaren, anders als es OLSEN et al. (1989) vermuten, keine Bezüge zur Evolution etwaiger Gondwanaland-Falken. Als der Urkontinent zerfiel, gab es noch keine heutigen Vorstellungen entsprechende Falken. Andererseits muß der alternativen phänologischen Trennung zwischen den Arten der Nord- und Südhalbkugel, die zudem in der Landmassenverteilung sehr unterschiedlich strukturiert sind, mehr Beachtung geschenkt werden. Denn sie birgt in sich selbst über wesentlich kürzere Zeiträume erhebliche Evolutionspotentiale (s. 3.3).

Evolutive Abläufe folgen zeitlich keinen abstrakten Normierungen und liefern auch keine Anhaltspunkte für immer wieder geäußerte Vorstellungen von zeitabhängigen molekularen Evolutions- und Aussterberaten für Arten. Alles verändernde Entwicklungen können wie bei den Falken in wenigen tausend oder zehntausend Jahren ablaufen. Demgegenüber scheinen andere Arten wie die Gleitaare, Wespenbussardartigen und Höhlenweihen regelrecht zu stagnieren. Der seit 12mya nahezu unveränderte

Fischadler (WARTER 1976) wird für viele gera-
dezu zum Evolutionsverweigerer. Für diese Unterschiede gilt es, konkrete Ursachen zu finden.

Auch eine Reihe scheinbarer Ungereimtheiten und Paradoxa bedürfen der Klärung. Wieso wurden in Amerika mit den rezenten Neuweltgeiern schon seit Jahrtausenden scheinbar erledigte Auslaufmodelle auf Kosten der modernen Greifvogelgeier erneut aktuell. Und warum entwickelte sich aus einem singulären Ansatz vor etwa 20mya die Vielfalt der modernen Habichtartigen in Formen, die zumindest teilweise bereits durch die ursprünglichen Vorgänger repräsentiert waren, und verdrängten diese auf Rand- oder Refugienpositionen? Als alles besetzt schien, kamen noch die Falken als primäre Luftraumjäger – phyletisch terrestrisch gebundenen Formen entstammend – dazu. Sie nahmen aber bald nicht nur Randpositionen ein, sondern eroberten in einer erstaunlichen Artenvielfalt eine zentrale Stellung. Mit dem Wanderfalken sind sie in bisher kaum bekannter Manier weltweit präsent. Zur Annäherung an diese Fragestellungen erscheint der Rückgriff auf Funktionalbezüge unverzichtbar.

2.2 Die phyletische Systematik der Greifvögel

Erst die auf molekularer Grundlage erreichte phyletische Klarheit ermöglicht Betrachtungen über die Funktional-Evolution der Greifvögel. Tragfähige Ansätze dafür bieten scheinbar konzeptspezifische (artgleiche) Formen, die sich aber nach einem Verwandtschaftsausschluß lediglich als konfunktional (funktionsgleich) erweisen.

Die Angaben zum Umfang der Ordnungen Accipitriformes und Falconiformes stimmen nicht immer genau überein. Doch nach den bisher praktizierten Methodiken fällt die Variationsbreite relativ gering aus. DEL HOYO et al. (1994) beziffern erstere mit 238 Arten in 64 Gattungen und FERGUSON-LEES & CHRISTIE (2009) zählen 241 Arten. Für die Falconiformes kommen die entsprechenden Autoren auf 61 Arten in 10 Gattungen bzw. 63 Arten. Nur

der Vollständigkeit halber sei noch darauf verwiesen, daß die Neuweltgeier als einst zu den Falconiformes gerechnete, heute eigenständige Ordnung Cathartiformes übereinstimmend sieben Arten in fünf Gattungen umfaßt und die Sagittariiformes mit einer Art monotypisch sind.

2.2.1 Allgemeine Grundlagen

Die heute praktizierte systematische Ordnung der artlichen Vielfalt als ein Grundanliegen der Biologie im Sinne Darwins beruht auf ein für alle mal abgeschlossenen und keinen Änderungen mehr unterliegenden stammesgeschichtlichen Abläufen. Die Evolution hat immer nur einen Weg genommen, den es unter Ausschluß vieler Alternativen zu ermitteln gilt. Formale Konstanz garantiert zudem die

„tote“ Sprachen nutzende wissenschaftliche Nomenklatur.

Als duale Systeme (s. 4) unterliegen Arten aber auch ökofunktionellen Ordnungsprinzipien, die, unabhängig von der verwandtschaftlichen Einbindung, ihren Platz im Umwelt-Beziehungsgefüge auf der Grundlage von Funktional- und Leistungskriterien bestimmen (BAUMGART 1978a, 1978b, 1996, 1997a, 1998a, 1998b, 2008 u.a.). Die Ökofunktionelle Position (ÖFP) von Arten (s. Übersicht 2) unterliegt jedoch evolutionsbedingt steten Änderungen. Die gleichen ÖFP können in den einzelnen Regionen und Zonen von Arten recht unterschiedlicher Phylogenie eingenommen werden. Dementsprechend ermangelt es diesem für die weitere Entwicklung unseres evolutionstheoretischen und artkonzeptionellen Verständnisses unverzicht-

Übersicht 2 Grundlegende Ökofunktionelle Positionen (ÖFP) paläarktischer Greifvögel mittlerer und unterer Größenordnung	
Verfolgungsjäger im freien Luftraum	
Im Flug extrem schnell und ausdauernd, mit geringer aktiver Eigenbeschleunigung (kompensierbar durch Nutzung der Fallbeschleunigung) und Wendigkeit	
----- Wanderfalke <i>Falco peregrinus</i> ----- Baumfalke <i>Falco subbuteo</i> -----	
Verfolgungsjäger im bodennahen Bereich	
Offenes Gelände Sehr schnell und ausdauernd mit hoher Eigenbeschleunigung und Wendigkeit Hierofalken: Sakerfalke <i>Falco cherrug</i> Gerfalke <i>F. rusticolus</i> Lannerfalke <i>F. biarmicus</i> ----- Merlin <i>F. columbarius</i>	gedecktes (bewaldetes) Gelände Sehr schnell und wendig mit extremer Eigenbeschleunigung, doch nur geringer Ausdauer Habicht <i>Accipiter gentilis</i> ----- Sperber <i>A. nisus</i>
Bodenjäger	
Gelände mit Ansitzwarten In allen Flugeigenschaften variabel und ohne Zwang zur strengen Gewichtslimitierung Mäusebussard <i>Buteo buteo</i> ----- Turmfalke <i>F. tinnunculus</i>	Gelände ohne Ansitzwarten Extrem gute Gleiter die einer strengen Gewichtslimitierung unterliegen, ohne andere herausragende Flugeigenschaften Kornweihe <i>Circus cyaneus</i> Wiesenweihe <i>C. pygargus</i> Rohrweihe <i>C. aeruginosus</i> ----- ----- Gleitaar <i>Elanus caeruleus</i>

baren, auch Kausalitäten und Konvergenzen erklärenden funktionell orientierten Vorgehen (s. 3.4) an zeitloser Stabilität. Viele systematische Irrtümer beruhen darauf, daß beide Systeme nicht klar auseinander gehalten werden.

Für die hierarchische Abfolge taxonomischer Kategorien (s. Übersicht 3) bietet das Kürzel SKOFGA (Stamm-Klasse-Ordnung-Familie-Gattung-Art) auch für Außenstehende eine gute Gedächtnisstütze. Arten werden im binären System mit Gattungs- und Artnamen, erstere groß, letztere klein und beide kursiv geschrieben, mit zusätzlichem Hinweis auf Erstbeschreiber und Jahresangabe, erfaßt, wie z.B. *Accipiter*

gentilis Linné 1758 für den Habicht. Die trinäre Nomenklatur schließt dann noch mit geographischem Bezug Unterarten ein. Bei Taxa oberhalb der Gattungen entfällt die kursive Schreibweise (z. B. Accipitridae oder Falconidae).

Seit molekulare Befunde abschließend belegten, daß eine Zusammenfassung der Falconiformes, so wie sie sich etwa noch bei BROWN & AMADON (1968) findet, mangels Monophylie nicht der Wirklichkeit entspricht, steht eine Neuordnung an. Aus den vier bisher dazu gezählten Familien wurden die eigenständigen Ordnungen Cathartiformes (Neuweltgeier), Sagittariiformes (Sekretäre), Accipitriformes

(Habichtartige Greifvögel) und Falconiformes (Falkenartige Greifvögel). Das führt zu einer Streckung der Hierarchie. Die Einführung von Unterfamilien gleicht das aber aus und macht weitere Zusatz-Kategorien wie Unterordnungen und -gattungen, Kohorten, Überarten u.a. überflüssig. Beim Umgang mit Superspezies in ihrem oft auch konfunktionellen Inhalt empfiehlt sich Zurückhaltung.

Eine allgemein akzeptierte, durchgängige systematische Neufassung steht für die einstigen „Falconiformes“ noch aus und der folgende Ordnungsversuch für die Accipitriformes und Falconiformes soll nicht etwa ein neues System begründen, sondern vor allem zur Wahrung der Übersicht in anschließenden Funktionalbetrachtungen beitragen. Neuweltgeier und Sekretäre werden – obwohl nunmehr ohne „Greifvogel-Status“ – in diesen Darlegungen weiter berücksichtigt. Denn die ihre einstige Greifvogelzuordnung begründenden Merkmale signalisieren Funktionalbezüge, die für entsprechende Vergleiche weiter bedeutsam sind.

– Die **Sekretäre** (Sagittariiformes) mit dem Sekretär (*Sagittarius serpentarius*) als einziger Art stehen zu den Accipitriformes in ihrer Gesamtheit nur in einem entfernten Schwestergruppen-Verhältnis. Zu den Seriemas (Cariamidae), die ihnen als „neuweltliche Sekretäre“ in Verhalten und Lebensweise recht ähnlich sind, besteht keinerlei Verwandtschaftsverhältnis.

2.2.2.1 Accipitriformes

Die Situation der **Habichtartigen Greifvögel** (Accipitriformes) wird systematisch recht gut verständlich, wenn man abgestufte Entwicklungsabschnitte zugrundelegt, die sich auch mit ökologischem Bezug in funktionellen und leistungsmäßigen Differenzierungen widerspiegeln. Schon früh trennten sich auf Familien-Ebene aquatisch von terrestrisch jagenden Formen.

So setzten sich die **Fischadler** (Pandionidae) schon früh von allen anderen Greifvögeln ab und umfassen heute mit dem Fischadler (*Pandion haliaetus*) nur eine einzige, nahezu

2.2.2 Die derzeitigen systematischen Auffassungen

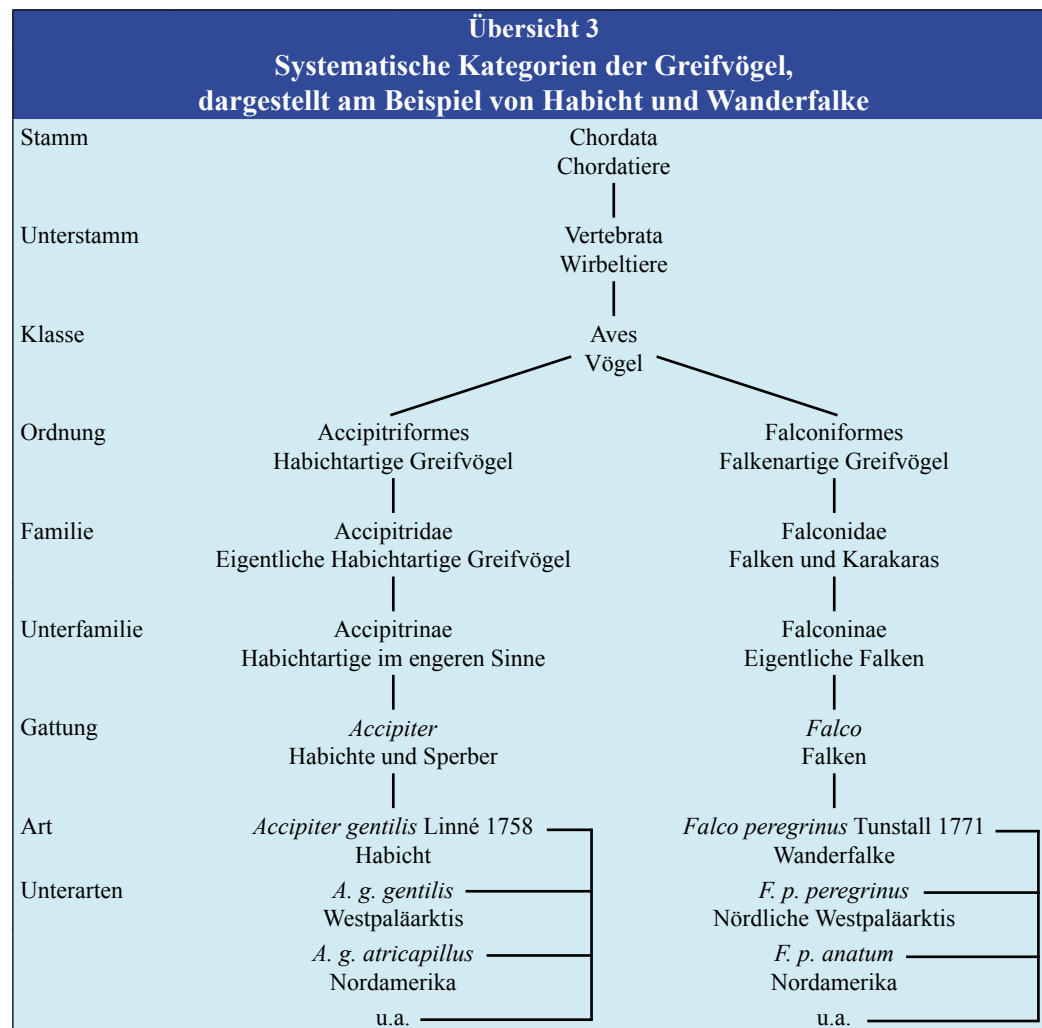
Nach neueren molekularen Befunden (s. SEIBOLD 1994, SEIBOLD & HELBIG 1995, WINK et al. 1998, WINK & SAUER-GÜRTH 2004, LERNER & MINDELL 2005, KOCUM 2006 u.a.) stellt sich die Systematik der Greifvögel derzeit im Überblick wie folgt dar:

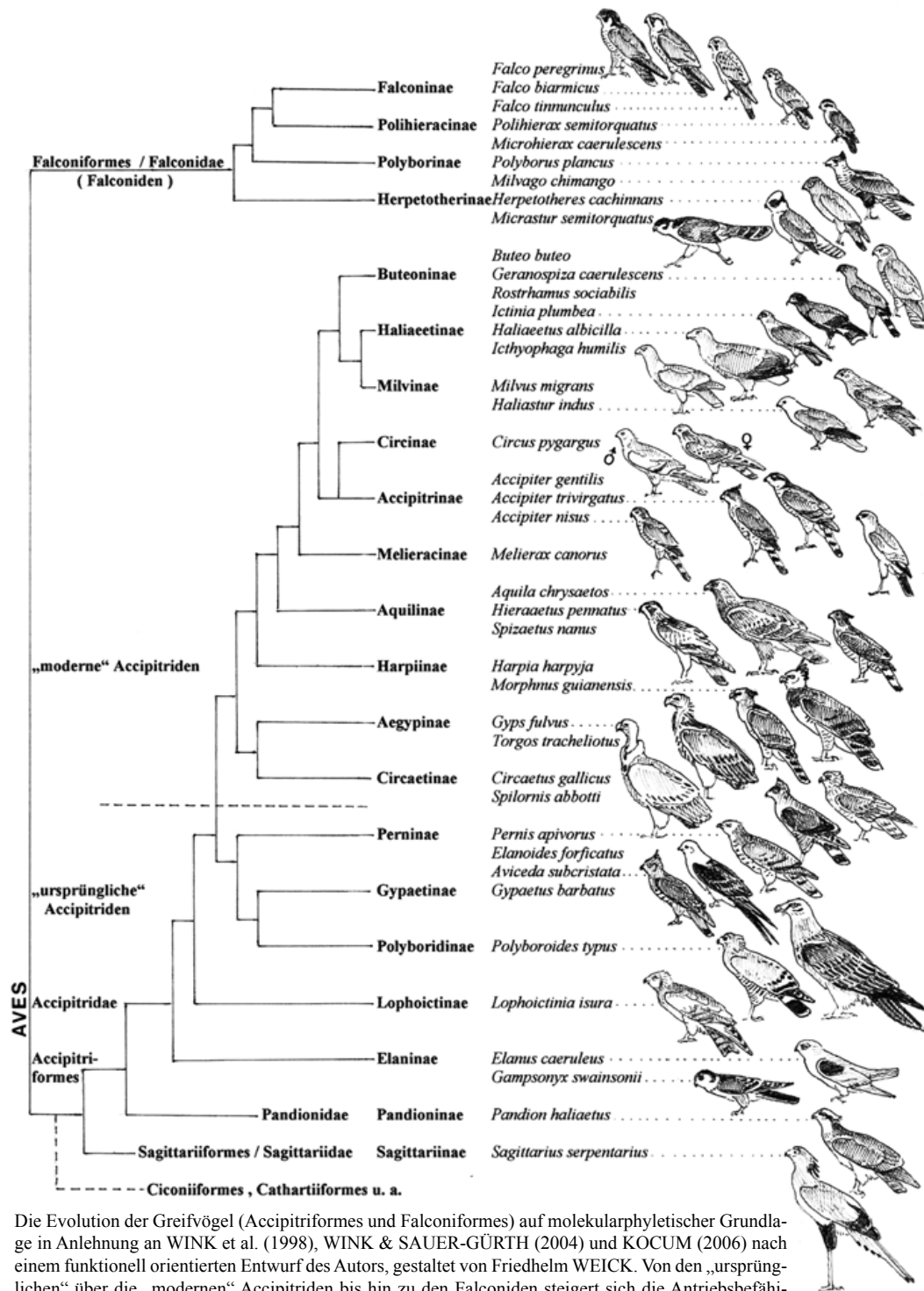
– Die **Neuweltgeier** (Cathartiformes) haben weder zu den Altweltgeiern, noch zu anderen Accipitriformes oder den Falconiformes engere verwandtschaftliche Beziehung, gehören als „Storchengeier“ eher zu den Schreitvögeln (Ciconiiformes). Übereinstimmung mit Altweltgeiern und Milanen beruhen auf Konvergenz und sind rein funktioneller Natur.



Der Fischadler (*Pandion haliaetus*) als einziger Vertreter der Pandionidae ist ein früherer „aquatischer Ableger“ der Accipitriden. Nahezu weltweit blieb sein Lebensraum von der für die terrestrischen Arten so entscheidenden „Grasrevolution“ unberührt. Er konnte folglich Jahrmillionen als „Evolutionserweigerer“ nahezu unverändert existieren.

FOTO: TOM DAVIS





Die Evolution der Greifvögel (Accipitriformes und Falconiformes) auf molekularphylogenetischer Grundlage in Anlehnung an WINK et al. (1998), WINK & SAUER-GÜRTH (2004) und KOCUM (2006) nach einem funktionell orientierten Entwurf des Autors, gestaltet von Friedhelm WEICK. Von den „ursprünglichen“ über die „modernen“ Accipitriden bis hin zu den Falconiden steigert sich die Antriebsfähigkeit („Motorisierung“), was als polyphyletische „Höherentwicklung“ interpretierbar ist.

weltweit verbreitete Art. Nach Abspaltung von der basalen Greifvogel-Stammlinie durchlief er seine eigene Entwicklung und hat sich seit Jahrmillionen kaum verändert (s. 2.1).

Die **Eigentlichen Habichtartigen Greifvögel** (Accipitridae), nachfolgend kurz Eigentliche Habichtartige oder Accipitriden genannt, umfassen als primär terrestrische Jäger zeitlich gestaffelt mit den „ursprünglichen“ und den „modernen Habichtartigen“ zwei Gruppierungen, die sich ohne Molekularbefunde oft kaum trennen lassen. Denn beide bilden analog ähnliche Leistungstypen aus, was oft verwandtschaftliche Beziehungen vortäuscht.

Zu den Ursprünglichen Greifvögeln bzw. Accipitriden zählen die fünf Unterfamilien der **Aare** (Elaninae), **Australasiatischen Kites**



Der zierliche neuweltliche Perlaar (*Gampsonyx swainsonii*) erinnert vom Habitus her an einen Zwergfalken, gehört aber zu den Gleitaaeren (*Elaninae*) und ist wohl der ursprünglichste unter den derzeit lebenden Accipitriden.

FOTO: TOM DAVIS

(Lophoictinae), **Höhlenweihen** (Polyboridinae), „ursprünglichen“ **Altweltgeier** (Gypaetinae) und **Wespenbussardartigen Greifvögel** (Perninae), die sich in aufsteigender Form von der Stammlinie wie folgt absetzen:

- Die **Aare** (Elaninae) einschließlich des Perlaars, sind monophyletisch und am basalsten placiert. Als Gleitaaere kommen sie weltweit, Australien ausgenommen, wo zwei Arten leben, immer nur in einer Art vor (s. BAUMGART & LÜCKER 2008, BAUMGART 2009).
- Die ursprünglichen **Australasiatischen Kites** (Lophoictinae) umfassen als „Old Australasian endemic kites“ (2.3.2) eine Reihe indomalayischer und australischer Endemiten mit hoher Eigenständigkeit (OLSEN 1995), deren Verwandtschaftsbeziehungen noch der abschließenden Klärung bedürfen. Ihre Placierung im Stammbaumschema erfolgte in Anlehnung an WINK & SAUER-GÜRTH (2004). Der Begriff „Kites“ umfaßt so unterschiedliche Arten, daß er taxonomisch nahezu wertlos wird.
- Mit den **Höhlenweihen** (Polyboridinae), „ursprünglichen“ **Altweltgeiern** (Gypaetinae) und **Wespenbussardartigen Greif-**



Der weit über Süd- und Mittelamerika verbreitete Cayenne-Weih (*Leptodon cayanensis*) – hier ein hellmorphiger Vogel im Jugendkleid – erinnert auch in der Lebensweise an einen kleinen Wespenbussard. Als Vertreter der Perninae wirkt er ohne Oberaugenknöchel taubenköpfig.

FOTO: MIKKO PYHÄLÄ

vögeln (Perninae) lassen sich nachfolgend wenigstens drei weitere, in engerer Beziehung untereinander stehende Unterfamilien separieren.

Die **Höhlenweihen** umfassen zwei Polyboroides-Arten, die in keinem verwandtschaftlichen Verhältnis zur ähnlichen südamerikanischen Sperberweih (*Geranospiza caerulescens*) stehen. Bei den **ursprünglichen Altweltgeiern** handelt es sich mit Bartgeier (*Gypaetus barbatus*), Schmutzgeier (*Neophron percnopterus*) und Palmgeier (*Gypohierax angolensis*), auch nur um eine begrenzte Zahl, im Nahrungserwerb aber sehr spezialisierte Arten. Dagegen bilden die **Wespenbussardartigen** ein sehr umfangreiches Ensemble vielfältiger Formen.

Darunter fallen die Gattungen: *Pernis* (Wespenbussarde), *Aviceda* (Haubenkuckucksaaere),



Den „Taubenkopf“ weist auch der Papuaweih (*Aviceda subcristata*) – hier ein Vogel aus Australien – auf, der wie andere Haubenkuckucksaaere bevorzugt im Baumwipfelbereich Schrecken, anderen Großinsekten und Baumfröschen nachstellt. FOTO: DAVID HOLLANDS

Elanoides (Schwalbenweih), *Leptodon* (Cayenneweihe), *Chondrohierax* (Hakenweihe), *Eutriorchis* (Madagaskarschlangenhabicht) und *Machaerhamphus* (Fledermausaar), ohne daß damit wirklich alle erfaßt sein dürften. Selbst molekulare Befunde ermöglichen nicht immer Aussagen zu bestehenden Schwestergruppenverhältnissen und wechselseitigen Separierungen.

Die „modernen Greifvögel“ oder **Accipitriden** leiten sich in ihrer Gesamtheit aus einer Art im basalen Umfeld der „Ursprünglichen“ ab. Ihre Monophylie belegt neben molekularen Merkmalen, wie ein drei Basen langes Indel im AK-5-Intron (KOCUM 2006), auch der ihrem Kopf das markante „Greifvogel-Profil“ vermittelnde Oberaugenknöchel (Os supraorbitale). Ohne ihn wirken ursprüngliche Greifvögel, so viele Wespenbussardartige, eher taubenköpfig. Die Modernen formen folgende drei auch leistungsmäßig klar separierte Gruppierungen, die ihrerseits mehrere Unterfamilien einschließen können:

a. Schlangennadler (Circetinae) und „moderne“ Altweltgeier (Aegyptiinae)



Unser Schlangennadler (*Circetus gallicus*) ist ein überwiegend im Freiland und meist in größerer Höhe fliegend agierender Vertreter der Unterfamilie Circetinae. Die auch dazu gehörenden Schlangennadler (Gattung *Spilornis*) des indomalayischen Raumes sind dagegen eher im gedeckten Gelände heimisch. Innerhalb dieser Reptilienjäger-Unterfamilie könnte sich der für die Entwicklung der modernen Accipitriden entscheidende Schritt von Wald- zu Freilandbewohnern vollzogen haben. FOTO: LUTZ LÜCKER

– Die **Schlangennadler** (Circetinae) umfassen die Gattungen *Spilornis* (vornehmlich waldbewohnende indomalayische „Schlangennadler“), *Circetus* („Freiland-Schlangennadler“ der Palaearktis bis zur Orientalis) und *Terathopius* (afrikanischer Gaukler). Von ersteren leitet sich offenbar auch, so LERNER & MINDELL (2005), der bisher systematisch kaum handhabbare Philippinenadler (*Pithecophaga jefferyi*) ab.



– Die „modernen“ **Altweltgeier** (Aegyptiinae) haben keine näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Gypaetinae. Sie umfassen neben dem kleinen Kappengeier (*Necrosyrtes monachus*) zwei ökofunktionell klar getrennte Gruppen großer Langhalsgeier: die *Gyps*-Geier mit acht Arten und die „Solitärgeier“ mit den vier Gattungen *Aegyptius*, *Torgos*, *Trigonoceps* und *Sarcogyps* in je einer Art (s. BAUMGART 2001).



Die dünn schnäbeligen Schmutz- und Kappengeier (*Neophron percnopterus* bzw. *Necrosyrtes monachus*) zeigen, obwohl nicht näher verwandt, als Abfallsammler in Habitus und Lebensweise viele Übereinstimmungen. Ursprüngliche Gypaetinae und moderne Aegyptiinae können folglich nahezu analoge Typen hervorbringen, obwohl im Detail dann beachtliche Unterschiede bestehen. Ersterer transportiert die Nahrung zur Jungenaufzucht im Schnabel, letzterer auch im Kropf.

FOTOS: VOLKER NEUMANN und WOLFGANG BAUMGART



Ihr großflächiger Flugapparat ermöglicht den *Gyps*-Geiern – hier sich sonnende Gänsegeier (*Gyps fulvus*) – die weiträumig übergreifende Suche nach Großtierkadavern. Die vergleichbar großen Solitärgeier – hier ein Mönchsgeier (*Aegyptius monachus*) im Fluge – haben dagegen eingeschränkte Aktionsräume, nutzen auch Kleintierkadaver, sind weniger perfekte Gleiter, doch wendiger. Anders als lange vermutet sind die langhalsigen modernen Altweltgeier (Aegyptiinae) weder mit den „Echten“ *Aquila*- noch mit den Seeadlern, sondern mit den Schlangennadlern näher verwandt. FOTOS: LUTZ LÜCKER

b. Neuwelt-Adler (Harpiinae), Echte Adler (Aquilinae), Singhabichte (Melieraxinae), Habichtartige im engeren Sinne (Accipitrinae) und Weihen (Circinae)

Diese fünf Unterfamilien stehen, obwohl sich die verwandtschaftlichen Beziehun-

Harpyie (Harpia harpyja) im Urwald von Monagas (Venezuela) mit einem gerade geschlagenen jungen Brüllaffen in den gewaltigen Fängen. Dieser mächtigste derzeit lebende Greifvogel aus der Unterfamilie der recht isoliert dastehenden Neuweltadler (Harpiinae) vermittelt auch Vorstellungen vom einstigen Haast-Adler, der allerdings noch deutlich größer war. FOTO: ARTURO KIRCONNELL vermittelt durch MIKKO PYHÄLÄ



Während Seeadler – hier der paläarktische Haliaeetus albicilla beim Fischfang – wie Milane und Bussarde jagdlich vielfach in der Vertikalen agieren und ein beachtliches Hubvermögen entwickeln können, sind Aquilinae-Adler, Habichte und Weihen vornehmlich Horizontaljäger. Der namengebende spitz auslaufende Stoß des australischen Keilschwanzadlers (Aquila audax) trägt zur Verlängerung der Körperachse bei und zentriert den Ansatz der Fänge am Körper, was den Beutetransport im Horizontalflug – Australien ist ein nahezu durchgängig flacher Kontinent – über große Distanzen, erleichtert.



FOTOS: WILLY SUETENS und DAVID HOLLANDS

gen untereinander recht diffizil gestalten, auf Grund einer in etwa konform erfolgten Abspaltung im Mittelbereich der die „Modernen“ verbindenden Grundlinie in einem übergreifenden Konsens, für dessen Erklärung sich auch noch funktionelle Aspekte (s. 2.3.3) anbieten.

- Die mächtigen **Neuwelt-Adler** (Harpiinae) bilden isoliert und ohne Verbindung zu anderen Adlern, mit den Gattungen *Harpia* und *Morphnus* eine eigenständige phyletische Gruppe. Trotzdem gleichen sie im Habitus weitgehend anderen, tropische Urwaldregionen bewohnenden Großadlern, wie dem afrikanischen Kronen- und dem Neuguineawürgadler (*Stephanoaetus coronatus* bzw. *Harpyopsis novaeguineae*).
- **Echte Adler** (Aquilinae) lassen sich trotz ihrer Größen- und Formenvielfalt auf molekularer Grundlage erstaunlich gut zusammenführen. In der Neuen Welt sind nur, offenbar eingewandert, die Gattungen *Aquila*, *Spizaetus*, *Oroaetus* und *Spizastur* vertreten. Durch funktionelle Differenzierung erreichte die Gattung *Aquila* eine beachtliche artliche Vielfalt. Ihr werden neuerdings nach molekularen Befunden auch die Habichtsadler, nicht aber die weiter unter der Gattungsbezeichnung *Hieraaetus* geführten „Zwergadler“ zugeordnet. *Spizaetus* kommt auch in der Alten Welt vor, wo *Lophaetus*, *Polemaetus* und *Stephanoaetus* weitere Gattungen innerhalb der Familie verkörpern.
- **Singhabichte** (Melieraxinae) formen mit zwei Arten und dem gattungsmäßig separierten Gabarhabicht (*Micronisus gabar*) eine eigenständige Unterfamilie der Modernen. Ihre Beziehungen zu *Kaupifalco* und *Accipiter* neben *Circus* bedürfen weiterer Klärung.

- **Habichtartige im engeren Sinne** (Accipitrinae) bilden eine rund 50 Arten umfassende Gattung, in der sich Funktional-Gruppen wie Kurzfangsperber, Sperber und Habichte nicht immer monophyletisch darstellen (WATTEL 1973, BAUMGART 2006a). So steht der den Kurzfangsperbern funktionell sehr ähnliche Cooper's Habicht (*Accipiter cooperi*) dem Habicht (*A. gentilis*) verwandtschaftlich näher als anderen Kurzfangsperbern. Die Wandlungsfähigkeit dieser Greifvogel-Unterfamilie, aus der auch die Weihen (Circinae) hervorgingen, erreicht einen hohen, der Gattung *Falco* vergleichbaren Grad. Das belegt auch der phänotypisch abweichende Eidechsenbusard (*Kaupifalco monogrammicus*).
- Die **Weihen** (Circinae) stehen als monophyletische Einheit innerhalb der Gattung *Accipiter* molekular in enger verwandtschaftlicher Beziehung zu den Habichten des „gentilis-Umfeldes“, was teilweise wegen scheinbar erheblicher Unterschiede in Ökologie und Leistungsprofil nicht sofort akzeptabel erscheint.



Die als ursprünglichste unter den Weihen geltende australische Fleckenweihe (Circus assimilis) ist noch ein regulärer Baumbrüter. FOTO: DAVID HOLLANDS



Ihre ausgesprochen geringe, bis auf $0,2\text{g/cm}^2$ reduzierte Flügelflächenbelastung befähigt Weihen – wie hier die Rohrweihe (*Circus aeruginosus*) im ausdauernden Gleiten mit V-förmig über den Körper gehaltenen Flügeln – zur Jagd in offenen, von Ansitzwarten freien Landschaftsformen. Neuweltliche Cathartes-Geier – wie dieser Truthahngerier – gleiten bei vergleichbar reduzierter Flächenbelastung in ähnlichem Flugstil ebenso schwerelos.

FOTOS: WOLFGANG BAUMGART



Unter unseren Weihen hat die Kornweihe (*Circus cyaneus*) – hier ein adultes Männchen – im Flugbild noch einen recht habichtähnlichen Zuschnitt. Das befähigt sie auch, aus einem gegenüber der spitz- und schmalflügeligen Wiesenweihe weniger effektiven Gleitflug schlagartig beschleunigend zu Überraschungsangriffen anzusetzen.

FOTO: WILLY SUETENS

c. Milane (Milvinae), Seeadler (Haliaeetinae) und Bussardartige Greifvögel (Buteoninae)

In dieser letzten, molekular gut abgesicherten Großgruppierung stehen die in einem Schwestergruppenverhältnis korrelierten Milane und Seeadler den Bussarden gegenüber:

- Die **Milane** (Milvinae) bilden mit den Gattungen *Milvus* („Gabelschwanzmilane“), deren interne artliche Aufspaltung noch weitergehender Klärung bedarf, und *Haliastur* („Rundschwanzmilane“) eine rein altweltlich-australische Unterfamilie. Die neuweltlichen Gattungen *Rostrhamus* (Schneckenmilane) und *Harpagus* (Doppelzahnweihe) leiten sich wie die australische Gattung *Lophoictinia* (Schopfmilan) stammesgeschichtlich anders ab.
- **Seeadler** (Haliaeetinae) teilen sich als gut abgesetzte monophyletische Gruppierung von acht Arten in zwei Untergruppen, die
 - „*albicilla*“-Seeadler der gemäßigten und nördlichen Breiten (mit *Haliaeetus albicilla*, *H. leucocephalus*, *H. leucoryphus* und *H. pelagicus*) und die
 - tropischen „*leucogaster*“-Seeadler (*H. leucogaster*, *H. sanfordi*, *H. vocifer* und *H. vociferoides*).

Die kleineren Arten der indomalayischen Gattung *Ichthyophaga* stehen nach LERNER

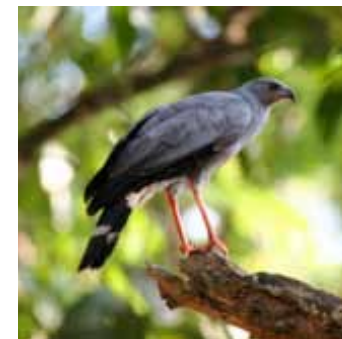


Schwarzmilane – hier der australische *Milvus migrans affinis* – gehören als kleinere Abfallverwerter zu den häufigsten altweltlichen Greifvögeln. Das Problem der Körperachsen-Verlängerung zum Transport schwerer Beuteobjekte lösen sie alternativ zu keilschwänzigen Arten mit ihren Gabelschwänzen, die sie beim Agieren in Bodennähe spreizen und damit verkürzen können. Regelmäßig fliegen sie mit nach unten abgewinkelten Flügeln. Während die großen, Kadaver verwertenden Geier in Indien nahezu ausgestorben sind, blieben die Milan-Bestände – die Aufnahme stammt vom 10. September 2009 aus Delhi – nahezu unbeeinträchtigt hoch.

FOTOS: DAVID HOLLANDS UND EGBERT BAUMGART

& MINDELL (2005) mit Weißschwanz- und Braunschwanzfischadler (*I. ichthyaetus* bzw. *I. humilis*) in einem Schwestergruppenverhältnis zu den beiden afrikanischen Seeadlern.

– **Bussardartige Greifvögel (Buteoninae)** entwickelten in Amerika Formen, die von unseren, durch paläarktische Bussarde der Gattung *Buteo* geprägten Vorstellungen deutlich abweichen. Ihre Monophylie ist



Die Vielfalt der neuweltlichen Bussard-Verwandten (Buteoninae) wäre phyletisch ohne molekulare Methoden kaum faßbar. Nur so konnte eine Reihe taxonomischer Problemarten mit unterschiedlichster funktioneller Positionierung wie Sperberweihe (*Geranospiza caerulescens*), Schwebeweih (*Ictinia plumbea*) und Schneckenmilan (*Rostrhamus sociabilis*) auf ihre Bussardverwandtschaft zurückgeführt werden, was sich letztlich auch in der Namensgebung niederschlagen sollte (z. B. Höhlenbussard, Schwebebussard oder Schneckenbussard). FOTOS: MIKKO PYHÄLÄ (a) UND TOM DAVIS (b & c)



Mit dem Fischbussard (*Busarellus nigricollis*) – die Abbildungen zeigen ihn beim Zustoßen und Abflug mit einem erbeuteten Fisch – entwickelten die Buteoninae sogar ein konfunktionelles Gegenstück zu den in der Neotropis fehlenden Seeadlern mit zugleich überraschender Aktions- und Proportionsanalogie.

FOTOS: TOM DAVIS

auch molekular oft nur schwer zu ermitteln (LERNER et al 2008). Das erinnert an die Verhältnisse bei den Perninae als formenreichste Gruppierung der „ursprünglichen“ Greifvögel. Während bei den Gattungen *Leucopterus*, *Heterospizias*, *Parabuteo*, *Busarellus* (mit dem Fischbussard *B. nigricollis*) und *Butastur*, der Typ erkennbar bleibt und auch die gewaltigen Streitadler (*Harpophyliaetus*) sowie die kurzschwänzigen „Sturmbussarde“ Südamerikas (*Geranoetus melanoleucus*) und Südafrikas (*Buteo rufifuscus* bzw. *B. auguralis*) nur graduell davon abweichen, ist es in anderen Fällen oft nahezu unmöglich, die Bussard-Verwandtschaft auszumachen.

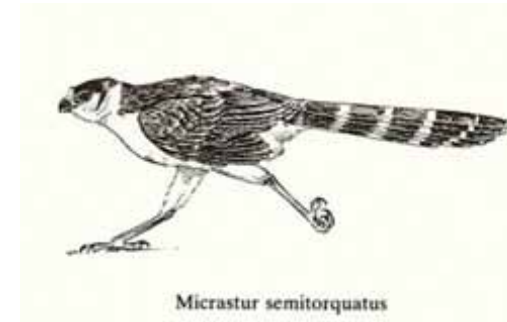
Zu diesen durchweg neuweltlichen „Abweichlern“ gehören die wie die Höhlenweihe ein umklappbares Fersengelenk aufweisende Sperberweihe (*Geranoospiza*) sowie der Schneckenmilan (*Rostrhamus*) mit seinem langen dünnen Bogenschnabel und die Schwebeweihe (*Ictinia mississippiensis* bzw. *I. plumbea*). Letztere erinnern sowohl an Aare als auch an kleine insektivore Falken und nehmen deren ökofunktionelle Position im tropischen und subtropischen Amerika ein. Als im Verband agierende Kompaniejäger entwickelten Wüstenbussarde (*Parabuteo unicinctus*) eine für Greifvögel einmalige Sonderbefähigung.

2.2.2.2 Falconiformes

Die Systematik der Falkenartigen (Ordnung Falconiformes) bereitet schon wegen der geringeren Artenzahl weniger Probleme. Doch das schließt überraschende, unvorhersehbare Wendungen, die erst auf funktioneller Grundlage eine Erklärung finden (s. 2.3.4), nicht aus.

Die Ordnung der Falkenartigen Greifvögel **Falconiformes** stellt sich schon wegen der kurzzeitigen Phylogenese der „modernen“ Falken der Gattung *Falco*, systematisch recht übersichtlich dar. Sie umfaßt in der Familie der **Falconidae** (Waldfalken, Karakaras und Falken) vier Unterfamilien: Lach- und Waldfalken (Herpetotheriinae), Karakaras (Polyborinae), Zwerg- und Eigentliche Falken (Polihieracinae bzw. Falconinae)

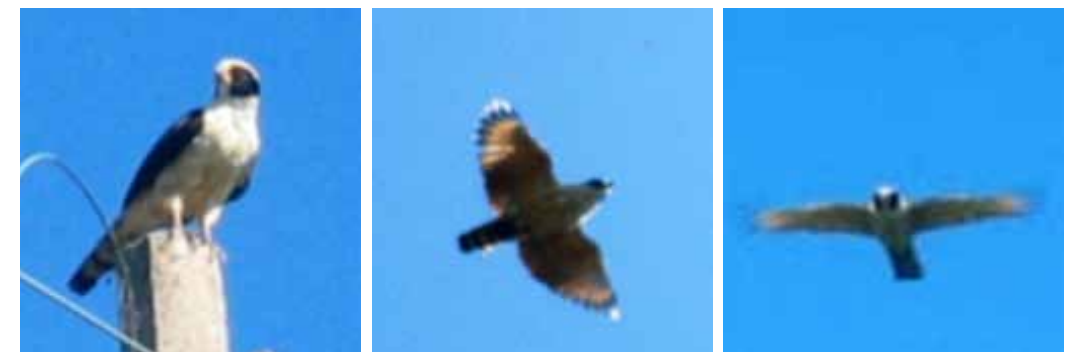
- **Lach- und Waldfalken (Herpetotheriinae)**, die sich früh von der Basislinie abgespalten haben, verteilen sich, nahezu ausschließlich neotropisch verbreitet, auf die Gattungen *Herpetotheres* mit einer und *Micrastur* mit sieben Arten. Als Urwaldbewohner sind sie von eher habichtähnlichem Habitus und ernährungsmäßig zu hohen Anteilen Reptilienjäger.
- Die **Karakaras (Polyborinae)** als gleichfalls nahezu ausschließlich neotropische Unterfamilie, stehen mit neun rezenten Arten in vier Gattungen zu den Eigentlichen



Die neotropischen Waldfalken – hier der Kappenwaldfalken (*Micrastur semitorquatus*) – jagen oft zu Fuß am Boden, sind aber auch zum forcierten Vertikalflog bis in den Baumkronenbereich befähigt. ZEICHNUNG: FRIEDHELM WEICK

chen Falken in einem Schwestergruppenverhältnis.

Funktionell recht unterschiedlich positioniert, stellen sie wie der Rotkehlkarakara (*Daptrius americanus*) Wespen im tropischen Urwald nach oder lesen, so Gelbkehl- und Gelbkopfkarakara (*Daptrius ater* bzw. *Milvago chimachima*), Zecken von Großtieren ab. Schopfkarakara (*Polyborus plancus*) und Chimango (*Milvago chimango*) bestechen durch Vielseitigkeit. Im südlichen Südamerika nehmen letztere unserem Kolkraben sowie *corvus*- und *corone*-Krähen vergleichbare Funktionalpositionen ein



Beim Vordringen der „Waldfalken“ ins Freiland könnten die als Reptilienjäger spezialisierten Lachfalken – hier der rezente Lachfalke (*Herpetotheres cachinnans*) sitzend und im Fluge – eine vergleichbare Rolle wie die Schlangenweihe (*Spilornis*) bei den Circaetinae gespielt haben. Die für beide bezeichnenden großen runden Köpfe stehen möglicherweise in Beziehung zur Sehfeldgestaltung bei der Jagd auf Reptilien (s. MEBS & SCHMIDT 2006). FOTOS: WOLFGANG BAUMGART

(s. 2.3.4). Die Aufnahme von Aas ist nur eine ihrer Ernährungsvarianten, rechtfertigt somit den Namen „Geierfalken“ kaum.

Bei Zwergfalken und (Echten) Falken als letzte Schwesterngruppen der Stammlinie wird die systematische Handhabung kompliziert, weil sich wenige Zwergfalken-Arten auf mehrere Gattungen verteilen, während die Gattung *Falco* allein eine hohe Artenvielfalt aufweist. Es empfiehlt sich daher wohl, beiden den Rang eigener Unterfamilien zuzubilligen.

- Die teilweise winzigen **Zwergfalken (Polihieracinae)** umfassen dann die Gattungen der Eigentlichen Zwergfalken *Microhierax* mit fünf Arten sowie die gleichfalls indomalayischen Langschwanz-Zwergfalken *Neohierax*, die südamerikanischen Tropfen-Zwergfalken *Spizapteryx* und die afrikanischen Halsband-Zwergfalken *Polihierax* mit je einer Art.
- Die **Eigentlichen Falken** der Unterfamilie Falconinae werden in einer einzigen Gattung *Falco*, den echten Falken, mit je nach Bearbeiter 37-38 Arten erfaßt. Es gab aber auch Versuche, sie auf bis zu zehn oder mehr Gattungen zu verteilen. Hier handelt es sich um einen Präzedenzfall der Systematik. Für zusätzliche Verwirrung sorgt oft, durch regionale Rahmenbedingungen noch

verkompliziert, die nicht immer eindeutige Trennung phyletischer und funktioneller Bezüge (s. BAUMGART 1997a, 2008, 2010). Es gibt eine Vielzahl, teilweise zum Subtilen neigende Systematisierungsansätze (s. WOLTERS 1975-82, CADE 1982 u.a.). Doch da alle *Falco*-Falken recht eng miteinander verwandt sind, gelten nach wie vor die von Ernst HARTERT (1912/21) vorgegebenen, auch auf außerpaläarktische Regionen anwendbaren Rahmenbedingungen. Danach sind Falken, entweder in einer oder in den folgenden sechs Gattungen zu erfassen: 1. Wander- und Berberfalken nebst Verwandten, 2. Jagdfalken (Hierofalken), 3. Baumfalken und Eleonorenfalken, 4. Merline, 5. Turm- und Rötelfalken sowie 6. Rotfußfalken.

In kluger Voraussicht tendierte HARTERT aber eher zur erstgenannten, auch heute noch zumeist praktizierten Positionierung. Denn neuere molekulare Befunde belegen, daß diese Gruppen oft polyphyletisch und, da funktionell untersetzt, somit systematisch wertlos sind. Sie vermitteln aber anschauliche Vorstellungen dazu, wie konvergente Entwicklungen zu Funktional- und Leistungsverbunden in Form von Realgattungen bzw. konfunktionellen Artverbunden führen (BAUMGART 2008, 2010). Im Englischen erfaßt man eine Reihe meist kleinerer, überwiegend im Luftraum jagender Falken als Hobbies. Dieser Begriff ist aber, wie der für „Kites“ bei den Accipitriden, recht unspezifisch und erfaßt Arten, die phyletisch oft nicht zusammengehören, zugleich aber eine hohe funktionelle Übereinstimmung aufweisen.

Eine zoogeographische Vertiefung dieser Thematik zeigt außerdem, wie sehr auch Falken trotz ausgezeichneten Flugvermögens und hoher Mobilität ihren Regionen verhaftet bleiben. Die einzige Ausnahme bildet der Wanderfalken, der in einer geschlossenen Verwandtschaftsgruppe weltweit präsent bleibt. Unter den Habichtartigen erreichen nur Fischadler und Gleitaare eine ähnlich überkontinentale Verbreitung. Oft nehmen in den einzelnen Faunenregionen sich hier eigenständig entwickelnde konfunktionelle Arten vergleichbare Ökofunk-

tionelle Positionen ein. Ohne klare Trennung phyletischer und funktioneller Bezüge wird Konfunktionalität (Funktionsanalogie) oft für Konspezifität (Artgleichheit) gehalten. So sind in der Systematik folgenschwere Trugschlüsse geradezu vorprogrammiert (BAUMGART 1997a, 1997b, 2008).

2.3 Funktionelle Aspekte der Greifvogel-Evolution

Moderne, genotozentrisch orientierte Evolutionsbetrachtungen entwickeln kaum Vorstellungen zu funktionellen Hintergründen der Evolution. Da man am Phänotyp ablaufende Prozesse ohnehin als genetisch gesteuert ansieht, spricht man diesem nicht nur eine autonome Existenz sondern oft auch, pauschaliert und unpräzise, eigenständige evolutive Potentiale ab (s. MAYR 2002). Im Gesamtrahmen billigt man dem Phänotyp und damit auch den realen Organismen nur eine nachvollziehende „Anpassungsrolle“ zu. Die evolutive „Führungsrolle“ des Erbgutes wird stillschweigend unterstellt (s. 3.1). Wie sich Umweltbedingungen in ihren wechselnden Anforderungen auf die Neuordnung von Funktional-, Leistungs- und Effektivitätsbezügen der Organismen niederschlagen, bleibt dabei nahezu unberücksichtigt. Doch gerade daraus erwachsen Grundlagen für ein neues, funktionelles Evolutionsverständnis.

2.3.1 Allgemeine Voraussetzungen

Als Urvogel in Jura und Kreide erstmals in Erscheinung traten, hatten die Meere ihre größte Ausdehnung. Ein breiter Tropengürtel mit ausgeglichen hohen Temperaturen begünstigte die Saurier. Neue Floraelemente wie die Blütenpflanzen entstanden. Zum Ende der Kreide kam es dann zur Trockenlegung der Kontinente. Weite Schelfmeere verschwanden. Auf den stetig größer werdenden Landmassen bildeten sich Klimazonen aus, die Temperaturen gingen zurück, jahreszeitliche Klimaschwankungen wurden immer ausgeprägter und weiträumig

ermangelte es an Niederschlägen (JAEGER 1983, 1986, MURAWSKI & MEYER 2004).

Damit ging die 160mya währende Ära der Reptilien einschließlich der Saurier mit ihrem poikilothermen Körpertemperatur-Regime vor rund 65mya zu Ende. Eines Kometeneinschlages bedurfte es dazu nicht. Zugleich verschwanden $\frac{3}{4}$ aller existierenden Arten, was für die damals noch eher auf Nebengleisen existierenden Vögel und Säuger den Ansatz für einen Neubeginn bot. Thermoisoliert und mit selbstregulierter Körpertemperatur homoiotherm, waren sie von Temperaturschwankungen im Umfeld weitgehend unabhängig. Sie nahmen bald in oft phänotypisch überraschend ähnlichen Ausformungen die Plätze ihrer Reptilien-Vorgänger ein.

Federn hatten für Vögel anfangs offenbar vor allem eine Wärmeschutz-Funktion. Inzwischen ist aber auch eine Reihe befiederter Reptilien bekannt geworden (GLAUBRECHT 2000, 2001). Da flächig stabilisierbar förderten sie dann in Doppelfunktion die Entwicklung des Flugvermögens. Doch erst an der Schwelle vom Eozän zum Oligozän vermochten sie ihre Potenzen zu entfalten und durchliefen eine explosionsartige Evolution.

2.3.2 Die Entstehung ursprünglicher Habichtartiger Greifvögel

In dieser Periode entstanden unter noch weiträumig tropischen Klimaverhältnissen vor allem waldbewohnende ursprüngliche Habichtartige (s. 2.2.2.1). Ausgestattet mit Greifflügeln und Hakenschnäbeln vermochten sie andere Tiere zu jagen und zu fressen. Ihr Flugvermögen taugte jedoch oft nur zur entwickelten Fortbewegung, weniger zum

Jagen. Wohl monophyletischen Ursprungs, durchliefen sie vielfältige Differenzierungen, deren funktionelle Bewertung nicht nur auf Grund von Fossilien, sondern auch durch den Vergleich mit bis heute überlebenden rezenten Formen möglich ist. Dazu nutzte ich vor allem die Gleitaare (Elaninae) und drei der ursprünglichen endemischen Greifvögel Australiens (Lophoictinae) (s. 2.2.2.1).

Alle diese Greifvögel sind, wie das bei den Gleitaaren schon im Namen zum Ausdruck kommt, im aktiven Flug wenig ausdauernd und nur eingeschränkt zur attackierenden Jagd befähigt. Der inneraustralische Schwarzbrustbussard (*Hamirostra melanosternon*) besticht als opportunistischer Beutegreifer durch sein Gleitflugvermögen. Der im Gegensatz zu unseren Milanen recht kurzschwänzige Schopfmilan (*Lophoictinia isura*) jagt in der Wipfelzone urwüchsiger Wälder Blattinsekten und andere



Der Schopfmilan (*Lophoictinia isura*) ist für die „Alten australasiatischen endemischen Kites“ (*Lophoictinae*) namengebend. Er gehört, obwohl einem Rotmilan ähnlich, nicht zu den modernen *Milvus*-Milanen. Das belegt schon der äußerst kurze, vielfach selbst in Standardwerken nicht korrekt dimensioniert dargestellte Gabelschwanz, der bei diesem Baumwipfeljäger einen anderen Funktionsbezug hat. Hier liegt ein Fall von Pseudo-Konvergenz vor. FOTO: LINDSAY COOPER



Der Schwarzbrustbussard (*Hamirostra melanosternon*), ein anderer Vertreter der endemischen australischen Lophoictinae, bewohnt als herausragender Gleiter das aride Inneraustralien. Die auffällig hellen „Flügel Fenster“ könnten, wie bei anderen Arten mit großflächigen Flügeln und zur Gewichtslimitierung nur schwach entwickelter Flugmuskulatur, so auch den Milanen, das Aufwärtsführen der Flügel an diesem Belastungsschwerpunkt erleichtern. Bieten doch gering pigmentierte Federn wenig Luftwiderstand. In Doppelfunktion ist auch ein Signaleffekt möglich. FOTO: NICHOLAS BIRKS

Kleintiere, lebt zeitweilig als Nesträuber. Und in lichten Wäldern Nordost-Australiens betreibt der im Gefieder einem „Rothabicht“ ähnliche Australhabicht (*Erythrotriorchis radiatus*) meist, und darauf läßt auch die lange Mittelzehe (MARCHANT & HIGGINS 1993) schließen, die Ansitzjagd auf Vögel. Doch mit seinen langen und recht breiten Flügeln erinnert der Flug an den von Weihen und Milanen, jedoch nicht an den von modernen *Accipiter*-Habichten. Wie er schnell und gewandt fliegende Lories (Loriidae – Psittaciformes – Papageien) oder Jägerlieste (*Dacelo novaeguineae*) überhaupt zu erbeuten vermag, bleibt oft rätselhaft (HOLLANDS 2003).

Auch andere Vertreter der „Ursprünglichen“ wie Höhlenweihe (Polyboridinae), ursprüngliche Altweltgeier (Gypaetinae) und Wespenbussardartige (Perninae) mit ihrer Vielzahl an



Der mit langzehigen Fängen ausgestattete Australhabicht (*Erythrotriorchis radiatus*) erinnert an immature Vögel unserer Habichte („Rothabichte“). Seine die Schwanzspitze erreichenden Flügel offenbaren jedoch, daß er völlig anders proportioniert ist. Er fliegt eher wie eine Weihe oder ein Milan und demonstriert so zugleich die Möglichkeiten und Grenzen der „ursprünglichen“ Accipitriden als Vogeljäger.

FOTO: DAVID HOLLANDS

Gattungen (s. 2.2.2.1) zeigen meist ähnliche Defizite. Nur wenige von ihnen, wie etwa die Gleitaare, faßten im Freiland Fuß oder agierten wie die ursprünglichen Geier weiträumig übergreifend bis in die gemäßigten Breiten. In diese rückt heute auch unser Wespenbussard saisonal vor, der als Fernzieher im Gleitflug Beachtliches vollbringt. Doch nur wenige von ihnen, wie etwa der allerdings nachtaktive, im Habitus einem Großfalken recht ähnliche Fledermausaar (*Macheirhamphus alcinus*), entsprechen im Jagdstil unseren Greifvogel-Vorstellungen, auch wenn ihre phänotypische Ausformung teilweise schon der von Modernen Greifen gleicht. Als diese vor 20mya dazukamen, verringerte sich die Präsenz jener.

Als wichtigstes Defizit der Ursprünglichen zeichnet sich physiologisch ein Mangel an Flug-Kraft (fligh power) ab. Nicht zum ausdauernden, hochgradig eigenbeschleunigenden und schnellen Jagdflug befähigt, agieren sie vornehmlich als Sammler und auch Jäger wenig fluchtbefähigter Beutetiere. Mit Auftreten der ihnen in der Jagdflugbefähigung überlegenen modernen Accipitriden konnten sie sich nur noch in funktionellen und geographischen Rand- und Refugien-Positionen vornehmlich in der neotropischen, orientalischen und australischen Region halten. Der 5. Kontinent liefert damit als Rückzugsgebiet nicht nur für Beutetiere, sondern auch die Ursprünglichen Greifvögel wichtige Fallbeispiele.

Wie ursprüngliche Arten durch moderne verdrängt werden, erörtert GRZIMEK (1979) am Beispiel von Beutelwolf und Dingo. In direkter Auseinandersetzung konnte sich ersterer gegenüber den Dingos durchaus behaupten. Doch als effektivere Jäger sorgten diese, erst einmal für eine abnehmende Beutedichte, ehe sich das Jäger-Beute-Verhältnis später auf veränderter Ebene neu einpendelte. Das wurde dem Beutelwolf offenbar zum Verhängnis und führte auf dem australischen Festland mit dem Auftreten des Dingos zu seinem Aussterben.

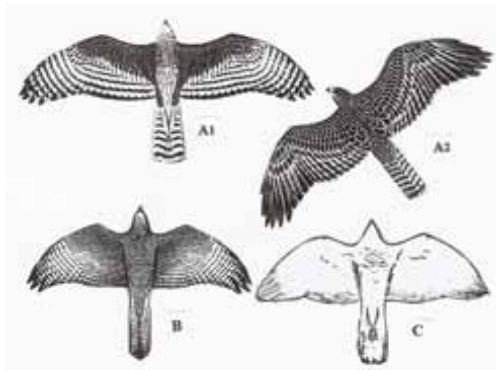
Analog könnten Ursprüngliche Accipitriden von Modernen verdrängt worden sein. Ur-

sprüngliche „Habichte“ können jagdlich mit modernen, vor allem sprintstarken *Accipiter*-Habichten nicht mithalten und überlebten nur dort, wo es für diese zu unattraktiv und abgelegenen ist. Anderen, wie dem Fledermausaar, kommt ihre nächtliche Lebensweise zugute. Auch die Sonderbefähigungen der Höhlenweihe, Beutetiere aus Spalten und Ritzen zu ziehen oder das Knochenverdauungs-Vermögen des Bartgeiers erweisen sich als überlebensstrategisch wichtig, da hier kaum Konkurrenz droht. Letztlich sind auch „intellektuelle Befähigungen“, wie der Werkzeuggebrauch von Schmutzgeier und Schwarzbrustbussard sicher bedeutsam.

2.3.3 Warum kamen die modernen Habichtartigen dazu?

Die Rahmenbedingungen für die Entwicklung der „Modernen Accipitriden“ erwachsen auf einem anderen „Spielfeld“ der Evolution. Bereits im Kot von Sauriern nachweisbar, existierten Süßgräser, über Jahrmillionen eher im Untergrund. Doch mit dem Klimawandel kamen sie besser als andere Pflanzen zurecht. Im Oligozän begannen sie die offenen Landschaften zu erobern, um im Miozän auf ausgedehnten Grasländereien und Steppen zu dominieren. Graswelten nehmen heute ¼ der Landfläche der Erde ein, ernähren mit ihrer Grünmasse und den Sämereien, zu denen auch unser Getreide zählt, mehr Wildtiere als andere Pflanzen. Kälteresistent, mit geringem Wasserbedarf und von den Wurzeln her nachwachsend peripher abweidbar, verwandelten sie offene Landschaften in lukrative Lebensräume.

Diese globale Umschichtung in der Ressourcenverteilung bot gewaltige Evolutionsinitiale. Zu ihren Nutznießern gehörten vor allem körnerfressende Sperlingsvögel und Nagetiere, durch die sich zugleich das Beuteangebot für Greifvögel und Eulen in einem bisher nicht gekannten Umfang steigerte. Gräser ernährten auch herdenbildende Huftiere, die wiederum den Unterhalt für Großraubtiere und Aasverwerter, wie



Flugbilder der drei australischen Habichte. Der Flugapparat des ursprünglichen Austral- oder Rothabichts (*Erythrotriorchis radiatus*) ist bei geringer „Motorisierung“ großflächig angelegt (A1, A2). Bänder- und Neuhollandhabicht (*Accipiter fasciatus* bzw. *A. novaehollandiae*) sind dagegen spurtstarke moderne Accipitriden mit knapperem Zuschnitt. Ersterer (B) ist deutlich spitz- und schmalflügeliger und geht als Vogeljäger auch ins offene Gelände. Letzterer (C) hat breitere gerundete Flügel und setzt bei der Jagd im Urwald auf Wendigkeit. Seine kräftigen Fänge weisen ihn als Bodenjäger, vornehmlich auf Kleinsäuger und auch Reptilien, weniger Vögel, aus.

VORLAGEN nach MARCHANT & HIGGINS (1993)

die modernen Geier, absicherten (MUNDY et al. 1992). Sie alle unterlagen nun einem gewaltigen Evolutionsschub (GROSSMAN et al. 1964, BBC 2006). Ihren entwicklungsgeschichtlichen Höhepunkt erreichten die Vögel mit 10.000 Arten im Pleistozän. Seitdem stagniert ihre Zahl oder ist gar rückläufig (EIKAMP 1990a).

Die Erschließung des jetzt im Freiland erwachsenden reichen Nahrungsangebotes, verlangte einen veränderten Leistungsrahmen. Ein ausdauernder eigenbeschleunigender Jagdflug mit mehr Flug-Kraft als Antrieb für einen knapper zugeschnittenen Flugapparat war gefordert. Die Ursprünglichen konnten das in ihrer gesamten Bandbreite aber nicht bieten. Es war ein singulärer Ansatz, eine einzelne Art, die dafür vor allem physiologisch die Voraussetzungen

bot und in der alle modernen Accipitriden in ihrer heutigen Formenvielfalt eine gemeinsame Wurzel habe. Die modernen Falken der Gattung *Falco* entwickelten sich später offenbar nach einem vergleichbaren Schema (s. 2.3.4).

Die Jagdflugbefähigungen vieler moderner Accipitriden basieren auf einer stärker beschleunigten Geschwindigkeitsentfaltung, relativ hoher Ausdauer und beachtlicher Wendigkeit. Erst eine solche Leistungsprofilierung wird den Anforderungen zur erfolgreichen Jagd über weite Entfernungen im Freiland gerecht. Daß im Rahmen dieser Entwicklung perfektionierte Greifvögel auch wieder in gedeckte Lebensräume zurückkehrten, wo solche Flugleistung gar nicht immer gefragt war, und auch hier den Ursprünglichen bald nur noch Refugien und Randbereiche ließen, gehört unlösbar zur Dialektik solcher Prozesse.

Die Schlangenadler-Vorfahren könnten dabei eine Schlüsselrolle gespielt haben. Anfangs wohl wie die heutigen Schlangenweihe (*Spilornis*) als Reptilien-Jäger in waldigen Bereichen agierend, folgten sie mit kräftigen Fängen und einem Vertikalsehvermögen ausgestattet ihren Referenzbeutetieren auch ins Freiland und entwickelten sich hier zu raumübergreifend agierenden Fliegern wie die rezenten Freilandschlangenadler (*Circaetus*). Mit dem auch aasfressenden Gaukler (*Terathopius ecaudatus*) stellen sie den wohl perfektsten Gleiter unter den Accipitriden überhaupt, was eine Verbindung zu den Greifvogelgeiern nahelegt. Bei den Falken scheint ein analoger neuweltlicher Ablauf denkbar. Hier fällt das Ressort der Reptilienjäger dem Lachfalken *Herpetotheres cachinnans* zu, der, anders als die durch ihn namengebend mit vertretenen Waldfalken (Herpetherinae), ebenso ins Freiland vordringt.

In der Folge zeichnen sich zugleich für das gestiegene Flugleistungsvermögen der Modernen Accipitriden weiterführende Differenzierungen und Profilierungen in drei Richtungen ab:

- Ausdauernde, weite Räume beherrschende Gleiter (moderne Altweltgeier und Freiland-Schlangenadler),



Paar des australischen Neuholland- oder Grauhabichts (*Accipiter novaehollandiae*) am Horst. Ihre für moderne Accipiter-Habichte bezeichnenden „Hochbeschleunigungsflügel“ reichen angelegt nur bis zur Schwanzmitte. Als wendige „Waldjäger“ weisen sie einen ausgeprägten großemäßigen Geschlechtsdimorphismus auf; das graumorphige Männchen (vorn) ist gut ein Drittel kleiner als das weißmorphige Weibchen.

FOTO: David HOLLANDS

- rasante Horizontaljäger am Boden oder im bodennahen Raum des gedeckten und offenen Geländes (Neuwelt- und Echte Adler, Habichte und Weihen) oder
- in der Vertikalen erfolgreich agierende Jäger, mit teilweise beachtlichem Hubvermögen, was ihnen auch die Jagd bzw. den Nahrungserwerb über Wasserflächen ermöglicht (Milane, Seeadler und Bussarde).

Die diese Differenzierungen stützenden anatomischen Ausformungen wurden bisher nicht hinterfragt, sind noch nahezu unbekannt. Doch schon jetzt läßt sich vermuten, daß hier tiefgreifende, die Gruppenzugehörigkeit (s. 2.2.2.1) fixierende funktionalmorphologische Unterschiede vorliegen. *Aquila*-Adler und Seeadler oder Habichte und Bussarde erscheinen lokomotorisch in einer Weise alternativ optimiert, die Übergänge schwer macht, während andererseits verständlich wird, warum Weihen sich von Habichten ableiten. Übergangsansätze gibt es trotzdem. CLARK & DAVIES (2000) plädieren

allein deshalb für eine artliche Trennung von Bergbussard (*Buteo oreophilus*) und „Forstbussard“ (*B. trizonatus*), weil ersterer kein Ansitzjäger ist, sondern regulär in für Bussarde untypischer Manier wie ein Zwergadler aus dem Fluge jagt, und in Mexiko sah ich, wie Zweibindenbussarde (*Buteo nitidus*) aus einem kornweihenähnlichen Pirschflug heraus attackierten.

Denn Habichte zeigen im Balzflug und wie die Kurzfangsperber bei der Jagd im Freiland schon Flugelemente der Weihen. Als ausdauernde Gleitflieger reduzieren letztere auch Körpergewicht sowie Flächenbelastung und brauchen keine Ansitzwarten. Die als ursprünglich geltende australische Fleckenweihe (*Circus assimilis*) ist sogar noch Baumbrüter. Die Umkehrbarkeit

dieser Prozesse zeigt eine nach Hawaii gelangte Weihe (*Circus spec.*), die hier ins Waldland vordrang und die im Körperbau wieder habichtähnlich wurde (SLIKAS 2003).

Der entwicklungsgeschichtlichen Hochkonjunktur der Vögel im Pleistozän vermochten aber auch die modernen Accipitriden nicht über die aufgezeigten Aktionsbereiche hinaus zu folgen. Die Jagd auf Vögel im freien Luftraum erfordert aktive, geradezu unermüdlige Dauerflieger. Hier stoßen Habichtsartige offenbar an physiologische Grenzen. Denn sie sind als „Intervall-Flieger“ nur kurzfristig hoch belastbar und beschleunigend. Nach zeitlich recht begrenzten Aktionen müssen sie bald wieder pausieren, indem sie gleiten, kreisen oder ruhen. *Accipiter*-Habichte, als stark eigenbeschleunigende, breitflügelige Horizontal- und Überraschungsjäger halten eine aktive Verfolgung mit in der Regel unter 100 km/h liegender Höchstgeschwindigkeit nur etwa 500 m lang durch. Ein Neuanatz war gefordert.

2.3.4 Der von den Falken abgedeckte neue Artbedarf

Auch die Vorfahren der modernen Falken begannen als „Waldvögel“ und molekularphylogenetisch belegbar nehmen die heutigen Lach- und Waldfalken (Herpetherinae) eine Basisposition im Stammbaum der Falconiformes ein. In der Neotropis jagten deren Vorfahren – und darauf geht wohl auch das ausgezeichnete Nachtsehvermögen moderner Falken zurück – schon vor Zeiten in dämmerigen Urwäldern vielfach auch zu Fuß am Boden. 20mya alte Fossilienbelege des den Karakaras ähnlichen *Falcoramonta* sprechen – analog zu den modernen Accipitriden – für das Vordringen dieser frühen Falken ins Freiland.

Es verwundert, daß beim späteren Neuansatz zur Entwicklung von Luftraumjägern einer heute noch süd- und mittelamerikanischen Karakaras eigenen Lebensweise die evolutive Schlüsselrolle zukam. Terrestrisch gebunden und zu hohen Anteilen Aasverwerter, erscheinen diese Polyborinae als Vorfahren luftraumbherrschender Falken wenig geeignet. Doch eine „Erkundungsreise“ nach Südamerika brachte mir 2005 dafür überraschende Erkenntnisse.

Vor Ort, im sturmgepeitschten Patagonien zeigten vor allem die Schopfkarakaras (*Polyborus plancus*) erstaunliche, bisher kaum benannte Aktivitätsmuster und Leistungsprofile, boten so den gesuchten Lösungsansatz (BAUMGART 2007). Sie waren bei jedem Wetter unterwegs, kämpften im Fluge gegen den Sturm an, und agierten letztlich sogar in geduckter Haltung am Boden zu Fuß. Sie nahmen im südlichen Südamerika die Ökofunktionelle Position unseres Kolkrahen ein und als „Krähen“ fungierten die kleineren Chimangos (*Milvago chimango*). Der Nahrungserwerb erfolgte auf dreierlei Weise:

1. Indem sie zu Fuß, Krähenvögeln gleich, den Boden nach Kleintieren absuchten,
2. sich, und das betraf vor allem jugendliche, noch nicht reviergebundene Vögel, an Kadavern einstellten und hier zusammen mit Kondoren kröpften, während

3. Altvögel paarweise aktiv die Gemeinschaftsjagd betrieben.

Sieht man Karakaras bei ihren Plänkeleien im Fluge zu, offenbaren sich schnell ihre diesbezüglichen Entwicklungspotentiale. Beim Übergang zu den Falken konnte ihr neu zu profilierendes Jagdflugvermögen an vorhandenem ansetzen. Das zur Luftraumjagd nötige aktive Dauerflugvermögen hatten sie schon auf andere Weise bei der Auseinandersetzung mit den Stürmen im südlichen Südamerika oder in anderen „Sturm-Regionen“ erworben.

Bei der wohl vor allem während der Jungenaufzucht praktizierten Gemeinschaftsjagd der Schopfkarakaras bestach ihre partnerschaftliche Kooperation. Die Vögel zeigten ein hohes Maß an Fluggewandtheit und Ausdauer, gaben nicht auf, ehe sie nicht mit einigen Tricks letztlich etwa einen Jungkiebitz trotz energischer Verteidigung durch die Eltern erbeutet hatten. Da ihre „Lauffüße“ einen Tötungsgriff nicht zuließen, wurde die Beute durch Biß getötet. Dabei ist der Falkenzahn, die Einkerbung am Oberschnabel, von Nutzen. Das erklärt stammesgeschichtlich wohl auch, warum die modernen Falken „Bißtöter“ geblieben sind.

Das Leistungsprofil der Falken mit ihren langen, schmalen und spitz auslaufenden Hochgeschwindigkeitsflügeln unterscheidet sich im Grundbezug klar von dem der Habichtartigen. Mit der ihnen eigenen Flugausdauer halten einige von ihnen eigenbeschleunigte aktive horizontale Verfolgungsflüge über 15-20 Minuten durch und erreichen dabei 150 km/h und mehr. Die morphologisch gestützte Systematik sah noch bis vor kurzem in den Rüttelfalken die ursprünglichsten Falken, bis sich molekularphylogenetisch zeigte, daß Hierofalken-ähnliche Formen, als deren ursprünglichster Vertreter heute afrikanische Lanner (*Falco biarmicus*) gelten, den Anfang gemacht haben (SEIBOLD et al. 1993, SEIBOLD 1994, HELBIG et al. 1994, NITTINGER et al. 2005). Sie könnten sich von den Karakaras ähnlichen Vorfahren durch Umprofilierung im Jagdflugvermögen abgeleitet haben. Ihre Aktivflugbefähigung setzt aber wohl zugleich ihrer



Karakaras erweisen sich als Multitalente. Sie agieren wie Krähenvögel oft zu Fuß, was sie zugleich als „Bißtöter“ qualifizierte. Ihr kräftiger Schnabel zeigt bereits ansatzweise den Falkenzahn. Als frühe Verwandte der Falken aber auch zum aktiven und ausdauernden Horizontalflug befähigt, können sie aus diesem heraus jagdlich attackieren. Das veranschaulichen obige Abbildungen, die den Schopfkarakara (*Caracara plancus*) zu Fuß am Boden und den ihm eng verwandten Karibikkarakara (*Caracara cheriway*) im Aktivflug zeigen.

FOTOS: TOM DAVIS und MIKKO PYHÄLÄ



Flugbilder liefern eindeutige Hinweise zum Leistungsprofil von Greifvögeln. Die kurzen, breiten und abgerundet auslaufenden „Hochbeschleunigungsflügel“ moderner, als Überraschungsjäger im bodennahen Raum agierender Accipiter-Habichte stehen im klaren Kontrast zu den langen, schmalen und spitz auslaufenden „Hochgeschwindigkeitsflügeln“ im Luftraum jagender Falken. Die Abbildungen veranschaulichen das am Beispiel des amerikanischen Eckschwanzsperbers (*Accipiter striatus*) und des Australischen Baumfalken (*Falco longipennis*). Beide vertreten in ihren Regionen konfunktional unseren Sperber (*A. nisus*) bzw. Baumfalken (*F. subbuteo*).

FOTOS: MIKKO PYHÄLÄ und DAVID HOLLANDS



Lannerfalke (*Falco biarmicus*) aus dem Mittelmeerraum. Die Art gilt heute nach molekularen Daten als ursprünglichster Hierofalke mit afrikanischem Ursprung. FOTO: WILLY SUETENS

Größenentwicklung Grenzen (s. 3.3). Zwergfalken (Polihieraxinae) als Schwestergruppe der Falconinae kenne ich nicht aus eigener Anschauung, vermag folglich auch keine entsprechenden Vorstellungen zu entwickeln.

Ihr Grundleistungspotential als Dauerflieger ermöglichte den Falken der Gattung *Falco* eine weitergehende Differenzierung in folgende drei Leistungstypen:

- Verfolgungsjäger im bodennahen Raum des offenen Geländes (sehr ausdauernd und schnell mit hoher horizontaler Eigenbeschleunigung und Wendigkeit) als Ausgangsform,
- Verfolgungsjäger im freien Luftraum (sehr ausdauernd, in vertikaler Ausrichtung extrem schnell, dafür aber weniger eigenbeschleunigend und wendig) sowie



Der Rötelfalke (*Falco naumanni*) ist als Bodenjäger; „kleiner langschwänziger Rüttelfalke“ und obligater Zugvogel mit dem Turmfalken zeitdifferenzial korreliert. Auch er streckt seine Körperachse zusätzlich durch Verlängerung der mittleren Schwanzfedern, was horizontale Beutetransporte begünstigt.

FOTO: WILLY SUETENS

- Bodenjäger ohne besondere Jagdflugeigenschaften, jedoch durch Funktionaltransfer zum ausdauernden Rütteln befähigt. In Notzeiten kann der bodennahe Raum zusätzlich in Hierofalken- und Merlin-Manier jagdlich genutzt werden.

Luftraumjäger wie Wanderfalken sammeln hochkreisend potentielle Energie an, die sich dann im Steilstoß durch die Fallbeschleunigung in kinetischer Energie entlädt und so die Falken um 400 km/h erreichen läßt. Welche Vorteile den Rüttelfalken, einschließlich des größeren australischen Braunfalken und amerikanischen Aplomadofalken, unter Auf-



Der geradezu athletische Wanderfalke (*Falco peregrinus*), dessen Brustmuskulatur rund 20% der Körpermasse ausmacht, ist mit seiner Antriebsleistung im Aktivflug auch unter Greifvögeln eine Ausnahmeerscheinung. Das wirft zugleich die Frage nach den dafür erforderlichen physiologischen Voraussetzungen auf. In seinem Ressort als Verfolgungsjäger im freien Luftraum nimmt er die Spitzenposition ein, die ihn aber zugleich an diesen bindet. FOTOS: DAVID HOLLAND

gabe dieser Trends die Rückkehr zur Jagd am Boden bringt, wo zeitweilig Überfluß und dann wieder hochgradiger Nahrungsmangel herrschen, wurde bereits erörtert (BAUMGART 1998b, 2010).

Neben diesen drei Grundformen entwickelten die Falken noch weitere Leistungsprofile. Rotfußfalken, vom Habitus her eher Insekten-Flugjäger agieren zur Brutzeit als Rüttelfalken und Bodenjäger. Inselformen (s.3.3) wie der Maorifalke und die Insel-Turmfalken von Mauritius und den Seychellen unterlagen einer Universalisierung und zeigen habichtähnliche Züge. Das bietet auch einen Ansatz zur Diskussion der nicht leicht zu beantwortenden Frage, worin Höherentwicklung besteht. Falken könnte sie allein deshalb gegenüber Habichtartigen zuerkannt werden, weil sie als ausdauernde Hochleistungsfieger auch deren Leistungsprofile zu entwickeln vermögen, was im umgekehrten Falle nicht möglich ist. Dabei rangieren physiologische Kriterien wohl vor morphologischen und Verhaltensmerkmalen.

3 Einige Prinzipien und Sonderfälle der Greifvogelevolution

Funktionelle Betrachtungen an Greifvögeln mit ihren hochgradig lokomotorisch untersetzten und einfach erfaßbaren Leistungsprofilen liefern evolutionstheoretisch und artkonzeptionell eine Fülle anschaulicher Bezüge. Dadurch sind Arten als optimierte und stabilisierte Leistungs- und Effektivitätseinheiten qualitativ definierbar (s. 4). Die Realität von Typen und die der zwischen ihnen bestehenden „Ineffektivitäts- und Instabilitätslücken“ (BAUMGART 1997b, 1998a, 2000) wird verständlich. Ursachen, Initiale und Abläufe von Evolutionsprozessen stellen sich dann zugleich gut nachvollziehbar dar und die Thematik erfährt unter dem Aspekt des dualen Charakters artlicher Realität wichtige Ergänzungen.

Dabei ist der funktionelle Erklärungsansatz keineswegs neu. Bereits die „Stresemannsche Revolution“ in der Ornithologie des frühen 20. Jahrhunderts postulierte, daß jede Form durch die Funktion beeinflusst wird und das Studium

der Form daher mit dem der Leistung einhergehen muß (HAFFER 2001). Diesen und andere vielversprechende Ansätze gab man jedoch mit zunehmender Dominanz des genotoxischen Evolutionsdenkens Mitte des 20. Jh. nahezu völlig auf. Dabei läßt sich vieles funktionell besser erklären. Möglichkeiten und Grenzen der Evolution zeichnen sich so ab, ja selbst Vorhersagen können getroffen werden. Zufälligkeit ist genotypisch. Der Phänotyp unterliegt in seiner Entwicklung klaren Gesetzen.

3.1 Die Funktional-Evolution der Greifvögel – primär ein gerichteter Prozeß zur Ressourcen-Erschließung

In heutigen Evolutionsbetrachtungen mißt man dem Zufall eine entscheidende Rolle bei. Die Selektion erfaßt danach aus einer Vielzahl zufällig entstandener Varianten die „Fittesten“, die mit höherem Fortpflanzungserfolg dann in den Populationen vorherrschen. Durch phyletische Evolution formen sich neue Arten über lange, kaum absehbare Zeiträume. Auf dieser Grundlage sind oft wesentlich schneller zustande kommende, offensichtlich geradezu zielgerichtete Artbildungen nicht zu erklären. Schon Darwin war klar, so GOULD (1998), daß seine Vorstellungen nur die Anpassung von Organismen an veränderte Umweltbedingungen erfassen und grundlegende emergente Änderungen und Innovationen nicht erklären können.

Funktionelle Betrachtungen offenbaren dagegen, daß Evolutionsinitiale stets umweltseitig von Nischen in ihrer Eigenschaft als Ressourcenräumen ausgehen, die qualitativ eigenständige Erschließungsformen erfordern. Während der divergierenden Evolution erfolgt die Artbildung dagegen „bedarfsgerecht“ durch alternative Leistungsoptimierung (BAUMGART 1998a). Dabei kommt der Polyfunktionalität von Strukturen und sonstiger Veranlagungen grundlegende Bedeutung zu (DOHRN 1875, PAWELZIG 1985). Vordem Angelegtes, doch kaum Genutztes wird gegen-

über bisher Vorherrschendem dominant. Das beginnt bei den Federn, die als Wärmeschutz entwickelt stabilisierbar zu tragfähigen, dann aber nicht mehr so gut wärmeisolierenden Strukturen wurden. Weihen emanzipieren sich von Habichten durch Betonung des Gleitflugvermögens unter Aufgabe ihres rasant beschleunigend attackierenden Jagdstils. Zur Bodenjagd übergehende Falken nutzten ihre Flugbefähigung zum ausdauernden Rütteln, verloren dann aber im Horizontalflug an Tempo. Das kann nicht fließend erfolgen sondern geht wie jeder Qualitätswechsel stets gerichtet und vor allem sprunghaft vonstatten und ist in Anlage und Ergebnis – wie bei anderen innovativen Prozessen – kaum vorhersehbar.

Eher graduell verläuft dagegen die phyletische Evolution, der beispielsweise eher zufällig in Isolierung geratene Individuen einer Art auf Inseln durch „Lokaloptimierung“ unterliegen, ohne daß sie sich mit der Stammart weiter auseinandersetzen müssen. Auch bei Arealausweitungen kann die erforderliche leistungsmäßige Neuprofilierung ohne alternative Leistungsoptimierung rein graduell durch quantitative Abwandlung erfolgen. Dann entstehen keine neuen Arten sondern nur Unterarten, ihrem Wesen nach „Spezies-Isotope“. Denn Art- und Unterartbildung sind, so SENGLAUB (1978), grundsätzlich verschiedene Prozesse und der Artbildung muß nicht zwangsläufig eine Unterartbildung vorausgehen.

Ressourcenbereiche, für Greifvögel als Jagdräume von Nischencharakter erfaßbar, gleichen verteilt angeordneten Schubfächern, die auf unterschiedliche Weise zu öffnen sind. Teils weltweit, teils nur lokal in winzigen Gebieten vorhanden, wurden sie in den jeweiligen Regionen je nach Faunensituation von unterschiedlichen Ausgangspositionen her angegangen, was zu Parallelentwicklungen (s. 3.4) führte. Entsprechende Arten werden oft als ökologische Gegenstücke bezeichnet, was den Sachverhalt lediglich umweltseitig und damit nur unzureichend umreißt. Denn hier entstehen in gerichteten, effektivitätsorientier-

ten Erschließungsprozessen konfunktionelle und leistungsanaloge Arten.

Zusätzliche Bedeutung erlangt die Ressourcendichte. Wenn gleichförmig und hoch, stützt sie recht eng spezialisierte Arten. Für Nischen mit gestreuten vielfältigen Nahrungsquellen geringer Dichte sind universalisierte, bei ihrer Nutzung weniger spezialisierte Arten bezeichnend. Morphologisch schlägt sich das in der Merkmalsverschiebung, dem „character displacement“, nieder und wird zumeist nur ökologisch erörtert (s. BAIRLEIN 1996). Organismenseitig stellt es sich dagegen als Leistungsdifferenzierung bzw. Universalisierung dar (s. 3.3), was sich am Beispiel der Milane gut veranschaulichen läßt (BAUMGART 2004).

Konvergenz und Präadaptation (Voranpassung) sowie der „point of no-return“ im Evolutionsprozeß lassen sich genetisch kaum logisch erklären. Eine „genetische Konvergenz“ ist für mich nicht vorstellbar. Doch so wie Konvergenz ist auch Präadaptation funktionell gut mit dem Hinweis auf die artlichen Leistungsprofile verständlich zu machen. Neue Ressourcenräume fallen den Kandidaten zu, die in der jeweiligen Region dazu schon im Ansatz leistungsmäßig die besten Voraussetzungen mitbringen und am schnellsten einrücken können. Denn die Evolution setzt stets an Vorhandenem an. Und der „point of no-return“, der Punkt an dem die eingeleitete Entwicklung nicht mehr umkehrbar ist, wird dann erreicht, wenn die leistungsmäßige Optimierung durch Umprofilierung einer neuen Ausrichtung folgt.

Auch die für parapatrische Evolutionsprozesse unverzichtbare, schon von Moritz WAGNER (1889) begründete und vor allem durch Ernst MAYR (1967) vertiefte Rolle der geographischen Isolation, stellt sich funktionell in neuem Licht dar. Bisher wird sie vornehmlich auf Zufallsereignisse (Landmassentrennung, Gebirgsfaltungen, entstehende glaziale Barrieren u.a.) oder darauf zurückgeführt, daß es wenige Individuen einer Art auf entlegene Inseln verschlug, wo sie dann, wie die Galapagos-Finken oder die Kleidervögel auf Hawaii einer

vielfältigen artlichen Differenzierung unterlagen. Funktionell gesehen werden dagegen die Arten selbst zu Akteuren, die eigenständig in die geographische Isolation streben.

Angezogen vom „Sog der freien Nische“ (ELTON 1927) – in Form nicht oder nur wenig effektiv genutzter Ressourcenräume (s. 3.2) – überwinden (so BAUMGART 1980, 1992, 1998a) leistungsmäßig entsprechend voradaptierte Individuen bereits existierender Arten die als Arealgrenze wirkende Leistungsgrenze. Im gerichtet eroberten, geographisch isolierten Raum sind diese leistungsanalogen Individuen unter sich, profilieren sich schnell durch alternative Leistungsoptimierung zur eigenständigen Leistungseinheit und bilden Isolationsmechanismen zur Stammart aus. Entscheidend ist dabei, daß Nachkommen aus Rückverpaarungen mit dieser intermediäre Leistungsprofile aufweisen, in eine „ineffektivitäts- und Instabilitäts-Lücke“ fallen und so verstärkt selektiert werden. Jenseits aller Artkonzepte (s. MAYDEN 1997, HAFFER 1998) unterliegen Arten als Qualitäten der Dialektik so der Selbstabgrenzung, die sich recht schnell über nur wenige Generationen vollziehen kann.

Diese in Grundzügen vielfach hypothetischen Darlegungen bedürfen zwar in vielen Punkten über den greifvogelkundlichen Ansatz hinaus der Bestätigung. Doch entsprechende Hinweise liefert beispielsweise die Haustierforschung, die neuerdings davon ausgeht, daß Felsentauben zum Brüten und die wilden Vorfahren unserer Hunde (Wolf und Rotwolf) zum Nahrungserwerb von sich aus ins menschliche Umfeld vorrückten und sich so von den Wildformen emanzipierend „selbst domestizierten“.

Die Einsicht, daß sich die für evolutive Neuanfänge erforderliche geographische Isolation nicht nur passiv und rein zufällig einstellt, sondern auch aktiv und gerichtet angestrebt werden kann (s. 3. 2), liefern nur Funktionalbetrachtungen, die unser Evolutionsverständnis so auf eine neue Grundlage stellen. Im Falle einer umweltseitig durch freie Res-

sourcesbereiche, die gleichfalls nicht zufallsverteilt anfallen (s. LEISLER & WINKLER 1991), ausgelösten Artbildung stellen sich genetische Veränderungen im Sinne von KUHN (1989) als Voraussetzung nicht aber Ursache evolutiver Prozesse dar. Sie liefern eine Fülle an Varianten aus denen dann selektiv die zur Deckung des erforderlichen „Artbedarfs“ leistungsmäßig geeignetsten und effektivsten ausgewählt werden. Diesem gedanklichen Ansatz gilt es nun mit Bezug auf themenbezogene Beispiele nachzugehen. Der gerichtete Ablauf dieser Prozesse führt oft dazu, sie als teleologisch und finalistisch abzutun. Doch diese Finalität erwächst im Prozeßverlauf effektivitätsorientiert durch selektive Optimierung, ist nicht, etwa gottgewollt, vorausbestimmt (s. TOEPFER 2005). Und auf den Punkt bringt es GRIFFITHS (1993) mit dem Satz: „Wherever there is selection, there is teleology“ (Wo immer Selektion wirkt, ist Teleologie). Denn eine richtungslose Selektion ist schwer vorstellbar.

3.2 Einige Mechanismen der Artbildung

Arten haben meist recht klar umrissene Areale. Neben geographischen und klimatischen Barrieren sind Leistungsgrenzen entscheidend (BAUMGART 1992). Mangels Flugleistung agieren ursprüngliche Accipitriden kaum außerhalb von Großvegetationsbereichen. Die Modernen dringen schon weit ins Freiland vor, müssen den freien Luftraum aber den Falken überlassen, die ihn jedoch nur in wenigen Arten uneingeschränkt erobern. Hierofalken und Merline bleiben im bodennahen Raum auf vegetationsarme Bereiche beschränkt. Wird der Bodenbewuchs zu dicht, sind sie zu schnell, müssen den hier bevorteilten Bussarden und Rüttelfalken das Terrain überlassen. Erst in die Vertikale ausweichende Luftraumjäger wie der Wanderfalke werden wieder vom Bodenbewuchs unabhängig.

Doch es gibt noch andere Barrieren-Situationen. Geier dringen kaum über den 50.

Breitengrad hinaus nach Norden vor. Nicht weil es dort zu kalt wäre, sondern weil hier im Winterhalbjahr die Lichtintensität zu gering ist und die Tageslänge für die aufwendige Nahrungssuche zu kurz bleibt. Viele Areale enden dort, wo das Nahrungsangebot quantitativ oder zeitlich nicht zur Aufzucht einer Brut reicht. Die Bedeutung fehlender Überwinterungskapazitäten für ziehende Arten ist bisher kaum angedacht worden. Das bot mir auch einen Ansatz zur Suche nach Gründen für die artliche Trennung von Schrei- und Schelladler.

Schelladlern (*Aquila clanga*) als eher opportunistischen Migranten sind in der Westpalaäktis dort Grenzen gesetzt, wo potentielle Überwinterungsgebiete vom Mittelmeer eingenommen werden. Das könnte ihre Verbreitung einschränken, wenn sich nicht die hier ansässige Teilpopulation artlich absetzen und zu Fernziehern, die regelmäßig südlich des Äquators überwintern, profilieren würde. Diese Entwicklung vollzieht der Schreiadler (*A. pomarina*), dessen verändertes Leistungsprofil auch den strengen Kainismus (Geschwistertötung) einbezieht, denn nur einem Jungvogel kann regulär während der Aufzucht die für diese Zugbelastungen erforderliche Kondition angefütert werden (BAUMGART 1980).

Interessanterweise stellt sich aber nun die Beziehung zwischen Schell- und Schreiadler nach neuesten Befunden als offen dar. Nach Westen vorstoßende Schelladler verpaaren sich hier mit Schreiadlern (HELBIG et al. 2005b). Hybride haben aber, wovon auszugehen war und was inzwischen durch einen bemerkenswerten Fall von MEYBURG & MEYBURG (2007) bestätigt wurde, ein intermediäres Zugverhalten, das ihre Überlebenschancen senkt. So stellt sich die Trennung beider Leistungseinheiten im Systemrahmen offenbar selbstreguliert wieder her. Auch bei der artlichen Trennung von Schwarz- und Schmarotzermilan (*Milvus migrans* bzw. *M. lineatus*), Kurzfang- und Shikrasperber (*Accipiter brevipes* bzw. *A. badius*) sowie Falken- und Mäusebussard (*Buteo vulpinus* bzw. *B. buteo*) dürften Un-

terschiede im Zugverhalten (die erstgenannte Art ist jeweils obligatorischer Fernzieher, die zweite eher opportunistischer Teilzieher) eine wichtige Rolle gespielt haben. Genetisch fixierte Verhaltensprogramme haben dabei die gleiche Bedeutung wie strukturelle oder physiologische Merkmale.

Zur Artbildung führt das nur, wenn Voraussetzungen zur geographischen Isolation bestehen. Weihen (Circinae) konnten sich von Habichten (Accipitridae) durch Entwicklung ihrer Gleitflugbefähigung in von Ansitzwarten freie Jagdräume absetzen. Rüttelfalken eroberten als dominante kleine Bodenjäger die gemäßigten Breiten. Wanderfalken vermochten sich durch überragende Geschwindigkeitsentfaltung von ihren an offene Landschaften gebundenen Hierofalken-Vorfahren zu lösen und so den weltweit vorhandenen freien Luftraum auch über der Großvegetation zu erobern. Wie für andere Aktivjäger spielen bei beiden Ausdauer, Geschwindigkeit, Beschleunigungsvermögen und Wendigkeit eine besondere Rolle. Untereinander systemisch verbunden, ändern sich diese Leistungsmerkmale nur im wechselseitigen Bezug und pendeln sich dabei für die einzelnen Typen alternativ auf einem unterschiedlichen Niveau ein (BAUMGART 2000).

Mit zunehmender Geschwindigkeitsentfaltung verlieren Wanderfalken durch ihren immer enger konzipierten, vibrationsreduzierten Flugapparat an Eigenbeschleunigung und Wendigkeit, können das aber durch Nutzung der Fallbeschleunigung kompensieren. Ihre Jagd im bodennahen Raum, der die Domäne der nicht so schnellen, dafür aber im Horizontalflug stärker eigenbeschleunigenden und weniger Hierofalken bleibt, wird dadurch ineffektiv. Ein Wechsel der ÖFP – die enge Verwandtschaft zwischen Prärie- und Wanderfalken spricht für diese Möglichkeit – muß offenbar sprunghaft schnell unter ernährungsmäßig günstigen Übergangsbedingungen erfolgen. Denn mit Aufgabe der bisherigen Jagd-Effektivität ist die neue meist längst nicht erreicht. Die Übergangsformen sind daher instabil und existieren nur kurz-

zeitig. Das erzeugt Lücken in Form von „missing links“ (fehlende Verbindungen).

Innerhalb beider Falken-Gruppen kam es zu weiteren evolutiven Differenzierungen, die zu den altweltlichen Hierofalken-Arten (Lanner-, Saker- und Gerfalke) führten. Bei den Wanderfalken spalteten sich die stärker horizontal orientiert jagenden Wüstenfalken artlich ab. Die sich in Mitteleuropa etablierenden, vornehmlich Vögel jagenden und damit lanernerähnlich lebenden Saker könnten sich noch artlich von den Ziesel-Sakern Osteuropas und Asiens emanzipieren, denn die Unterschiede in den Leistungsprofilen sind erheblich. Letztlich ist nicht auszuschließen, daß diese wie Lanner agierenden Saker später einmal beim Kontakt mit südeuropäischen Lannern, da konfunktional und dann auch äußerlich recht ähnlich, mit diesen wohl problemlos hybridisieren, wofür dann Lanner mit Saker-Haplotypen Belege liefern würden. Das Auftreten von Haplotypen erscheint so nicht nur als reine Folge von Zufallshybridisierungen, sondern hätte auch eine funktionelle Vorgeschichte (BAUMGART 1999, 2008) Das gilt es immer im Auge zu behalten!

In diesem Zusammenhang spielt der „Sog der freien Nische“ (s. o.), ein von ELTON (1927) ökologisch zur Erklärung von Arealausweitungen besetztes Begriffsbild, eine grundlegende Rolle. Nicht oder ineffektiv genutzte Ressourcen lösen, da immer attraktiv, einen Sog aus. Kann nun keine im Umfeld lebende Art die Lücke schließen, den Artbedarf decken, ist ein Neuanfang fällig. Das Ressourcenprofil wirkt dabei mit seinen Erschließungsanforderungen leistungspastisch. Das kann zu einer Vielzahl konvergenter Entwicklungen führen. Gut präadaptierte Formen erhalten dann meist – wie im Berufsleben gut qualifizierte Bewerber um eine ausgeschriebene Stelle – den Zuschlag. Das stellt auch den oft bemühten Vergleich zwischen der Art im biologischen und dem Beruf im gesellschaftlichen Bereich auf eine solide Grundlage. Beide weisen fest umrissene Befähigungen und Leistungsmerkmale zur Unterhaltssicherung auf. Sie entstehen,

existieren und verschwinden mit Erlöschen ihrer Existenzgrundlage nach vergleichbaren, systemtheoretisch gut erfassbaren Prinzipien.

Vermag sich aber der aussichtsreichste Kandidat nicht geographisch von der Stammform zu lösen, unterbleibt offenbar die Separierung bis hin zur Artbildung. Anstelle des Pealsfalken (*Falco peregrinus pealei*) als „Meereswanderfalke“ mit intermediärem Körperbau und Leistungsprofil wäre an der amerikanischen Nordpazifik-Küste von Größe und Leistungsprofil her ein hierfür bestens präadaptierter Gerfalke vorstellbar. Doch zwischen möglichen Meeres- und Festlandsgerfalken bestünde in Ost-West-Richtung ein breiter Kontaktbereich, zu einem lediglich streifenförmig schmalen Areal. Das behinderte offenbar die zur leistungsmäßigen Neuprofilierung erforderliche Abgrenzung. Für einen „neuen Wanderfalken“ mit horizontaler Jagdflugausrichtung standen die Chancen dagegen besser. Seine Separierung konnte sich von Süd- nach Nord über hunderte von Kilometern mit einer nur relativ geringen Kontaktzone zu *F. p. anatum* im Süden vollziehen. Die Nähe zum leistungsmäßig anders ausgerichteten Tundrawanderfalken (*F. p. tundrius*), der zudem obligatorischer Fernzieher ist, stört weniger. Um solche Vorstellungen zu entwickeln, muß man vor Ort gewesen sein und die Gegebenheiten dieses Lebensraumes in seiner Eigenständigkeit und geographischen Exposition, mit seinen Wetterkapaden und den meist von tiefhängenden Wolken eingehüllten, von unzähligen Zwergalken (Auklets) bewohnten Vogelbergen verinnerlicht haben. Dazu nutzte ich eine Tour im Juni und Juli 2009.

3.3 Die Rolle geographischer Konstellationen (Kontinentverteilung & Inseln)

Bei der Bedeutung der geographischen Isolation für die Artbildung, erlangt die Anordnung und Verteilung von Landmassen, ob Kontinenten oder Inseln, für entsprechende Abläufe

grundlegende Bedeutung. Das zeigt schon obiges Beispiel vom Pealsfalken. WHITE & KIFF (2000) sehen in Insel-Greifvögeln sogar „evolutionär signifikante Einheiten“. Entsprechend müßten Inseln zum Schauplatz mannigfaltiger evolutiver Geschehen geraten. Doch abgesehen von wenigen Ausnahmen wie dem Malayischen Archipel (s. u.) ist eher das Gegenteil der Fall.

Denn Inseln, vor allem kleinere, sind, anders als oft vermittelt, keineswegs Bereiche evolutiver Vielfalt. Oft kommen sie nur mit 1-2 Greifvogelarten aus. Auf Hawaii und Galapagos füllt ein Bussard (*Buteo solitarius* bzw. *B. galapagoensis*), dem jeweils eine zumindest teilweise tagaktive Sumpfohreule (*Asio flammeus*) zugeordnet ist, die Greifvogelrolle komplex aus. Auf anderen Inseln übernehmen Kleinfalken (s. u.) diesen Part, was zugleich belegt, daß Bodenjäger als Kolonisatoren besonders erfolgreich sind.

In Australien als Inselkontinent brüten, und das ist seiner Größe angemessen, 24 Greifvogelarten, davon 18 Habichtsartige und sechs Falken (HOLLANDS 1997, 2003). Die Rolle der fehlenden Geier füllen altersdifferenziert immature Keilschwanzadler aus. Zugbewegungen erfolgen, meist dürrebedingt, nur innerhalb des Kontinents.

Auch die Landmassenform sowie die Verfügbarkeit von Brut- und Überwinterungsgebieten beeinflussen die Artenvielfalt und -verteilung von Greifvögeln. In Nordamerika sind zwölf von 24 Habichtsartigen Bussarde. Dazu kommen noch sechs Falkenarten und als Aasverwerter agieren drei Neuweltgeier. Die geringe Aufnahme-Kapazität Mittelamerikas für Wintergäste scheint eine limitierende Rolle zu spielen (BAUMGART 2006b). Nur Breitflügel- und Präriebussard, Mississippiweih und Fischadler sowie Truthahngeier verlassen Nordamerika saisonal in größerer Zahl (INZUNZA et al. 2000, ALDERFER 2006). Die meisten Arten müssen schon in südlichen Bereichen des Subkontinentes den Winter über ihr Auskommen finden. Dabei wird das Hungervermögen durch Grundumsatz-Senkung

bedeutsam. Die zunehmend größeren echten „*Buteo*-Bussarde“ (KOCUM 2006) entwickelten es zum wichtigen überlebensstrategischen Leistungsmerkmal. Diese Innovation begünstigte sie dann auch beim Vordringen in die Nearktis, Paläarktis und andere Regionen.

Europa zeigt mit 29 Habichtsartigen, darunter nur drei Bussarde, und zehn Falken andere Verteilungsverhältnisse. Weiträumige Winterquartiere in Afrika und Asien schaffen Ausweichmöglichkeiten. Das Hungervermögen verliert gegenüber effektiven Zugstrategien an Bedeutung. 13 Habichtsartige und vier Falken wandern während der kalten Jahreszeit überwiegend oder vollständig ab. Das Mittelmeer reduziert die Überwinterungskapazität, was sich auch auf die Gestaltung des Artenspektrums auswirkt. Im Westen spalteten sich Schreiadler, Schwarzmilan und Kurzfangsperber (s. 3.2) als Fernzieher von ihnen eher opportunistisch ziehenden zentralpaläarktischen Schwesterarten klar ab.

Hinweise auf genetisch induzierte und so in ihrem Ablauf regulierte Evolutionsabläufe ergeben sich nicht. Alles scheint auf konkreten Umwelthanforderungen und opportunistischer, organismenseitiger Leistungsprofilierung zur effektiven Ressourcenerschließung zu beruhen. Morphologisch offenbart sich das vielfach in einer Merkmalsverschiebung (s. 3.1). Zwei ähnliche Ressourcen nutzende sympatrische Arten sind morphologisch meist klar getrennt. Übernimmt jedoch eine dieser Arten das gesamte einschlägige Ressourcen-Spektrum ist sie meist intermediär strukturiert. Das führt zur Auflösung von Leistungs-Typen, macht Inselarten funktionell wieder evolutionsfähig und vor allem so zu „evolutionär signifikanten Einheiten“, sofern sie sich aus der Inselisolation zu lösen vermögen. Das wird letztlich aber erst nach Klärung der Grundgesetze des funktionellen artlichen Existenzrahmens verständlich.

Wie schnell Evolutionsprozesse, induziert vom Sog der freien Nische und einem akuten Artbedarf ablaufen können, zeigt nicht nur die



Den robusten endemischen Galapagosbussard (*Buteo galapagoensis*) weisen die kräftigen Fänge als Reptilienjäger (Landleguane) aus. Seine enge Verwandtschaft zum Präriebussard (*B. swainsoni*) deutet darauf hin, daß er sich von auf den Archipel verdrifteten Exemplaren dieses Fernziehers ableiten könnte.

FOTO: TOM DAVIS

Evolution der modernen Falken. Geradezu exemplarisch offenbart sich das noch im Falle der nacheiszeitlich lediglich 30.000 Jahre zurückdatierbaren, erst molekularphyletisch definitiv belegbaren Entwicklung des riesigen neuseeländischen Haast-Adlers aus von Australien stammenden Zwergadlern (BUNCE et al. 2005) zum Spitzen-Prädator. Auf der Doppelinsel boten ihm Moas und flugunfähige Riesengänse ein reiches Nahrungsangebot in großemäßig fließenden Übergängen. Denn Moas wuchsen – anders als bei Vögeln üblich – nur allmählich zur Größe ihrer Eltern heran.

Die Planstelle (ÖFP) für mittelgroße Beutegreifer eroberten auf Neuseeland mit dem



Nur die großen *Buteo*-Bussarde – hier ein Rauhfußbussard (*Buteo lagopus sanctijohannis*) aus Alaska – schafften den Sprung in die Alte Welt. Dabei dürfte sie ihr Hungervermögen begünstigt haben. FOTO: OSCAR W. JOHNSON

Maorifalken (*Falco novaeseelandiae*) wohl Abkömmlinge hierher verdrifteter australischer Braunfalken (*F. berigora*). Auch sie leisteten, heute in allen Landschaftsformen präsent, evolutiv bemerkenswertes, entwickelten einen Geschlechtsdimorphismus, der Männchen wie Sperber und Merline, Weibchen dagegen als Habichte und Wanderfalken (FOX 1977, 1986) geradezu artdifferenziert agieren läßt. Damit deckten sie offenbar den gesamten einschlägigen Artbedarf ab. Australienrüttelfalken (*F. cenchroides*), die es regelmäßig nach Neuseeland verschlägt, können wohl deshalb hier nicht Fuß fassen. Dabei sind Falken dieses Typs (s.o.) – und das demonstrieren Mauritius- und Seychellenfalken (*F. punctatus* bzw. *F. area*) überzeugend – als Kolonisatoren oft sehr erfolgreich.

Neuseeland offenbart auch vieles zur Komplexität der Greifvogel-Lokomotorik. Die „übermotorisierten“ Falken haben vielfältige Modifizierungsmöglichkeiten, erreichen aber mit der Großfalken-Dimension bei rund 2 kg wohl generell ihre Obergrenze. Alles darüber wird bei ihrem aktiven Flugstil zu aufwendig und ineffektiv. Moas jagende Riesenfalken sind schwer vorstellbar. Hier kommen die Ac-



Aus verdrifteten australischen Zwergadlern – das Foto zeigt den rezenten lediglich mittelgroßen Kaninchenadler (*Hieraaetus morphnoides*) – entwickelten sich im postglazialen Neuseeland, induziert durch den Artbedarf an einem Spitzenprädatoren, relativ kurzzeitig die gewaltigen Haast-Adler. FOTO: DAVID HOLLANDS

cipitriden als sparsamere Intervallflieger (s. 2.3.3) ins Spiel. Ihr Limit als Aktivjäger liegt wohl bei etwa 15 kg. Das erreichten Haast-Adler trotz Zwergadler-Abstammung begünstigt durch nacheiszeitliche Freiräume auf Neuseeland offenbar schnell. Und bis zu 250 kg schwere Moas könnten durchaus zu ihrem Beutespektrum gehört haben. Das macht auch verständlich, daß Großgreife generell Accipitriden sind. Geier als Passivgleiter können, wie die einstigen Riesengeier (*Teratornis*) im Gewicht noch zulegen.

Haast-Adler und Maorifalke erscheinen somit als explizite Belege für die in der Synthetischen Theorie betonte evolutionsbefördernde Rolle von Inseln. Doch die Sumpfwiehe (*Cir-*

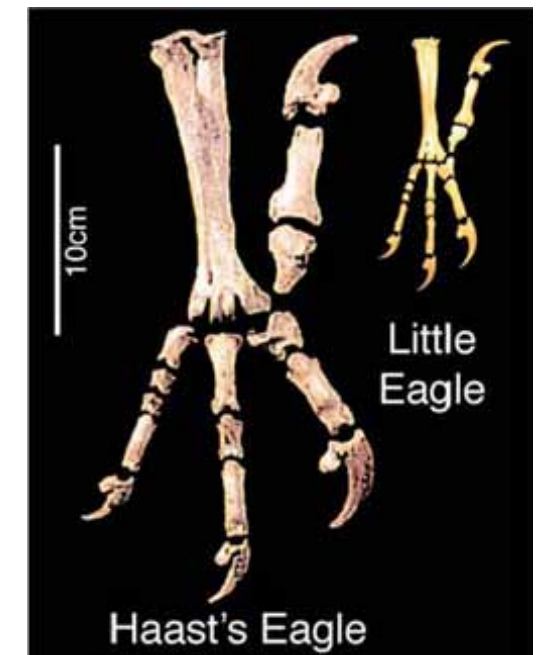


Haast-Adler (*Harpagornis moorei*) attackiert Moas, künstlerisch gestaltet von JOHN MEGAHAN. Mit einer Flügelspanne von 2-3m und einem Gewicht von 10-15kg vermochte dieser Adler erwachsene Moas zu erbeuten, die bis zu 3 m hoch waren und ein Gewicht von 200-250 kg erreichten. Aus BUNCE et al. 2005

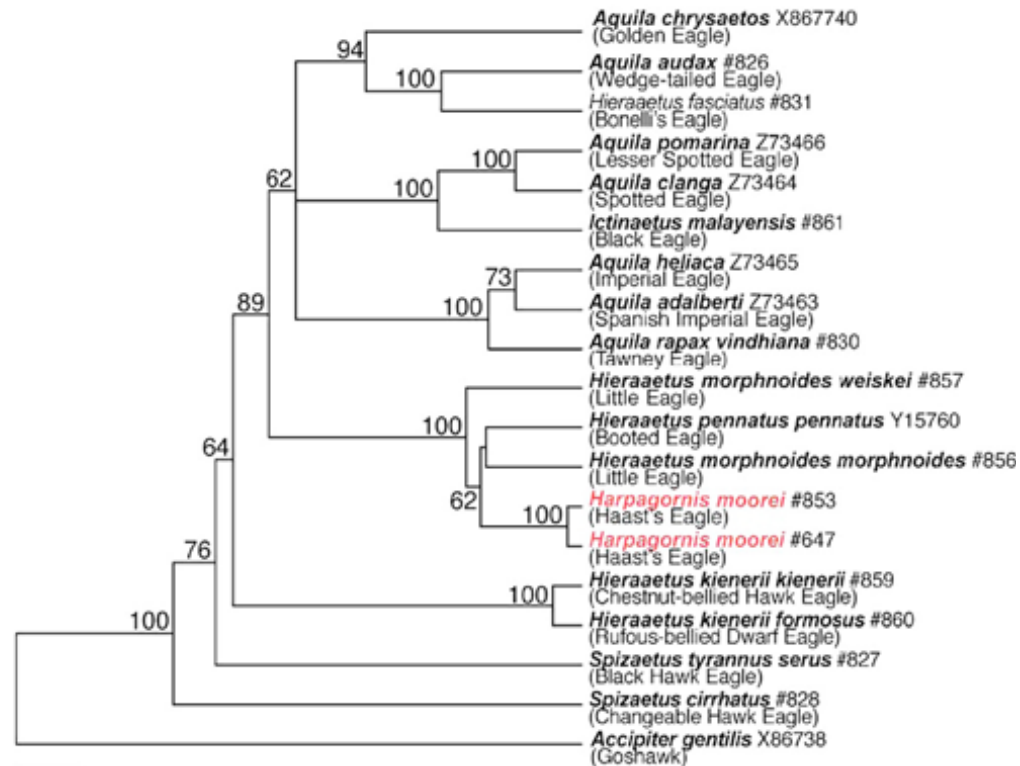
cus *approximans*), als dritter neuseeländischer Greifvogel relativiert wieder alles. Denn die Weihen Neuseelands leben hier, obwohl sie auch noch Bussarde und Milane mit zu vertreten scheinen (FOX 1986), unter analogen Bedingungen wie einst in Australien und bleiben wie sie sind. MARCHANT & HIGGINS (1993) sehen nicht einmal eine Handhabe für eine unterartliche Abtrennung. Die Entwicklung auf Inseln gelangter oder hier lebender Greifvögel hängt also immer von den konkreten Bedingungen ab, unterliegt, abgesehen von oft zu verzeichnender Leistungs-Universalisierung keinen weiteren pauschalierbaren Trends.

Das gilt offenbar auch für den Malayischen Archipel im Grenzbereich von orientalischer und australischer Region, der vor allem durch seine Vielfalt an *Accipiter*-Arten – allein auf Celebes sind es fünf – besticht. Größere Inseln mit ihren zumeist vielfältigen Strukturierung

gen boten hier offenbar Raum für artliche Eigenentwicklungen. Doch entscheidend dürfte bei den relativ geringen Entfernungen der zwischeninsulären Austausch gewesen sein. Zuwanderer traten auch überregional in vielfältige Korrelationsbeziehungen mit autochthonen Arten, was selbst ein Nebeneinander ursprünglicher und moderner Arten einschloß. Dann wären von jedem *Accipiter*-Typ wenigstens zwei bzw. insgesamt acht Arten auf relativ engem Raum denkbar. Von einigen dieser Arten, wie etwa dem Pracht- oder Bürgershabicht (*A.*



Der Größenvergleich zwischen den Fängen von Kaninchen- und Haast-Adler veranschaulicht den gewaltigen Evolutionsschritt zwischen beiden. Der Haast-Adler entwickelte regelrechte „Tigerklauen“, mit denen er 50 mm unter der Haut noch 6 mm starke Knochen zu brechen vermochte. Aus BUNCE et al. 2005



Darstellung der molekularphyletisch belegten Verwandtschaftsbeziehungen zwischen dem Haast-Adler (Haast's Eagle *Harpagornis moorei*) und den nur mittelgroßen *Hieraaetus*-Adlern, wie dem Australischen Zwerg- oder Kaninchenadler (*H. morphnoides*) im Rahmen eines Phylogramms der Aquilinae (Accipitridae). Das Untersuchungsmaterial von ersterem wurde aus subfossilen Knochen gewonnen, was demonstriert auf welcher vielfältigen Weise molekulare Methoden die Evolutionsforschung bereichern. Aus BUNCE et al. 2005.

buergersi), sind weder die phyletische noch die funktionelle Positionierung wirklich klar.

Beim Aufeinandertreffen funktionell vergleichbar positionierter Arten, entwickeln sich meist Korrelationsbeziehungen, ohne daß diese sich nach dem Konkurrenz-Ausschlußprinzip wechselseitig ausrotten. Neben zeitdifferenter Beziehungen – eine Art bleibt Standvogel, die andere ist Zugvogel – sind vertikale oder soziale Differenzierung (zwischen Einzel- und Koloniebrütern), größenmäßige Abstufungen oder Habitat-Unterschiede möglich (BAUMGART 1998a). Turm- und Rötelfalke erweisen sich sowohl zeit- als auch sozial-korreliert,

denn der zudem kleinere Rötelfalke ist bei uns nur Sommervogel und meist Koloniebrüter. Der eingewanderte Wanderfalke verdrängte den autochthonen Silberfalke ins aride Inneraustralien, wo er subdifferenziert als „Wüstenfalke“ von kleineren Beutetieren lebt. Und in das sich fast über ganz Nordamerika erstreckende Areal des Rotschwanzbussards (*Buteo jamaicensis*) als Basisart rücken zur Brut mit Präriebussard (*B. swainsoni*) im Westen und Breitflügelbussard (*B. platypterus*) im Osten (ALDERFER 2006) zusätzlich zwei Fernzieher zur Nutzung sommerlicher Überschüsse im bussardgerechten Nahrungsangebot ein.



Der Maorifalke (*Falco novaeseelandiae*) entwickelte sich als mittelgroßer, in nahezu allen Lebensräumen präsenter Universaljäger aus nach Neuseeland verdrifteten australischen Braunfalken. Er wurde so zum Prototyp des Inselgreifvogels.

FOTO: Aus Galerie von Gareth Travers Sabine Circuit

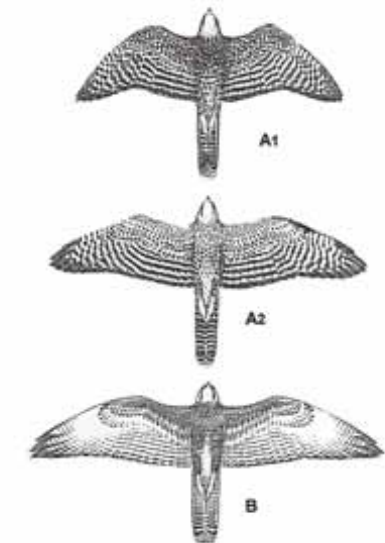


Der Braunfalke (*Falco berigora*) als „buteonier“ (bussardähnlicher) Bodenjäger und großer Rüttelfalke vertritt auf dem 5. Kontinent die in anderen Regionen entsprechend konfunktional positionierten Bussarde.

FOTO: NICHOLAS BIRKS

Weitere Evolutionspotentiale erwachsen aus der phänologischen Trennung von Nord- und Südhemisphäre (s.2.1). Einige Falken der Baumfalken-Gruppe und der Rötelfalke erreichten ihren Artstatus wohl erst dadurch, daß sie sich von Ausgangsformen auf der Südhalbkugel nach Norden absetzten und ein umgekehrtes Jahreszeiten-Regime übernahmen. Auf die Südhalbkugel vordringende Zwergadler erreichten in Australien und wohl ebenso in Südafrika artliche Eigenständigkeit, was auch für den australischen Keilschwanzadler als *Aquila*-Adler zutrifft. Auf Grund dieser Verhältnisse sollte der Status weiterer in beiden Hemisphären ansässiger Arten wie Schwarzmilan und Wanderfalke überdacht werden.

Zu welcher überraschenden Ergebnissen eine unvoreingenommene Überprüfung führen kann, zeigt das Beispiel des „Kapverdenmilans“ (*Milvus fascicauda*). Teilweise als eigene Art der Kapverden und seltenster Greifvogel der Welt hochstilisiert, offenbaren molekulare



Flugbilder von Maori- und Braunfalken. Während das des langflügeligeren Braunfalken (A1) an das eines Hierofalken oder großen Turmfalken erinnert, zeigt das des Maorifalken deutlich habichtähnliche Züge.

VORLAGEN NACH MARCHANT & HIGGINS (1993)

Untersuchungen, daß er eine Fiktion ist und es ihn nie gegeben hat, was zugleich die Fragilität unserer derzeitigen arttheoretischen Grundlagen offenbart. Die verfügbaren Belegexemplare erwiesen sich genetisch nicht als monophyletische Einheit, sondern waren an verschiedenen Stellen im Rotmilan-Phylogramm verankert (JOHNSON et al. 2005, MARTENS & BAHR 2007). Diese Insel-Form rekrutiert sich offenbar aus unterschiedlichen Gebieten entstammenden, zu verschiedenen Zeiten eingeflogenen Vögeln, die sich sukzessiv in die bestehende Population integriert haben. Selektiv kommt es dabei zur Merkmalsverschiebung in Richtung eines eher dem Schwarzmilan ähnlichen „Universal-Milans“ (BAUMGART 2004). Entsprechende Rotmilane zeigen dann morphologisch vor allem eine reduzierte Schwanzlänge.

3.4 Konvergenz und Konfunktionalität

Konvergenz wird zumeist als parallele Anpassung an vergleichbare Umweltbedingungen interpretiert und berücksichtigt in der Regel lediglich morphologische Analogien. Die dem zugrundeliegende Konfunktionalität, die auch in unterschiedlichen Formgebungen und Leistungsprofilen ihren Niederschlag finden kann, bleibt dabei meist unbeachtet. So werden die sich aus Konvergenzbetrachtungen evolutiotheoretisch ergebenden Chancen nur unzureichend genutzt. Bei Greifvögeln gibt es eine Vielzahl konvergenter Entwicklungen. Sie beruht darauf, daß der Sog der freien Nische in den einzelnen Regionen ähnlich präadaptierte Arten oft auch unterschiedlicher Phylogenese anzog, weil für einen interkontinentalen bzw. interregionalen Austausch durch Zuwanderung die Entfernungen einfach zu groß waren.

Grundlage für konfunktionelle Entwicklungen bilden immer fest umrissene, bei Greifvögeln auch als Jagdräume erfassbare Ressourcenbereiche, deren Erschließung eigenständige Leistungsprofile erfordert. So müssen Luftraumjäger ausdauernde, in der Vertikalen

extrem schnelle, weniger eigenbeschleunigende und wendige Flieger sein. Jäger des bodennahen Raumes betonen dagegen in ihren horizontal ausgerichteten Verfolgungsflügen stets die Eigenbeschleunigung. Und für Bodenjäger liegt die Problematik, ganz gleich ob sie als Ansitz- oder Gleitflugjäger agieren, vor allem in den Diskontinuitäten des Nahrungsangebotes ihrer Jagdräume (s. 3.1). Das kann durch Wegzug, Wechsel oder Erweiterung des Jagdraumes sowie Stoffwechselsenkung und Steigerung des Hungervermögens erfolgen.

Für große Geier gehören ein vorzügliches Seh- und Gleitflugvermögen sowie die durch Reißhakenschnäbel erreichte Befähigung zum Zerlegen von Kadavern zu den existentiellen Grundvoraussetzungen, die sowohl in der Verwandtschaft von Störchen, als auch von Greifvögeln vorliegen. Beide der in der Alten bzw. in der Neuen Welt parallel realisierten Ansätze waren tragfähig. Die *Cathartes*-Geier nehmen in Amerika leistungsanalog die gleiche Rolle als kleine Abfallsammler wie die altweltlichen Milane ein, was aber oft schwer zu vermitteln ist. Da sie die zur Jungenaufzucht erforderliche Nahrung im Kropf und nicht wie die Milane nach hinten versetzt in den Fängen transportieren, unterscheiden sie sich im Flugapparat und in der Flugweise beachtlich von diesen. Ihr Geruchsvermögen ermöglicht ihnen zudem die Nahrungssuche im Urwald, wo sie fast unausrottbar sind.

Das herausragende Beispiel für Konvergenz bei Greifvögeln bilden die afrikanisch-madagassischen Höhlenweihen (*Polyboroides*) und die neuweltliche Sperberweihe (*Geranospiza*), die den ursprünglichen bzw. den modernen Accipitriden entstammen. Beide haben das als Wechselgelenk modifizierte, zum Greifen in Höhlen und Spalten geeignete Fersengelenk in vergleichbaren geographischen Breiten ihrer Regionen entwickelt. Auch die großen, sich sehr einheitlich präsentierenden Urwaldadler sind bei weitgehender Konfunktionalität recht unterschiedlicher Herkunft. Die neuweltlichen Harpiinae bilden eine eigenständige Gruppierung,

der afrikanische Kronenadler (*Stephanoaetus*) gehört zu den Aquilinae und der Philippinenadler (*Pithecophaga jefferyi*) entstammt gar den Circaetinae.

Doch nicht immer ist die sich in Konfunktionalität niederschlagende Konvergenz vor allem bei alternativen Leistungsansätzen gleich offensichtlich. Der „buteonid“ wirkende Braunfalke (*Falco berigora*) fungiert als mittelgroßer Bodenjäger im mit Ansitzwarten bestückten Gelände und vertritt so mit der „Rüttelfalken-Alternative“ auf dem 5. Kontinent die Bussarde. Das trifft auch für den Aplomadofalken in Amerika zu. Daß Schopf- und Chimangokarakara (*Caracara plancus* bzw. *C. chimango*) im südlichen Südamerika als Vertreter von Kolkrahen und mittelgroßen Krähen agieren, offenbart sich nicht auf den ersten Blick. Und die Rolle der in Amerika fehlenden Schlangennadler nehmen hier mehrere Arten unterschiedlicher Herkunft wahr. Neben einigen *Leucopternis*-Bussarden und dem Rotschwanzbussard (*Buteo jamaicensis*) ist der Lachfalke (*Herpetotheres cachinnans*) der spezialisierteste neuweltliche Schlangen- und Reptilienjäger, der wie unser Schlangennadler einen großen runden Kopf hat.

Bisweilen wird Konvergenz aber auch nur vorgetäuscht. Von den drei ursprünglichen Greifvögeln Australiens nimmt nur der Australhabicht (*Erythrotriorchis radiatus*) eine seinem Habitus entsprechende Position als vogeljagender „Habicht“ ein. Der Schopfmilan (*Lophoictina isura*) hat als „Baumwipfeljäger“ nichts mit den als Abfallsammler agierenden *Milvus*-Milanen gemein und der Schwarzbrustbussard (*Hamirostra melanosternon*) zeigt in seiner Lebensweise eher dem Gaukler vergleichbare, kaum bussardähnliche Züge.

Meist spielt sich Konvergenz aber auf erweiterter Verwandtschaftsebene ab. Der Präriefalke ist mit altweltlichen Hierofalken ebenso wenig direkt verwandt wie Rotbrust- und Silberfalke mit den Wanderfalken, der Fledermausfalke mit den Baumfalken oder der Buntfalke mit den Turmfalken, obwohl sie – zur gleichen Gattung gehörig – in ihren Regionen

mit analogen Grundleistungsprofilen gleiche Funktionalpositionen einnehmen. Bei den äußerlich recht ähnlichen kleinen, meist grauen „Kites“ gestaltet sich das, so man Gleitaare (Elaninae), Schwalbenweih (*Elanoides*) und Schwebeweih (*Ictinia*) in die Betrachtungen einbezieht, sowohl phyletisch als auch funktionell differenziert. Ihre Positionierung in der Neuen Welt gleicht vielfach der unserer kleinen insektivoren Falken, die häufig Krähenester als Horste nutzen. In der neuen Welt sind Krähenvögel weniger präsent, was, so CADE (1982), für Falken als Horstnutzer wohl Limitierungen bedingt und horstbauende Accipitriden begünstigt.

Daß sich Konvergenz und Konfunktionalität beim näheren Hinsehen doch differenzierter darstellen, veranschaulicht der Vergleich großer Neu- und Altweltgeier. Erstere galten gegenüber Greifvogelgeiern lange als ursprünglich und „technisch“ unterentwickelt. Das Aussterben der pleistozänen nordamerikanischen Megafauna entzog dann Greifvogel- und auch Riesengeiern (Teratornithidae) die Ernährungsgrundlage. Neuweltgeier wurden nach Jahrmillionen wieder aktuell. Die hochbeinigen Kondore agieren oft einzeln wie riesige Krähen und nutzen vielfältige Nahrungsquellen. Sie kommen mit einer geringeren Dichte an Großtierkadavern aus. In Südamerika fehlen seit jeher kopfstarke Herden freilebender Huftiere (KOEPECKE 1971-1974). Hier ist ihre Form der Kadaververwertung hocheffektiv. Sie sind folglich nicht unterentwickelt, sondern lediglich leistungsmäßig anders und universeller profiliert. Die Kadaververwertung in Amerika ging bildhaft gesprochen wieder auf ein anderes Ressort über. Beispiele für „Höherentwicklung“ lassen sich daraus nicht ableiten.

4 Zur Problematik funktioneller Betrachtungen und Fragen der Höherentwicklung

Funktionelle Betrachtungen fokussieren, wie hier am Beispiel von Greifvögeln aufgezeigt,

artkonzeptionelle und evolutionstheoretische Probleme mit besonderer Klarheit. Trotzdem gehören sie noch nicht zum regulären Fundus einschlägiger Erörterungen. Das ist vor allem darin begründet, daß sich Arten dann, wie schon in den Betrachtungen zum Darwin-Jahr (s. S. 23-38) erörtert, als optimierte und stabilisierte Leistungseinheiten typisiert darstellen (BAUMGART 1998a, 2000, 2008), was dem derzeitigen Evolutionsverständnis zuwiderläuft.

Dazu kommen auch bei Greifvögeln Schwierigkeiten sowohl bei der Erfassung von Funktionalkonstellationen und Aktionsabläufen, als auch bei deren Verallgemeinerung in Form abstrahierter Funktions- und Leistungsdaten. Hier wird dann zumeist auf die Ökologie mit ihren bereits verifizierten Methoden ausgewichen. Durch Aufzeigen artlicher Umweltansprüche kommt man entsprechenden Lösungen teilweise recht nahe, was aber auch dazu führt, daß funktionelle Betrachtungen nicht mehr für erforderlich gehalten werden. Bisweilen versucht man, mir einzureden, daß meine Ökofunktionelle Position (ÖFP) nichts anderes als die wohlbekannte Ökologische Nische sei. Eine wirklich akzeptable Nischendefinition kann aber dann meist nicht angeboten werden, und in den heute üblichen, oft eher nebulösen Nischenumschreibungen kommen Funktionalkriterien kaum sowie Leistungs-

und Effektivitätsbezüge meist nicht einmal andeutungsweise vor.

Bei solchen Bemühungen bleiben Arten, da umwelt- nicht organismenseitig betrachtet, außen vor. Im Wanderfalken kann man einen hochspezialisierten Vogeljäger, doch nach FORD (1999) auch, da in unterschiedlichsten Lebensräumen in aller Welt ansässig, einen äußerst anpassungsfähigen Universalisten sehen. Beide Einschätzungen gehen in ihrer Widersprüchlichkeit am Kern vorbei, werden aber integrierbar, wenn der Wanderfalke funktionell und leistungsbezogen als „mittelgroßer, äußerst ausdauernder, extrem schneller, dafür aber nur beschränkt eigenbeschleunigender und wendiger Verfolgungsjäger im freien Luftraum“ typisiert wird. Den freien Luftraum gibt es weltweit und als Beute herrschen hier halt Vögel, ergänzt durch Flattertiere und Insekten vor. Um eine Art auf diese Weise qualitativ und leistungsmäßig in Form eines „Berufsbildes“ umreißen zu können, bedarf es einer Vielzahl Direktbeobachtungen, in denen Typisches von Zufälligem zu trennen ist. Die falknerische Nutzung von Greifvögeln ermöglicht es, deren Leistungsprofile recht naturnah zu erfassen. Freilandbeobachtungen liefern dann die abschließende Bestätigung.

Die Konzipierung einer an Greifvögeln ausgerichteten „Funktionalordnung“, vermit-

telt nicht nur qualitative Artcharakteristika, sondern gibt unserem Evolutionsverständnis auch neue Inhalte. Darwins Evolutionstheorie setzt die Entwicklung vom Niederen zum Höheren voraus. Doch wie definiert man die sich meist in wachsender Komplexität niederschlagende Höherentwicklung? Generelle Trends zur Höherentwicklung und Komplexitätssteigerung sind nicht nachweisbar. Und was wir teilweise als Höherentwicklung ansehen ist oft nichts anderes als Ausdruck einer anders ausgerichteten Leistungsprofilierung.

Der Wanderfalke, von Konrad LORENZ zum „Vogel der Vögel“ (SAAR 2004) hochstilisiert, ist vor allem superschnell. Seine Geschwindigkeitentfaltung hat für ihn denselben Stellenwert, wie die Sprintbefähigung für Habichte oder das Hungervermögen für Bussarde. Entwicklung und Perfektionierung verlaufen nicht in einem Gesamtrahmen sondern eben ressortbezogen innerhalb von ÖFPs. Greifvögel nutzen unterschiedliche Jagd- und Ressourcenräume, Umweltsegmente von Nischencharakter. Deshalb sind auch höhere Taxa seit langem klar getrennt (s. 2.1). Den am höchsten entwickelten Greifvogel gibt es nicht!

„Höherentwicklung“ hat ihren Preis. Mit steigender Komplexität und Effektivität wachsen zumeist auch die Abhängigkeit von bestimmten Rahmenbedingungen, die Störanfälligkeit und der Energieaufwand. Der Frage, ob neben der Pestizidbelastung beim Rückgang des Wanderfalken Mitte des 20. Jh. nicht auch zumindest zeitweise ein übergangsbedingtes Energiedefizit eine Rolle gespielt hat (s. BAUMGART 1985/86), ist nie so recht nachgegangen worden. Vor allem Diskontinuitäten in der Ressourcenverfügbarkeit sind für die stoffwechselintensiven Vögel trotz hoher Mobilität meist schwer überbrückbar. In den ostafrikanischen Savannen werden anfallende Großtierkadaver von hocheffektiven Geier-Fressgemeinschaften in Kooperation mit anderen Aasverwertern innerhalb weniger Stunden oder Tage entsorgt. Mikroben und Insekten wie Aasfliegen und -käfer oder Ameisen, die

dabei eine bedeutsame Rolle spielen können, kommen rein zeitlich nicht zum Zuge. Im gut tausend Kilometer entfernten Kongobecken fehlen mangels Kontinuität spezialisierte Verwerter. Verendet ein Waldelefant, so gerät das zur Katastrophe. Die mikrobielle Verwesung setzt Leichengifte frei, die den Wald im weiten Umkreis zum Absterben bringen.

Das offenbart bei der Ressourcenverwertung auftretende Limitierungen. Nicht immer sind alle Potentiale nutzbar. Doch sie erfolgt – und dafür sorgt der effektivitätsbestimmende Zeitfaktor – stets auf höchstmöglicher Ebene. Die ubiquitär verbreiteten und Jahrzehnte im Ruhezustand überlebenden Mikroben bleiben letztlich stets im Rennen. Sollten vorhandene Bakterien in der Kadaververwertung anfangs wenig Effektivität zeigen, so können sie diese, und das liegt, wenn auch etwas modifizierter, noch auf darwinistischer Ebene, mit ihrer vielfach 20 Minuten nicht übersteigenden Generationsfolge selektiv meist recht schnell erwerben.

Gelingt es nun, generelle Trends auszumachen, stellt sich die Problematik differenzierter dar. Greifvögel sind, auch wenn es unter ihnen viele in andere Bereiche abgedriftete Abweichler und Sonderlinge bis hin zum sich überwiegend vegetarisch ernährenden Palmgeier gibt, in erster Linie Verfolgungsjäger, bei denen es auf den Antrieb im Aktivflug ankommt. Und so ist ihre Evolution letztendlich, angefangen von den ursprünglichen Arten über die modernen bis hin zu den Falken eine Entwicklung der Antriebsbefähigung; im Grunde eine physiologische Problematik jenseits von Einnischung und Formgebung. Das steht überraschend im Einklang mit der Entfaltung der Produktivkräfte in unserer gesellschaftlichen Entwicklung, in der der Antrieb angefangen bei der Muskelkraft über die Dampfmaschine, Verbrennungs- und Elektromotoren bis hin zu Triebwerken stets eine zentrale Rolle spielt.

Bemerkenswerterweise erfolgt die biologische Leistungsentwicklung nicht durch rein lineare Steigerungen. Immer wieder kommen,



Silber- und Rotbrustfalke (*Falco hypoleucos* und *F. deiroleucos*) haben sich als mittelgroße Verfolgungsjäger im freien Luftraum konvergent zum Wanderfalken entwickelt, der beiden aber nur Refugienpositionen als „Wüstenfalke“ im ariden inneren Australien bzw. als Ansitzjäger in neotropischen Urwäldern ließ.

FOTOS: DAVID HOLLANDS UND MIKKO PYHÄLÄ

was vor allem die Falken zeigen, limitierungsbedingt Neuansätze und veränderte Leistungskonstellationen ins Spiel, die vordem in einem anderen Zusammenhang Bedeutung hatten. Das erinnert an technische und wirtschaftliche Entwicklungen. Die Deszendenz im Sinne Darwins verläuft in phyletischer Verbindlichkeit. Leistungsentwicklung realisiert sich dagegen polyphyletisch mit Strategiewechseln, was sie, obwohl das Spektrum möglicher ÖFPs Rahmenbedingungen aufzeigt, kaum vorhersehbar macht. Opportunistisch wird stets auf das Effektivste und Effizienteste zurückgegriffen.

Erreicht nun die Antriebseffektivität, wie am Beispiel der modernen Greifvögel und Falken aufgezeigt, ein neues Niveau, so vollzieht sich die nachfolgende Leistungsdifferenzierung meist analog zu vorgelagerten Stufen. Die Vernetzung dieser Geschehen ist dabei oft verwirrend. Ihre Aufklärung erfordert ein unorthodoxes Vorgehen, Realitätssinn, Weltverständnis und „Phantasiefähigkeit“, die schon Erwin STRESEMANN (NOWAK 2003) für besonders wichtig erachtete, da sie durch Fleiß nicht zu ersetzen ist.

Damit kommen wir offenbar auf die Spur des schon von Ernst HAECKEL (EICHELBECK 1999) gesuchten Faktors in der „Weltordnung“, der als Ursache in der Entwicklung noch ganz unbekannt ist. Und auch Erwin STRESEMANN (HAFFER 1997) suchte ja nach einem zusätzlichen Evolutionsfaktor X, bei dem es sich um die Effektivität handeln dürfte (BAUMGART 1998a, 2000, 2008). Wie schon in den Gedanken zum Darwin-Jahr (BAUMGART 2010) erörtert (s. S. 23-38), vermochten wir Menschen unsere im Evolutionsprozeß erworbenen geistigen, insbesondere aber die enorm gewachsenen kommunikativen Befähigungen nicht nur in vielen Teilbereichen zu nutzen. Wir setzten sie auch generell in Effektivität um, indem wir uns aus der genetischen Vermittlung von Erfahrungen lösten und zur „abstrakten Erfahrungsvermittlung“ in Word, Schrift und zuletzt per elektronischer Medien übergangen. Langwie-

rige evolutive Selektionsverfahren über viele Generationen entfielen damit. Diese Effektivitätssteigerung hebt uns klar und qualitativ von unseren tierischen Vorfahren ab. Jetzt verläuft alles geradezu blitzartig. Und das macht uns so erfolgreich.

Das mag hypothetisch und abgehoben erscheinen, denn in der Evolutionsbiologie setzt man heute vornehmlich auf Fakten: Doch erst Hypothesen führen – sofern an Grundrealitäten dieser Welt orientiert – zu einer konstruktiven Art des Fragens (HUNTINGTON 2006/2007). Darüber hinaus ist es erforderlich, in der Biologie von der isolierten Betrachtung der Einzelphänomene abzukommen und Gesamtzusammenhänge zu suchen. Die allgemeine Systemlehre Ludwigs von BERTALANFFY (1948) bietet dafür umfassende Orientierungen, denn Prinzipien, die in einem System vorliegen, sind auch in anderen wirksam. Die von Ernst MAYR (2002) immer wieder geradezu beschworene Autonomie der Biologie bedarf hier der Relativierung und integrativen Neukonzipierung. Der greifvogelkundliche Ansatz liefert dafür einen Einstieg.

Probleme bereiten dabei weniger neue Theorien, sondern die Aufgabe bisheriger (KEYNES 1936). Zudem ist unser evolutions-theoretisches Denken zu stark an Autoritäten orientiert, die der Wall Street-Dissident TALEB (2008) im Wirtschafts- und Finanzbereich – was aber auch auf andere „abstrakte Disziplinen“ übertragbar ist – für verzichtbar hält. Er fordert dafür Regeln. Und dazu zählt, auch zu akzeptieren, daß Wissenschaft immer auf Wirklichkeitserfassung, Gedankenexperimenten und Weltverständnis beruht (HERMANN 1984), nichts herbeigerechnet oder -spekuliert werden kann. Wenn die Realität des Typs als artliche Qualität unter Bezug auf Autoritäten vehement bestritten und die gedankliche Auseinandersetzung darüber strikt unterbunden wird, liegen wir mit unseren derzeitigen Evolutionsauffassungen eben außerhalb eines realen Weltverständnisses und bewegen uns im metaphysischen und pseudowissenschaftli-

chen Bereich. Denn nach allgemeinem Weltverständnis verlaufen evolutive Prozesse nicht evolutionistisch fließend sondern stets abgestuft über Qualitäten, und als deren Träger fungieren in der biologischen Evolution Arten, deren Qualitätsstatus sich funktionell auch in Typen niederschlagen kann. Das macht Typen zu geradezu unverzichtbaren Komponenten der biologischen Evolution.

Diese bisherige antitypologische Fehlorientierung hat schwerwiegende Folgen. Man verkannte, daß Arten als Grundeinheiten der Evolution in ihrem dualen Charakter nicht nur genetisch-evolutiven, sondern auch ökofunktionellen, leistungs- und effektivitätsbezogenen Orientierungen folgen. Dem wird meine diesen Dualismus berücksichtigende, bereits seit längerem konzipierte (BAUMGART 1978a) und im Rahmen dieser Darlegungen nochmals überarbeitete Artdefinition gerecht, die ich im folgenden Wortlaut zur Diskussion stelle:

„Arten sind optimierte und stabilisierte biologische Leistungs- und Effektivitätseinheiten monophyletischer Genese und genetischer Kompatibilität. Die artliche Qualität manifestiert sich in dem allen ihrer Individuen eigenen gleichen Grundleistungspotential zur effektiven Ressourcenerschließung, das der selbstregulierten selektiven Abgrenzung gegenüber den Potentialen anderer Arten unterliegt und sie zur effektiven Nutzung raumzeitlicher, eigenständige Erschließungsformen erfordernder Ressourcenangebote befähigt. Artbildung wird folglich primär durch neue oder noch nicht effektiv genutzte umweltseitige, leistungspastisch wirkende Ressourcen induziert. Höherentwicklung schließt stets eine Effektivitätssteigerung ein, wobei Parallelentwicklungen von unterschiedlichen Ausgangspositionen her zu vergleichbaren Ergebnissen führen können.“

Bei der zentralen Rolle des Artproblems, das sich seit etwa einem halben Jahrhundert (MAYR 1998) einer Lösung widersetzt, wird

eine reale, allgemein akzeptierte Artdefinition zur Voraussetzung für weitere evolutionstheoretische Bemühungen. Hier reicht es nicht, Arten lediglich als fortpflanzungs isoliert im Sinne Ernst MAYRS zu charakterisieren. Denn die Fortpflanzungs isolation stellt sich, näher betrachtet, jenseits aller Artkonzepte nur als eine Konsequenz leistungsmäßiger qualitativer Selbstabgrenzung im phänotypischen und damit Funktionalbereich dar, die letztendlich das entscheidende Kriterium zur Ermittlung artlicher Eigenständigkeit bildet. Die bei der Artbildung (Speziation) stets effektivitätsorientiert wirkenden Gesetzmäßigkeiten sind folglich das eigentlich Interessante am Artproblem.

Danksagung:

Ein Beitrag wie dieser kann durch Illustrationen, seien es Fotos oder Zeichnungen, unheimlich bereichert und viel anschaulicher gestaltet werden. Dafür leistete FRIEDHELM WEICK einen maßgeblichen Beitrag, indem er vor allem die Übersicht zur Funktionalevolution der Greifvögel gestaltete und mir auch sonst in vielen Belangen beratend zur Seite stand. Hinzu kommt eine Vielzahl markante Greifvogel-Arten aus aller Welt darstellende Fotos, die mir von den jeweiligen Autoren großzügig und uneigennützig zur Verfügung gestellt wurden. Dafür gilt mein Dank NICHOLAS BIRKS, LINDSAY COOPER, TOM DAVIS, DAVID HOLLANDS, OSCAR W. JOHNSON, ARTURO KIRCONNELL, LUTZ LÜCKER, VOLKER NEUMANN, MIKKO PYHÄLÄ UND WILLY SUETENS (†). Der Autor des mir unverzichtbar erscheinenden Maorifalken-Fotos war für mich nicht zu ermitteln, weshalb ich ihm ebenso wie den Autoren des presserechtlich zur Nutzung der Abbildungen im Internet freigegebenen Haast-Adler Beitrages unter MICHAEL BUNCE unbekannterweise verbindlich danke. So wurde es mir möglich parallel zum Text eine wichtige Funktionalaspekte aufzeigende Bildgeschichte zu erzählen.

Zusammenfassung

In den letzten zwei Jahrzehnten unterlag die Phylogenese der Greifvögel auf der Grundlage molekularer Methoden einer kompletten Revision, was zu einer veränderten Sicht auf ihre Systematik führte. Die früher in einer Ordnung Falconiformes erfassten Habichtartigen und Falkenartigen Greifvögel wurden (als Accipitriformes bzw. Falconiformes) in ihrer Eigenständigkeit vollständig voneinander getrennt und, wie die Neuweltgeier und der Sekretär, in den Rang eigener, nicht näher miteinander verwandter Ordnungen erhoben. Das erleichtert die Abklärung einer Vielzahl konvergenzbedingter Irritationen in der Systematik und bietet zugleich einen Ansatz zum Verständnis von Motivationen und funktionell gesteuerten Abläufen in ihrer Evolution.

Bis heute verlief ihre Entwicklung in Abhängigkeit von globalen Umweltveränderungen (Klima, Kontinentalstrukturen, Nahrungsangebot u.a.) in drei Abschnitten:

1. Zuerst entstanden vor etwa 50 Millionen Jahren (mya) die primär waldbewohnenden, wenig leistungsfähigen „ursprünglichen Accipitriden“,
2. Auf diese folgten vor rund 20mya die aus einem Einzelansatz hervorgegangenen, auch das offene Grasland erobernden „modernen Accipitriden“ mit ihrem erhöhten, doch als „Intervall-Flieger“ nur begrenzt steigerungsfähigen Flugleistungsvermögen.
3. Das erforderte letztlich zum Vordringen in den Luftraum einen Neuanatz, der über die ebenso seit 20mya nachweisbaren Falken-Vorfahren seit 1,8mya im Pleistozän zu den modernen Falken der Gattung *Falco* als ausdauernde Verfolgungsjäger führte.

Der Evolution der Greifvögel liegt dabei primär eine Entwicklung des lokomotorischen Flug-Antriebs zugrunde, der als Prinzip der Höherentwicklung interpretierbar wird. Das kaschieren vielfache Neuanätze, Vernetzungen und alle drei Ebenen einschließende Konvergenzen, läßt sich aber – gestützt auf einen Fundus von mir weltweit ermittelter Funktio-

nalkonstellationen und Aktionsabläufe – nachvollziehbar und anschaulich begründen. Die effektive Ressourcenerschließung rückt dabei leistungsbezogen in den Mittelpunkt dieser Prozesse.

Damit bieten Greifvögel funktionell betrachtet alternative Modellvorstellungen zum genozentrischen Evolutionsdenken. Ihre Evolution verläuft stets opportunistisch, was nur erklärbar wird, wenn Arten nicht nur phyletisch, sondern, da duale Systeme, auch funktionell als optimierte und stabilisierte Leistungseinheiten erfaßt werden. Sie lassen sich folglich sowohl nach einem phyletischen als auch einem ökofunktionellen System ordnen, die in keiner direkten Beziehung zueinander stehen. Die Evolution stellt sich so im Phänotyp als polyphyletischer, Effektivitätsbezügen folgender Prozeß zur Leistungssteigerung dar.

Summary

Fundamentals of the functional evolution in birds of prey (Accipitriformes and Falconiformes)

Over the last two decades the phylogeny of the birds of prey in the former order Falconiformes was completely revised on the basis of molecular methods which led to an altered view of their systematics. The Accipitrides and Falcons (such as Accipitriformes and Falconiformes) were like New World Vultures and Secretary Bird, elevated into their own autonomous orders having no close phylogenetic relationship. This allows the clarification of an array of misconceptions caused by convergences. At the same time it offers a new understanding of motivations and functionally controlled operational sequences in the evolution of raptors.

Until today their development occurred, depending on global environmental changes (such as climate, continental structures, food supply, etc.) in three stages:

1. The first, rather inefficient primitive Accipitridae were above all forest dwellers

and developed approximately 50 million years (mya) ago.

2. These were followed by the „modern Accipitridae“ (approx. 20mya ago) which developed from a singular source and increasingly conquered the open grasslands. Their flight performance was superior, thought impossible to improve beyond a certain limit since they were „Interval flyers“.
3. The ultimate advance into the open airspace required changes from the falcon ancestors (having exist since about 20mya) which led to the modern Falcons of Genus *Falco* as enduring high speed pursuit hunters in the Pleistocen since around 1,8mya ago.

The improvement of the locomotoric flight performance is the fundamental principle in the evolution of birds of prey. This insight is often obscured by multiple new approaches that have cross-links and converge on all three levels. However, it is comprehensibly based on multiple functional constellations and sequences that I have observed and recorded around the world. The effective utilization of resources as part of the performance development thereby shifts into the centre of the evolutionary processes.

Birds of prey offer alternative concepts to the geneto-centric understanding of evolution from a functional point of view. Evolution is an opportunistic process which can only be appreciated if species are viewed as binary systems both on a phyletic and functional level (as optimized and stabilized performance units), respectively. Therefore species can be classified according to a phylogenetic and an ecofunctional system, which are in no direct relationship to each other. The evolution of the phenotype is a polyphyletic process dedicated to the increase in (flight) performance.

LITERATUR:

ALDERFER, J.(ed.) (2006): Complete Birds of North America. National Geographic Society. Washington, D. C.

ARNOLD, C. & M. WALLACE (1993): On the Brink of Extinction. The California Condor. San Diego, New York, London.

BAIRLEIN, F. (1996): Ökologie der Vögel. Stuttgart, Jena, Lübeck Ulm.

BAUMGART, W. (1978a): Funktionelle Aspekte des Artbegriffes bei Greifvögeln. Falke 25: 185-202.

BAUMGART, W. (1978b): Der Sakerfalke. N. Brehm-Bücherei, Bd. 514: 1-159.

BAUMGART, W. (1980): Steht der Schreiadler unter Zeitdruck. Falke 27: 6-17.

BAUMGART, W. (1985/86): Erörterungen zur Wanderfalkenfrage. Falke 32: 366-377, 402-412, 33: 18-27, 58-61.

BAUMGART, W. (1992): Die Arealgrenzen als Leistungsgrenzen und ihre Rolle im Artbildungsprozeß bei Vögeln (Modellvorstellungen). Falke 39: 9. 294-302.

BAUMGART, W. (1996): Functional aspects in the taxonomy of large falcons. Proc. Specialists Workshop, Abu Dhabi (UAE), 14th-16th Nov. 1965, S. 93-110.

BAUMGART, W. (1997a): Funktionelle Positionen und Taxonomie der Eigentlichen Falken (Gattung *Falco*). Mitt. Zool. Mus. Berl. 73, Suppl.: Ann. Orn. 21: 103-129.

BAUMGART, W. (1997b): 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 Neuseeland-

- falken *Falco novaeseelandiae* GMELIN 1788. Beitr. Gefiederkd. & Morph. Vögel 5: 1-26.
- BAUMGART, W. (1999): Bestehen ernährungs-mäßige Voraussetzungen für die dauerhafte Ansiedlung des Sakerfalken im zentralen Mitteleuropa. Orn. Mitt. 51: 156-163.
- BAUMGART, W. (2000): Zur Realität des Typs, Otto Kleinschmidt und konzeptionelle Trugschlüsse im arttheoretischen Denken des 20. Jahrhunderts aus greifvogelkundlicher Sicht. Greifvögel und Falkneri 1999: 143-170.
- BAUMGART, W. (2001): Europas Geier : Flugriesen im Aufwind. Wiebelsheim: AULA-Verlag (Sammlung Vogelkunde), ISBN 3-89104-641-3: 144 S.
- BAUMGART, W. (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. Greifvögel und Falkneri 2003: 148-169.
- BAUMGART, W. (2006a): *Accipiter*-Studien zur funktionellen Charakteristik von Kurzfangsperber und Sperber, *Accipiter brevipes* und *A. nisus*. Ornithol. Mitt. 58: 83-90.
- BAUMGART, W. (2006b): Begegnungen mit Wanderfalken (*Falco peregrinus*) und anderen Greifvögeln Nordamerikas – ihre ökofunktionellen Positionierungen im Vergleich zu europäischen Arten. Greifvögel und Falkneri 2004: 149-171.
- BAUMGART, W. (2007): Die Karakaras oder Geierfalken (Polyborinae) als funktionelle Vertreter von Krähenvögeln im südlichen Südamerika – nebst Anmerkungen zu anderen greifvogelkundlichen Besonderheiten dieses Subkontinents. Greifvögel und Falkneri 2005/2006: 174-192.
- BAUMGART, W. (2008): Was macht den Präriefalken *Falco mexicanus* zum Hierofalken? Greifvögel und Falkneri 2007: 154-192.
- BAUMGART, W. (2009): Die Ökofunktionelle Position der Gleitaare (*Elanus*). Greifvögel und Falkneri 2008: 62-66.
- BAUMGART, W. (2010): Beobachtungen an Neuwelt-Falken der Gattung *Falco* in Mexiko – unter besonderer Berücksichtigung des Fledermausfalken (*Falco rufigularis*). Ornithol. Mitt. 62: im Druck.
- BAUMGART, W. & L. LÜCKER (2008): *Elanus „ante portas“*. Ornithol. Mitt. 61: 91-102.
- BBC (2006): planet erde: Graswelten. DVD Staffel 2, Folge 2.
- BECKER, J. J. (1987): Revision of „FALCO“ ramenta WETMORE and the neogene Evolution of the Falconidae. Auk 104: 270-276.
- BERTALANFFY, L. VON (1948): Zu einer allgemeinen Systemlehre, Biologia Generalis, New York/Cambridge.
- BROWN, L. & D. AMADON (1968): Eagles, Hawks and Falcons of the World. Feltham.
- BUNCE, M., M. SZULKIN, H. R. L. LERNER, I. BARNES, B. SHAPIRO, A. COOPER & R. N. HOLDAWAY (2005): Ancient DNA provides new insights into the evolutionary history of New Zealands extinct giant eagle. PLoS Biol.3(1):e9.
- CADE, T. (1982): The Falcons of the World. London, Auckland, Sydney, Toronto, Johannesburg.
- CLARK, W. S. & R. A. G. DAVIES (2000): Taxonomic problems in African diurnal raptors. In: R. D. CHANCELLOR & B.-U. MEYBURG (eds.): Raptors at Risk: 121-133. WWGBP, Berlin, London & Paris and Hancock House, Surrey & Blaine.
- DEL HOYO, J., A. ELLIOT & J. SARGATAL (eds.) (1994): Handbook of the Birds of the World, Vol. 2. New World Vultures to Guineafowl. Barcelona.
- DOHRN, A. F. (1875): Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Funktionswechsels. Leipzig.
- EICHELBECK, R. (1999): Das Darwin-Komplott. München
- EIKAMP, H. (1990a): Fossile Vögel aus der Grube Messel. Greifvögel und Falkneri 1989: 66-68.
- EIKAMP, H. (1990b): Zur Entwicklungsgeschichte der Geier. Greifvögel und Falkneri 1989: 68-70.
- ELTON, C. (1927): Animal Ecology. London.
- FEDUCCIA, A. (1995): Explosive Evolution in Tertiary Birds and Mammals. Science 267 (5198): 637-638.
- FEDUCCIA, A. (2001): The problem of bird origin and early avian evolution. J. Ornithol. 142 Sonderheft 1: 139-147.
- FERGUSON-LEES, J. & D. CHRISTIE (2009): Die Greifvögel der Welt. Kosmos Stuttgart.
- FORD, H. A. (1999): Lebensräume und Anpassung. In: J. FORSHAW: Enzyklopädie der Vögel: 27-31. Augsburg.
- FOX, N. C. (1977): The biology of the New Zealand Falcon (*Falco novaeseelandiae* Gmelin 1788). PhD. Thesis, University of Canterbury.
- FOX, N. C. (1986): Der Neuseelandfalke (*Falco novaeseelandiae*). Deutscher Falkenorden 1986: 49-53.
- GLAUBRECHT, M. (2000): Frühe Konkurrenz für den Urvogel. Falke 47: 318-321.
- GLAUBRECHT, M. (2001): Neues zum Ursprung der Vogelfeder. Naturwiss. Rdsch. 54: 366-367.
- GOULD, S. J. (1998): Illusion Fortschritt. Die vielfältigen Wege der Evolution. Frankfurt/M.
- GRIFFITHS, P. E. (1993): Functional analysis and proper functions. British Journal for the Philosophy of Science 44: 409-423.
- GROSSMAN, M. L., J. HAMLET & S. GROSSMAN (1964): Birds of Prey of the World. London & New York.
- GRZIMEK, B. (1979): Vom Grizzlybär zur Brillenschlange. Kindler München.
- HACKETT, S. J., R. T. KIMBALL, S. REDDY et al. (2008): A Phylogenetic Study of Birds Reveals Their Evolutionary History. Science 320: 1763-1768.
- HAFFER, J. (1997): Essentialistisches und evolutionäres Denken in der systematischen Ornithologie des 19. und 20. Jahrhunderts. J. Orn. 138: 61-72.
- HAFFER, J. (1998): Artkonzepte in der heutigen Zoologie. Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden 50. Suppl. 11 (100 Jahre Art-Konzepte in der Zoologie): 9-19.
- HAFFER, J. (2001): Die STRESEMANN'sche Revolution in der Ornithologie des frühen 20. Jahrhunderts. J. Ornithol. 142: 381-389.
- HARTERT, E. (1912/21): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Bd. 2. Berlin.320, No. 5884: 1763-1768.
- HELBIG, A. J., I. SEIBOLD, W. BEDNAREK, P. GAUCHER, D. RISTOW, W. SCHARLAU, D. SCHMIDL & M. WINK (1994): Phylogenetic relationships among Falcon species (genus *Falco*) according to DNA sequence variation of the cytochrome b gene. in B.-U. MEYBURG & R. D. CHANCELLOR (eds.): Raptor Conservation Today. S. 593. WWGBP/The Pica Press.
- HELBIG, A. J., A. KOCUM, I. SEIBOLD & M. J. BRAUN (2005a): A multi-gene phylogeny of aquiline eagles (Aves: Accipitriformes) reveals extensive paraphyly at the genus level. Mol. Phylogenet. Evol. 35 (2005): 147-164.
- HELBIG, A. J., I. SEIBOLD, A. KOCUM, D. LIEBERS, J. IRWIN, U. BERGMANIS, B.-U. MEYBURG, W. SCHELLER, M. STUBBE & S. BENSCH (2005b): Genetic differentiation and hybridisation between greater and lesser spotted eagles (Accipitriformes: *Aquila clanga*, *A. pomarina*). J. Ornithol. 146: 226-234.
- HERMANN, A. (1984): Wie die Wissenschaft ihre Unschuld verlor. Frankfurt/M; Berlin; Wien.
- HERZOG, A., H. HÖHN & B. MATERN (1986): Zytogenetische Untersuchungen an Falconiformes und Ciconiiformes. Z. Jagdwiss. 32: 84-90.
- HOLLANDS, D. (1997): Die Greifvögel Australiens – eine Einführung. Greifvögel und Falkneri 1995: 73-80.
- HOLLANDS, D. (2003): Eagles, Hawks and Falcons of Australia, 2. Edition. Melbourne.
- HUNTINGTON, S. P. (2006/2007): Kampf der Kulturen. Spiegel Verlag Hamburg.
- INZUNZA, E. R., S. W. HOFFMAN, L. J. GOODRICH & R. TINGAY (2000): Conservation Strategies for the World's Largest Known Raptor Migration Flyway: Veracruz the River of Raptors. In: R. D. CHANCELLOR & B.-U.

- MEYBURG eds. (2000): Raptors at Risk, WWGBP/Hancock House, S. 591-596.
- JAEGER, H. (1983): Warum die Saurier ausstarben – ein spektakuläres Ende? Wochenpost Nr. 1/83: 16-17.
- JAEGER, H. (1986): Die Faunenwende Mesozoikum/Känozoikum – nüchtern betrachtet. Zeitschr. Geolog. Wiss. 14(6): 629-656.
- JOHNSON, J. A., R. T. WATSON & D. P. MINDELL (2005): Prioritizing species conservation: does the Cape Verde kite exist? Proc. Royal Soc. B272: 1365-1371.
- KEYNES, J. M. (1936): The General Theory of Employment, Interest and Money. p. VII. Harcourt, Brace, New York.
- KOEPKE, H.-W. (1971-1974): Die Lebensformen. Krefeld.
- KOCUM, A. (2006): Phylogeny der Accipitriformes (Greifvögel) anhand verschiedener nuklearer und mitochondrialer DNA-Sequenzen. Diss. Univ.-Greifswald. 260 Seiten.
- KÖNIG, C. (1982): Zur systematischen Stellung der Neuweltgeier (Cathartidae). J. Orn. 123: 259-267.
- KUHN, W. (1989): Darwin im Computerzeitalter: das Ende einer Illusion. Berneck, CH.
- LEISLER, B. & H. WINKLER (1991): Ergebnisse und Konzepte ökomorphologischer Untersuchungen an Vögeln. J. Orn. 132: 373-425.
- LERNER, H. R. L. & D. P. MINDELL (2005): Phylogeny of Eagles, Old World Vultures, and other Accipitridae based on nuclear and mitochondrial DNA. Mol. Phyl. Evol. 37: 327-346.
- LERNER, H. R. L., M. C. KLAVER & D. P. MINDELL (2005): Molecular phylogenetics of the Buteonine birds of Prey (Accipitridae). Auk 304 (2): 304-315.
- MARCHANT, S. & P. J. HIGGINS (eds.) (1993): Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic Birds. Vol. 2. Melbourne.
- MARTENS, J. & N. BAHR (2007): Dokumentation neuer Vogel-Taxa – Bericht für 2005. Vogelwarte 45: 119-134.
- MAYDEN, R. L. (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. (1998): Gedanken zum Art-Problem. – Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden Bd. 50/Suppl., Nr. 11: 6-8.
- MAYR, E. (2002): Die Autonomie der Biologie. Naturwiss. Rdsch. 55: 23-29.
- MURAWSKI, H. & W. MEYER (2004): Geologisches Wörterbuch. 11. Aufl. München Heidelberg.
- MEYBURG, B.-U. & C. MEYBURG (2007): Post-fledging behaviour and outward migration of a Hybrid Greater x Lesser Spotted Eagle (*Aquila clanga* x *A. pomarina*). J. Raptor Res. 41 (2): 165-170.
- MEYER, A. (1994): Shortcomings of the cytochrome b gene as a molecular marker. Trends Ecol. Evol. 9: 278-288.
- MUNDY, P., D. BUTCHART, J. LEDGER & S. PIPER (1992): The Vultures of Africa. London.
- NITTINGER, F., E. HARING, W. PINSKER, M. WINK & A. GAMAUF (2005): Out of Africa? Phylogenetic relationship between *Falco biarmicus* and the other hierofalcons (Aves: Falconidae). J. Zool. Syst. Evolutionary Res. 43: 321-331.
- NOWAK, E. (2003): Professor ERWIN STRESEMANN (1889-1972) – ein Sachse, der die Vogelkunde in den Rang einer biologischen Wissenschaft erhoben hat. VSO Hohenstein-Ernstthal.
- OLSEN, P. (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.
- OLSON, S. L. (1985): The fossil record of birds. In FARNER, D. S., J. R. KING & K. J. PARKES (Eds): Avian Biology, vol. 8. Academic Press, New York, pp. 79-252.
- PAWELZIG, G. (1985): Polyfunctionality of structures – a fundamental condition for development and evolution. In: J. MLIKOVSKÝ & V. J. A. NOVÁK: Evolution and Morphogenesis: Praha: 247-251.
- RAIKOW, R. J. & A. H. BLEDSOE (2000): Phylogenie and Evolution of the Passerine Birds. BioScience 50: 487-499.
- SAAR, C (2004): Die Wanderfalken-Auswilderung des DFO. In: H. SCHÖNEBERG: Falkneri. Der Leitfaden für Prüfung und Praxis: 94-96. 2. Aufl., Darmstadt.
- SEIBOLD, I., A. J. HELBIG & M. WINK (1993): Molecularsystematics of Falcons (Family Falconidae). Naturwissenschaften 80: 87-90.
- SEIBOLD, I. (1994): Untersuchungen zur molekularen Phylogenie der Greifvögel anhand von DNA-Sequenzen des mitochondrialen Cytochrom b Gens. PhD Dissertation, Heidelberg University.
- SEIBOLD, I. & A. J. HELBIG (1995): Evolutionary history of New and Old World vultures inferred from nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 350: 163-178.
- SENGLAUB, K. (1978): Vorgeschichte und Herausbildung der „Synthetischen Theorie der Evolution“ und der Anteil der ornithologischen Systematik. Mitt. Zool. Mus. Berlin, Bd. 54, Suppl., Ann. Orn. 2: 35-56.
- SLIKAS, B. (2003): Overview Hawaii Birds: Lessons from a rediscovered Avifauna. Auk 120: 953-960.
- TALEB, N. N. (2008): Der Schwarze Schwan. München.
- TOEPFFER, G. (2005): Teleologie. In.: U. Krohs & G. TOEPFFER: Philosophie der Biologie. Frankfurt a. M.: 36-52.
- WAGNER, M. (1889): Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Basel.
- WARTER, S. L. (1976): A new Osprey from the Miocene of California (Falconiformes: Pandionidae). Smithsonian. Contrib. Palaeobiol. 27: 133-139.
- WATTEL, J. (1973): Geographical Differentiation in the Genus *Accipiter*. Publ. Nuttall Ornithol. Club 13: 1-231.
- 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: 216-247. Barcelona.
- 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., 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: 29-48, ADENEX-WWGBP Berlin & Mérida.
- WINK, M. & P. HEIDRICH (1999): Molecular Evolution and Systematics of the Owls (Strigiformes). In: C. KÖNIG, F. WEICK & J.-H. BECKING: Owls: 39-57, Pica Press Sussex.
- WINK, M. & H. SAUER-GÜRTH (2004): Phylogenetic Relationships in Diurnal Raptors based on nucleotide sequences of mitochondrial and nuclear marker genes. In: R. D. CHANCELLOR, B.-U. MEYBURG: Raptors Worldwide: 483-498. WWGBP/MME Berlin & Budapest.
- WOLTERS, H. E. (1975/82): Die Vogelarten der Erde. Hamburg & Berlin.
- WORTHY, T. H. & R. N. HOLDAWAY (1994): Quaternary fossil faunas from caves in Takaka Valley and on Takaka Hill, northwest Nelson, South Island, New Zealand. Journ. Royal Soc. New Zealand 24: 297-392.