

WOLFGANG BAUMGART

Zur Funktional- und Leistungs-differenzierung innerhalb der Hiero-, Wander- und Baumfalken-Gruppe – artkonzeptionelle Realitäten außerhalb des genetischen Bereichs

Dem Andenken an Dr. Klaus Dietrich Fiuczynski (21. Februar 1938 – 23. Juni 2014) gewidmet, der uns als engagierter Greifvogelforscher vor allem durch seine fundierten Beiträge zur Biologie des Baumfalken in Erinnerung bleiben wird.

1. Die Neuordnung der Greifvogelsystematik im Ergebnis molekularer Befunde – Chancen und Fehlentwicklungen

Die molekulare Revolution in der Systematik brachte mit dem direkten Zugriff auf das Genom vordem nicht erahnte Fortschritte in der Aufklärung von Verwandtschaftsbeziehungen und Evolutionsabläufen. Zugleich wurde es aber auch möglich, sichere Verwandtschaftsausschlüsse zu führen, konspezifische von konvergent entstandenen konfunktionellen Beziehungen zu trennen und so eine sichere Grundlage für ökofunktionelle Betrachtungen zu schaffen.

Die damit zunehmende Dominanz der Genetik in der Systematik hatte aber auch ihre Schattenseiten, indem sie zur Vernachlässigung anderer Betrachtungsweisen führte. Es schien zur Festlegung eines taxonomischen Status bald schon ausreichend, lediglich Klarheit über den Grad der genetischen Differenzierung zu erlangen. Damit wurde, sofern diese ausreichend groß erschien, vielfach Unterarten oder gar Populationen Art-rang zugebilligt. Biologische Daten zu Morphologie und Verhalten, vor allem aber das Vorliegen artisolierender Mechanismen im ökofunktionellen Bereich, die in der Regel unter recht aufwendigen Bedingungen im Freiland zusammengetragen werden müssen, schienen nicht mehr so

wichtig, wenn sich im Labor Entscheidungsmöglichkeiten abzeichneten.

All das geschah in nicht immer und für jeden nachvollziehbarer Form und Orientierung an Artkonzepten (vgl. HAFFER 1992b, 1998, MARTENS 2012 u. a.), wobei im deutschsprachigen Raum vornehmlich das Biologische (BSC), im englischsprachigen Raum das Phyletische Artkonzept (PSC) zugrunde gelegt wird. Ihrem Wesen nach handelt es sich dabei eher um „Arterkennungs-Konzepte“. Darüber hinaus gibt es aber noch eine Reihe anderer solcher Konzepte. MAYDEN (1997) listet, ohne Vollständigkeit zu erreichen, davon über zwanzig auf, die zur Anwendung kommen können. Allein diese Vielfalt spiegelt, so STEPHAN (1990), schon einen unbefriedigenden Kenntnisstand über die objektive Realität der Art wider. Damit stößt unser Fortschrittsstreben trotz der nun bestehenden erheblich erweiterten Möglichkeiten zugleich wieder an Grenzen, die ohne Lösung des Artproblems (s. MAYR 1998a, 1998b) kaum zu überschreiten sind.

2. Bedeutung funktioneller Aspekte für artliche Existenz und Artbildung

Die oft alleinige Orientierung an genetischen Befunden klammert zwangsläufig die halbe Realität aus. Denn nach an Greifvögeln gewonnenen Erkenntnissen sind Arten duale Systeme, die ne-

ben dem genetisch-evolutionären gleichberechtigt auch ein ökofunktionelles Kompartiment in Form ihrer Ökofunktionellen Position (ÖFP) aufweisen (s. u.). Beide formen Arten weitgehend unabhängig voneinander und ohne direkte Korrelation, was sich auch in unterschiedlichen Aspekten der artlichen Existenz sowie von Artbildung und zwischenartlicher Abgrenzung niederschlägt (s. BAUMGART 1998). Geringe genetische Differenzierungen können dabei weitreichende funktionelle und damit auch taxonomische Konsequenzen und umgekehrt haben, worauf noch in konkreten Fällen einzugehen sein wird.

Diesen Dualismus bringt die folgende, seit 1978 von mir wiederholt aktualisierte Art-Definition in der nunmehr jüngsten Fassung zum Ausdruck (s. BAUMGART 1978a, 1998, 2014):

„Arten sind optimierte und stabilisierte biologische Leistungs- und Effektivitätseinheiten monophyletischer Genese und genetischer Kompatibilität, die den eigenständigen Erschließungsanforderungen eines Ressourcenbereichs im Rahmen ihrer ÖFP adäquat gerecht werden und so ihre Existenz absichern. Sie unterliegen als Qualitäten im biologischen Evolutionsprozess der Selbstabgrenzung und Selbstklassifizierung.“

Danach reicht es letztlich allein nicht aus, artisolierende Mechanismen aufzuzeigen. Vielmehr kommt es mit Blick auf Arten als optimierte und stabilisierte Leistungseinheiten darauf an zu ermitteln, worauf ihre umweltseitig erforderliche qualitative Eigenständigkeit in der Ressourcenerschließung beruht, wie sie durch Optimierung effektiv geformt und durch Typisierung stabilisiert werden können. Diese schlägt sich morphologisch in einer strengen Fixierung der Maße leistungsrelevanter Gefieder-Parameter (Flügel- und Schwanzmaße, aber auch von Einzelfedern) nieder, deren Variabilitätskoeffizient (V) – wie ECK (2000) nicht nur unter Bezug auf KLEINSCHMIDT, sondern auch auf STRESEMANN und MAYR aufzeigt – in der Regel als Standardabweichung nur um bis zu $\pm 3\%$ vom Mittelwert abweicht. Diese Variationsbreite wird dabei populationspezifisch mit Millimetergenauigkeit eingehalten. Entsprechend

lassen sich **Typen als Ausdruck einer morphologischen Manifestation eines komplex optimierten lokomotorischen Grundleistungspotentials von Modulcharakter** definieren, was als Realität außerhalb aller antidarwinistischen und religiösen Befindlichkeiten liegt (BAUMGART 1997c, 2000c, 2000d, 2001, 2008b).

So offenbart sich letztlich auch, was durch artliche Isolation an optimierten Funktional- und Leistungskonstellationen zu bewahren ist. Das kann am Beispiel von Greifvögeln deshalb gut veranschaulicht werden, weil ihre jagdlichen Leistungsprofile im primär lokomotorischen, weniger im physiologischen und Verhaltensbereich angelegt, auch ohne übermäßigen methodischen und apparativen Aufwand gut zu erfassen sind. Dazu habe ich über einen Zeitraum von nunmehr gut siebzig Jahren die meisten der hier zu betrachtenden Falken nahezu weltweit aufgesucht, um vor Ort aus eigener Anschauung Beobachtungsdaten über ihre Lebensraumeinbindung und ihr jagdliches Agieren zusammenzutragen und daraus zugleich Funktional- und Leistungskonstellationen abzuleiten.

„Gewißheit erhält man nicht mit dem Ohr“ postulierte der Stauferkaiser Friedrich II., womit er das Erfordernis eigener Anschauungen und Erkenntnisse gegenüber überlieferten unterstrich. Das trifft in besonderem Maße auf vieles zu, was in der Literatur – oft lückenhaft und widersprüchlich zusammengestellt – zu Funktionalbezügen und -konstellationen mitgeteilt wird. Ohne sich dazu vor Ort ein eigenes Bild gemacht zu haben, sind dann weitreichendere Wertungen unmöglich. Gravierende Fehleinschätzungen werden im Schrifttum oft Jahrzehnte, oder wie im Falle der Fiktion des „Altaifalken“ nun schon ein gutes Jahrhundert weitergereicht.

3. Funktional- und Leistungskategorien bei Falken (Gattung *Falco*)

Um überhaupt einen Einstieg in den bisher wenig beachteten Ökofunktional-Bereich zu finden, bedarf es der Schaffung geeigneter Rahmenbedingungen und Systembezüge. Diese bieten sich auf überraschende Weise im keineswegs evolutionstheoretisch angelegten Formenkreiskonzept

von Otto KLEINSCHMIDT. Das ist bei anderen superspezifischen Begriffsbildern wie Rassen- und Artenkreis, Superspezies oder der Zoogeographischen Art, kurz Geospezies genannt, nicht der Fall (s. ECK 1970, 1978, 1996). Anders als von KLEINSCHMIDT und vielen seiner Zeitgenossen angenommen, stehen Formenkreise – sofern ihr Bezug zur ökofunktionellen Positionierung von Arten hergestellt wird – nicht im Gegensatz zum phyletischen Artbegriff, sondern reflektieren die andere, funktionelle Seite artlicher Realität. Statt sich konträr auf „entweder Arten oder Formenkreise“ (KLEINSCHMIDT 1900) festzulegen, sollten beide dualistisch im Kontext „Art und Formenkreis“ betrachtet werden (BAUMGART 2010a).

KLEINSCHMIDT ermittelte seine Formenkreise durch umfassende und akribische morphometrische Untersuchungen und die dabei von ihm für zusammengehörige Arten ermittelten Typisierungen waren nichts anderes als Ausdruck von Funktional- und Leistungsanalogien, die sich für systematische und evolutionstheoretische Erörterungen als völlig ungeeignet erweisen sollten (BAUMGART 1994, 1996, 2000a, 2000b). Doch das war seinerzeit noch unverständlich. Man sah in Formenkreisen stets nur Verwandtschaftsgruppen, die man zumeist lediglich anhand von Gefiedermerkmalen diagnostizierte. Daß sie trotzdem polyphyletisch zusammengesetzt sein können, wurde erst mit der Einführung molekularer Methoden wirklich exakt belegbar.

Damit waren für das Zustandekommen von Formenkreisen weitere, auch evolutionstheoretisch in den Darwinismus integrierbare Erklärungsansätze gefordert. Diese ergaben sich, als offenbar wurde, daß Formenkreise zugleich **Öko-funktionelle Positionen (ÖFP)** verkörpern, die als zweites leistungs- und effektivitätsbezogenes Kriterium artlicher Realität – ohne phyletische und Verwandtschaftsbeziehungen berücksichtigen zu müssen – den Platz einer Art im ökologischen Beziehungsgefüge auf der Grundlage ihres komplex optimierten, morphologische, physiologische und Verhaltens-Kriterien einschließenden Leistungsprofils umreißt. Dieses ermöglicht Arten die effektive Nutzung eines raum-zeitlich existierenden,

eigenständige Erschließungsformen erfordernden, umweltbedingten Nahrungsangebots (BAUMGART 1978a, 1991a, 1997a, 1997b, 1998, 2014).

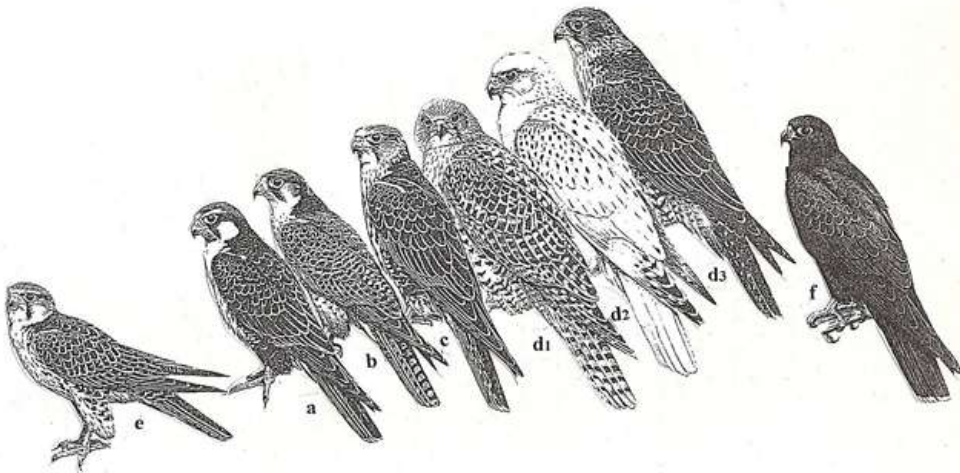
In Anlehnung an Immanuel Kant bezeichnete Kleinschmidt seine Formenkreise als Realgattungen („natural kinds“). Bis heute fehlt jedoch im biologischen Bereich eine eindeutige Erklärung für dieses Begriffsbild. Mit Gattungen der phyletischen Systematik haben sie wegen vielfach fehlender Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den so erfassten Arten nichts gemein. Funktionell und leistungsmäßig betrachtet ergibt sich nun eine veränderte Sicht auf diese Problematik, indem sich Formenkreise als Funktional- und Leistungskategorien darstellen (BAUMGART 1978a, 1998, 2014).

Denn die Formenkreise *Falco Hierofalco* und *F. Peregrinus* sind in ihren Leistungskonstellationen klar getrennt. Zwischen letztgenanntem und *F. Subbuteo* besteht dagegen Übereinstimmung, liegt zwischen ihnen doch nur eine größenkorrelierte Aufspaltung vor. Das ermöglicht es auch, die sie einenden grundlegenden Funktional- und Leistungsanalogien zu ermitteln. Bei ihrer wechselseitigen Abgrenzung spielen Leistungsunterschiede und -inkompatibilitäten die entscheidende Rolle. Sie treten zumeist viel früher als genetische, eine Sterilitätsbarriere bewirkende Inkompatibilitäten ein (s. 4.3.4.). Das ermöglicht es auch, die interne Diversität von Formenkreisen nicht nur genetisch, sondern auch – und das ist das Anliegen dieser Darstellung – funktionell zu erklären, warum „der Wanderfalke“ weltweit als eine Art klassifiziert wird, während die Lokalformen sowohl von Hiero- als auch Baumfalken nahezu problemlos artlich getrennt werden können.

3.1. Die im Formenkreis *Falco Hierofalco* zusammengefaßten Arten

Die Realgattung des Jagdfalken belegte KLEINSCHMIDT (1901) mit dem Formenkreis-Namen *Falco Hierofalco*¹. Dieser Formenkreis schließt

¹ Der Name Hierofalke bzw. Hierofalken wurde ins Deutsche (und auch in andere Sprachen übernommen), obwohl Jagdfalken an sich zutreffend wäre. Die Berechtigung dafür sehe ich darin, daß als Jagdfalke oft nur der Gerfalke gilt und Hierofalken als Gruppenbezeichnung sowohl umfassender als auch eindeutiger erscheint.



Der Formenkreis *Falco Hierofalco* umfaßt folgende Großfalken; Laggar- (a), Lanner- (b), Saker- (c) und Gerfalken (d1 = graue, d2 = helle und d3 = dunkle Morphe) sowie den Prärie- (e) und den Rußfalken (f). Nur die ersten vier von ihnen sind monophyletisch, die anderen beiden entfernter verwandt und somit paraphyletisch. Der Formenkreis ist somit keine phyletische, sondern eine Funktional- und Leistungskategorie in Form eines konfunktionellen Artenverbundes mit übereinstimmender Ökofunktionaler Position (ÖFP). Die jeweiligen Falken vertreten sich regional als Verfolgungsjäger im bodennahen Raum des offenen Geländes. Abbildungsvorlagen nach DEL HOYO et al. 1994

– so KLEINSCHMIDT (1933–1937) – den Gerfalken *Falco gyrfalco* (Circumpolar), Altaifalken *F. altaicus* (Altai), Sakerfalken *F. cherrug* (Zentralasien bis Donau), Präriefalken *F. mexicanus* (N-Amerika), Laggartalken *F. jugger* (Indien), Lannerfalken *F. biarmicus* (Afrika und S-Europa) sowie (mit ? versehen) den Rußfalken *F. subniger* (Australien) ein. Diesen großen, von ihm als geographische Vertreter einer Art betrachteten langschwänzigen „Edelfalken“ standen die kurzschwänzigen Wanderfalken gegenüber. Diese Gruppierung wurde später auch in anderem Kontext als Super- oder Geospezies erfaßt. Bis auf den Altaifalken, in dem DEMENTJEW & SHAGDARSUREN (1964) – nachdem sein Status lange unklar geblieben war – proportionsbezogen einen meist dunkelmorphigen Saker sahen, sind die anderen noch als eigenständige Arten anerkannt. Damit relativieren sich auch frühere Klassifizierungsansätze, nach denen es sich bei diesen Falken um eine polytypische Art handeln sollte (s. BAUMGART 1991a).

3.1.1 Die genetische Diversität der Hierofalken

Überraschendes erbrachten dann erste molekulare Befunde (SEIBOLD et al. 1993, HELBIG et al. 1994 u. a.). Danach stand der Präriefalke dem Wanderfalken verwandtschaftlich näher als den ihm phänotypisch so ähnlichen Ger-, Saker-, Lanner- und Laggartalken. Über den Status des Rußfalken besteht noch keine rechte Klarheit, obwohl WINK et al. (2006) seine Placierung an der Basis des Hierofalken-Stammes für belegt ansehen. Vom Sakerfalken gibt es zudem mehrere Genotypen mit bis zu 12 % reichenden Differenzen. Diese weisen als Beleg für eine enge Verwandtschaft Haplotypen von Ger-, Lanner- und Laggartalken auf. Ein anfangs ermittelter, dem Wanderfalken nahestehender Genotyp ließ sich später wohl nicht bestätigen. Trotz dieser beachtlichen Diversität sind die einzelnen Genotypen des Saker in ihrer Verbreitung weder geographisch noch phänotypisch zu orten. Inzwischen ist im Hierofalken-Komplex ein wahres Haplotypen-Netzwerk belegbar und nicht einmal klar, ob

die vier altweltlichen Arten wirklich monophyletischer Abstammung sind (NITTINGER 2004).

Innerhalb der Hierofalken bewegt sich die genetische Divergenz zwischen Saker- und Gerfalken um 0,2–0,3 % (HELBIG 2000). Zwischen Lanner und Gerfalken sind sie geringfügig höher. In der Control region (CR) – dem variabelsten Abschnitt der mitochondrialen DNA-Moleküle – erreichten die Divergenzen zwischen den vier altweltlichen Hierofalken nach NITTINGER et al. (2005) 0,2–1,9%. Gegenüber dem Präriefalken erhöhten sie sich dagegen auf 3,6–5,1%.

Bei dieser Diversität bereitet es teilweise Schwierigkeiten, auf genetischer Grundlage zu Festlegungen über den Artstatus der hier betrachteten Arten zu kommen. Denn es gibt weder eine artanzeigende genetische Konstellation, noch eine artliche Abgrenzung signalisierende Sequenzdifferenz. Daraus folgt, daß Ableitungen im genetischen Bereich stets nur im Vergleich und unter Hinweis auf ermittelte Unterschiede möglich sind. Der Grenzbereich genetischer Differenzierungen zwischen Unterarten und eng verwandten Arten variiert in der Regel zwischen 0,6–2,4% der Cytochrom b Sequenz (SEIBOLD 1994), was in Einzelfällen kaum Statusfestlegungen zuläßt. Rein orientierend nimmt man heute eine Sequenzdivergenz von 2% – oft als die „magische 2%“ bezeichnet – als Ausdruck einer längeren Separierung und artlicher Eigenständigkeit an. 4% gelten schon mit hoher Sicherheit als artabtrennend (MARTENS 2012). Doch dieser Wert wird – wie am Sakerfalken mit bis zu 12% aufgezeigt – bisweilen deutlich überschritten. Die genetischen Distanzen zwischen morphologisch abgesicherten „guten Arten“ können dagegen auch minimal sein, ja gegen Null tendieren.

Daraus folgt eine Verunsicherung bei der genetischen Abgrenzung der Hierofalken. Noch heute wird der Artstatus der einzelnen Formen bisweilen bezweifelt und im Sinne von KLEIN-SCHMIDT oder anderen Vertretern der klassischen Ornithologie diesen Falken nur der Status von sich geographisch vertretenden Unterarten einer Art zugebilligt. Dann werden die anstehen-

den Ordnungsprobleme aber lediglich auf die Unterart-Ebene verlagert.

In Verbindung damit sei auch noch auf die genetischen Divergenzen von bis zu 2,0% zwischen alt- und neuweltlichen Merlingen hingewiesen, auf deren Grundlage eine artliche Trennung diskutiert wird (WINK & SAUER-GÜRTH 2004, WINK et al. 2007). Für eine genetische Inkompatibilität dürfte das aber nicht ausreichen und ökofunktionell zeichnet sich dafür keine Handhabe ab (s. 3.1.2.).

3.1.2. Die Verbindlichkeit ökofunktioneller Kriterien

Anders als im genetischen Bereich sind die einzelnen Hierofalken-Arten gut zu erfassen, wenn man über die oft hochgradig variablen Gefiedermerkmale weitere Kriterien einbezieht. Dazu gehören in erster Linie Proportionsmerkmale. So liegt der Schwanz-Flügelindex bei Hierofalken über, bei Wanderfalken stets unter 50%. Mein Hierofalken-Verständnis beruht vor allem auf meiner Vertrautheit mit dem Sakerfalken, mit dem ich mich seit der Aufnahme eines Studiums der Veterinärmedizin in Bulgarien in den 1960er Jahren intensiv befasste.

In diesem Land fand ich erste Brutplätze aber nicht – wie erwartet – in der Donau-Ebene sondern in den oft sturmgepeitschten Kammlagen des Balkans. Diese Gebirgs-Reviere glichen zudem denen der Art im später besuchten Zentralasien. Zur Abrundung meines „Saker-Verständnisses“ trug letztlich ein mehrjähriger Aufenthalt im Nahen Osten mit Kontakten zu den Falkenfängern und -händlern in der Syrischen Wüste bei (BAUMGART 1984, 1985).

Trotz unterschiedlicher Strukturierung wissen die Lebensräume des Sakers immer prinzipielle Übereinstimmungen auf. Es handelte sich stets um weitgehend offene Landschaften mit zur Brutzeit ernährungssichernden Vorkommen an tagaktiven Kleinsäugetern (Ziesel, Pfeifhasen, Wühl- und Rennmäuse) und Reptilien, an die sich die Falken zur Nutzung des Überraschungsmomentes im flachen und ungemein schnellen Flug anpirschten. Die Beute wurde dann meist im



Typischer; oberseits ungebänderter Donausaker Falco cherrug cyanopus mit geschlagener Taube.

FOTO: T. PRÖHL focus-natur.de

Überfliegen mitgerissen. Auch Vögel konnten auf diese Weise sowohl am Boden als auch im Auffliegen oder im rasanten flachen Nachsetzen recht effektiv erbeutet werden. Dabei blieben die Falken aber meist im bodennahen Bereich und anwartend stiegen sie selten höher als 50 bis 100 m auf.

In Verallgemeinerung dieser Beobachtungen ließ sich das Leistungsprofil des Sakerfalken wie folgt umreißen. Als **mittelgroßer Verfolgungsjäger im bodennahen Raum des offenen Geländes** war er im **Jagdflug sehr ausdauernd und schnell** sowie zugleich **hochgradig eigenbeschleunigend und wendig**. Im teilweise 15–20 Minuten währenden horizontalen Verfol-



Aus den seit den 1950ern zunehmend intensiv landwirtschaftlich genutzten Niederungen war der Saker in den 1960ern fast verschwunden. Erst nach Jahren entdeckte ich beachtliche Zieselvorkommen in den Kammlagen des Balkangebirges (im Hintergrund der 2376 m hohe Botev-Gipfel), die auch dem Sakerfalken – anders als bis dahin für Europa bekannt – ein Brüten im Hochgebirge ermöglichten.

FOTO: RASHEV at bg. wikipedia
GNU Free Documentation License



Sakerfalke im für ihn charakteristischen flachen Jagdflug im offenen Gelände.

FOTO: T. PRÖHL focus-natur.de

gungsflug konnte er um 150 km/h erreichen. Das entspricht den umweltseitigen Anforderungen dieses Jagdraumes, der als Umweltsegment mit Nischencharakter in teilweise graduell unterschiedlicher Ausformung als Steppe und Halbwüste mit geringer Vegetationshöhe im Gesamtareal der Art vorliegt. Geringe Niederschlagsmengen (<500 mm jährlich) und/oder eine hohe Wasserdurchlässigkeit des Untergrundes – etwa in Karstgebieten – sind dafür entscheidend.

Diese Kombination von Umweltgegebenheiten und entsprechendem Leistungsprofil war vor Ort auch bei allen anderen Hierofalken festzustellen, selbst wenn sie sich in Größe, Färbung und Zeichnung, Lebensraumstruktur und –tönung, vor allem aber bezüglich des Nahrungsangebotes erheblich unterschieden. Hier waren Größe, Erjagbarkeit und jahreszeitliche Präsenz der für sie wichtigsten Beutetiere entscheidend. Der bodennahe Raum reichte dabei meist auch nicht weiter als 30–50 m über den Grund. Das limitierte die Geschwindigkeitsentfaltung, wurde aber durch Anpirsch- und Überrumpelungs-

Strategien wettgemacht. Eine dem Untergrund angepaßte Gefiedertönung war dabei folglich von entscheidender Bedeutung.

Lannerfalken, die ich im Nahen Osten, Südafrika und auch auf Sizilien beobachtete, agierten – obwohl hier überwiegend Vogeljäger – ähnlich. Da deutlich leichter, war ihr Steigvermögen im vertikalen Verfolgungsflug ausgezeichnet. An den hoch aufragenden Klippen im Inneren Siziliens nutzten sie den bodennahen Raum bei der Jagd auf Tauben, Dohlen, Turm- und Rötelfalken gewissermaßen in der Vertikalen, oft hunderte Meter über dem Grund. Dabei stießen sie aber kaum, wie die hier gleichfalls ansässigen Wanderfalken weit in den freien Luftraum vor.

Das Leistungsprofil des Laggarfalken, den ich bisher nicht in Freiheit erlebte, dürfte ähnlich konzipiert sein, denn als Beizvogel wird er oft mit dem Lanner verglichen. Zu den von ihm bevorzugten Beutetieren gehört die Indische Dornschwanzagame (*Uromastix hardwickii*), die auch für hier überwinternde Saker wichtig



Die mit ihren Herden die Syrische Wüste durchstreifenden Beduinen führen meist auch einige Locktauben mit sich und können so recht erfolgreich durchziehende oder überwinternde Falken, vor allem Saker, für den Falkenhandel mit den Emiraten fangen.



*Falkenhändler von Ruhaybe mit sehr hellen, der Nominatform *Falco ch. cherrug* nahekommenden Sakerfalken bzw. einem Vogel mit für die östliche Unterart *F. ch. milvipes* charakteristischer Oberseitenbänderung.*



Falkenhändler mit ihrem Saker-Angebot in ihrem Office auf dem Souk von Damaskus.

FOTOS: VERFASSEN



Lannerfalke *Falco biarmicus feldeggii* aus dem Mittelmeerraum.

FOTO: W. SUETENS

ist. Eine vergleichbare Bedeutung haben Dornschwanzagamen zudem für nordwestafrikanische Lanner (*F. biarmicus erlangeri*).

Etwas anders liegen die Verhältnisse bei dem relativ schweren Gerfalken mit seinem knappen Flugapparat und der ernährungsmäßigen Ausrichtung auf Schneehühner, deren Anteil auf den Beutelisten regional zwischen 50–90 % variiert (CADE 2011). Beobachtungen auf der Varanger-Halbinsel, im Bereich des Nordkaps und zuletzt in Alaska zeigten jedoch unter Betonung eines äußerst rasanten horizontalen Verfolgungsfluges das gleiche Grundleistungspotential. Dabei setzt der Falke zu seinen Jagdflügen aber oft aus wesentlich weiterer Entfernung und einem Anwarten in mehreren hundert Metern Höhe an. Deckung boten ihm dabei sowohl Wolkenbänke als auch Berggrate. Sein hohes Gewicht und der knappe Flugapparat vermitteln dem Falken gravitationsbegünstigt eine beachtliche Beschleunigung und Geschwindigkeit. Die sich oft über weite Entfernungen hinziehenden Jagdflüge sind – wie beim Wanderfalken – nur selten in ihrem Gesamtverlauf zu erfassen.

An einem Gerfalken-Horst auf der Seward-Halbinsel in Alaska erlebte ich am 25. Juni 2009, wie der Terzel bis zum späten Nachmittag keine Beute brachte. Das Weib gab dann seine Warteposition am Horst auf und suchte die Talseiten im

Umkreis von gut einem Kilometer in rasanten Flügen ab, tauchte dabei teilweise auch in die Vegetation ein. Offenbar ging es darum, ein Erdhörnchen zu überraschen oder einen Vogel aufzuscheuchen. Dafür war der Grundbewuchs von der Jahreszeit her aber wohl schon zu hoch und auch zu dicht. Im Winter haben diese Falken auf Freiflächen damit wohl regelmäßig Erfolg. Hier blieb er aus. Bei einem Kurzbesuch in den nächsten Tagen schien aber alles wieder in Ordnung zu sein. Der Terzel hatte wohl doch noch zu später Stunde Beute heranschaffen können.



In den Felsen der Rocca Busambra auf Sizilien leben Lanner- und Wanderfalken teilweise in enger Nachbarschaft, jagen aber auf sehr unterschiedliche Weise. Während die Lanner vor allem in Hierofalken-Manier in den schroffen Felsen agieren, stoßen Wanderfalken dabei weit in den freien Luftraum vor. FOTO: VERFASSER



Als Verfolgungsjäger im bodennahen Raum entwickeln Lanner als vornehmliche Vogeljäger Steigvermögen und so auch ein hohes Maß an Wendigkeit.

FOTO: T. PRÖHL fokus-natur.de



*Laggarfalke Falco jugger mit geschlagener Dornschwanz-
agame, aufgenommen in Tal
Chapar, Rajasthan. Diese Ech-
se ist für den die Gruppe der
Hierofalken auf dem Indischen
Subkontinent vertretenden Lag-
garfalken fast so etwas wie ein
Referenzbeutetier.*

FOTO: KOSHY KOSHY,
C.C. Attribution 2.0 Generic



Das Flugbild des Laggarfalken – hier beim Abstreichen von seiner Ansitzwarte – zeigt die für Hierofalken charakteristischen Züge (relativ breite Flügel und einen langen Schwanz).

FOTO: SUMEET MOGHE, C.C.-Share Alike 3.0 Unported



Weiblicher Gerfalke in der Nähe seines Baumhorstes auf der Jamal-Halbinsel aufgeblockt.

FOTO: T. PRÖHL fokus-natur.de



Lebensraum des Gerfalcken auf der Seward-Halbinsel (Alaska). Die Falken brüteten im Felsstock (Bildmitte) in einem alten Steinadler-Horst.

FOTO: VERFASSER



Gerfalke an einem norwegischen Horstplatz im Anflug.

FOTO: L. LÜCKER



Zur Jagd auf Schneehühner setzt der Gerfalke oft über weite Entfernungen an und entwickelt dabei schon auf Grund seines hohen Gewichts für Hierofalken Spitzengeschwindigkeiten.

FOTO: T. PRÖHL fokus-natur.de



*Der die Hierofalken in Nordamerika vertretende Präriefalke *Falco mexicanus* ist – obwohl in Körperbau und Lebensweise dem paläarktischen Saker zum Verwechseln ähnlich – ein näherer Verwandter des Wanderfalcken.*

FOTO: M. MACGILLIVRAY, C.C. BY 2.0



Typischer Hierofalken-Lebensraum in den Great Plains (große Hochebene) von Montana, einem Kerngebiet der Präriefalken-Verbreitung in Nordamerika.

FOTO: VERFASSER

Prärie- und Rußfalken als außerpaläarktische Hierofalken begegnete ich im westlichen und zentralen Nordamerika (u. a. im Monument Valley und in Montana) bzw. im Inneren Australiens (BAUMGART 2006, BAUMGART & BAUMGART 1998, BAUMGART & HOLLANDS 1995). Präriefalken nutzten bei der Jagd häufig Ansitzwarten und glichen bei der Jagd auf Erdhörnchen vom Stil her Sakern, wirkten auf Grund ihres geringeren Gewichts aber deutlich spritziger. Rußfalken erlebte ich wiederholt bei der morgendlichen Jagd an Wasserstellen, die Galahs (*Cacatua roseicapilla*)



*Rußfalke *Falco subniger* am Horst in Inneraustralien.*



Das Flugbild des Rußfalken belegt seine Einbindung in den Formenkreis der Hierofalken, ohne daß dafür Verwandtschaftsbeziehungen ausschlaggebend wären. Der abgebildete Vogel zeigt zudem auf den Unterflügeldecken im Handschwingen-Bereich an einzelnen Federn noch Reste einer Queränderung.

FOTOS: D. HOLLANDS



Lebensraum des Rußfalken in Inneraustralien. Der Horst auf dem frei stehenden Baum rechts im Bild wird zumeist im Wechsel von diesem Falken sowie vom Keilschwanzadler und Schwarzbustardweih bezogen. Als Horstbauer reparieren ihn die beiden letztgenannten vor dem jeweiligen Bezug.

FOTO: VERFASSER



*Ziesel – hier der Europäische Ziesel *Spermophilus citellus* – als Referenzbeutetiere des Westlichen Sakers halten Winterschlaf. Das zwingt diese während der kalten Jahreszeit meist zum Verlassen ihrer Brutgebiete.*

FOTO: J. SVETLIK, C.C. BY-SA 2.0



In der Mongolei ist die Steppenwühlmaus ganzjährig aktiv und garantiert Östlichen Sakers neben Pfeifhasen und Rennmäusen trotz fehlender Ziesel in den sehr kalten, doch schneearmen Wintern ein kontinuierliches Nahrungsangebot.

FOTO: PL. BOGOMOLOV,
GNU Free Documentation License

und andere größere Vögel vor dem Abflug in die Wüste nochmals zum Trinken aufsuchten. Immer wieder flogen die Falken im rasanten flachen Pirschflug diese Plätze an, schlugen dann weite Bögen, um erneut überraschend von einer anderen Seite anzujagen. Lindsay COOPERS Filme von Wellensittiche jagenden Rußfalken zeigen die Potenz dieser Falken im aktiven horizontalen Verfolgungsflug.

Die artliche Differenzierung der Hierofalken beruht primär auf Unterschieden im Beuteangebot (BAUMGART 1991a). Beim circumpolaren Gerfalken besteht bei weitgehender Orientierung auf Schneehühner als Referenzbeute im Gesamtareal – abgesehen von graduellen Größenunterschieden – in den Körperproportionen und der Jagdweise Übereinstimmung. Die hochgradige, von reinweiß bis dunkel schwarz-braun gehende Variabilität reicht – da mit fließenden Übergängen in der geographischen Verteilung tarnungsorientiert der jeweiligen Terraintönung angepaßt – nicht zu einer unterartlichen Aufspaltung. Nachdem dereinst eine Vielzahl von Unterarten beschrieben wurden, gilt der Gerfalk heute als monotypisch.

Die ernährungsmäßige Abhängigkeit des Sakers von größeren, tagaktiven Nagern offener Landschaften, die vom Boden im Darüberhinflug mitgerissen werden können, erfordert – wie beim Präriefalken – einen gegenüber anderen Hierofalken abweichenden Körperbau (SOLTI 1981, 1985). Vögel können nur bei hoher Präsenz und meist nicht auf Dauer Ersatz bieten. Auch bei ihm besteht in der Gefiederfärbung eine tarnende Übereinstimmung mit dem bewohnten Terrain. Eine allein hierauf beruhende Beschreibung von



Über einer Wühlmauskolonie anwartender Saker. Da ihn die Wühlmäuse nicht wahrnehmen können, beläuft sich sein Jagderfolg auf annähernd 100%.

Unterarten ist daher – auch mit Blick auf die hohe genetische Diversität – meist nicht stichhaltig, sofern nicht weitere Kriterien angeführt werden können.

Objektivierbar ist dagegen die von HARTERT (1912/21) und VAURIE (1965) begründete, auf dem Dimorphismus in den Alterskleidern beruhende Trennung in eine

1. Westliche Unterart (Nominatform) *Falco cherrug cherrug* und eine
2. Östliche Unterart *Falco cherrug milvipes*.

Während sich bei der westlichen Unterart Alters- und Jugendkleid weitgehend gleichen, zeigen Altvögel der östlichen Unterart dann oberseits eine mehr oder weniger auffällige



In der schier endlosen mongolischen Steppe erleichtern Steinhaufen die Orientierung. Sie dienen Sakerfalken als Ruhe- und Anwartheplätze. Wann immer man hier vorbeikommt, ruht der gleiche Falke auch nach Wochen auf demselben Steinhaufen.

FOTOS: S. GOMBOBAATAR



Dieses Saker-Weibchen im sogenannten „Fortschrittskleid“ mit ausgeprägter Rückenbänderung wurde am 19.01.1930 bei Kumana, Bez. Sofia tot aufgefunden und galt bis 1965 als Nachweis für ein Auftreten des Lanners in Bulgarien. Dieser Vogel belegt, wie weiträumig sich die östliche und westliche Unterart kinal durchdringen und spricht für einen relativ geringen Selektionswert dieser optischen Signalstrukturen.

FOTO: VERFASSER

Querbänderung, die sich auch auf der Unterseite deutlich bemerkbar macht.

Dabei besteht gleichfalls ein Bezug zur Ernährungssituation. Westliche Saker sind ernährungsmäßig vor allem von nur saisonal verfügbaren Zieseln abhängig, überleben das Winterhalbjahr als Strich- oder Zugvögel. Östliche Saker ernähren sich dagegen zusätzlich von ganzjährig aktiven Steppenwühlmäusen und Pfeifhasen. Sie können daher selbst im eisigen, doch schneearmen Innerasien vielfach in den Brutrevieren überwintern und schon im März mit der Eiablage beginnen.

Bei Fahrten durch die schier endlosen Steppen der Mongolei (BAUMGART 1978b) sah ich immer wieder auf herausragenden Steinhaufen sitzende Saker und kam man nach Wochen wieder vorbei, saß derselbe Falke – und das fiel auch schon WEIGOLD (1922) in Tibet auf – wieder an der nahezu gleichen Stelle. Indem er – anders als die meisten Greifvögel – auch im Rückengefieder eine Querbänderung als distanzierende Signalstruktur aufweist, zeigt er seinen Territorialbesitz äußerst aufwandslimitiert rundum an. Diese Bänderung – dereinst als Ausdruck eines höheren Entwicklungsnieveaus („Fortschrittskleid“) angesehen – tritt, wenn auch nur vereinzelt, bei westlichen Saker in deren Gesamtareal auf und hat schon verschiedentlich zu Fehlinterpretationen geführt (s. BAUMGART & DONTSCHEV

1976). Oberseits ungebänderte Stücke, die für die westliche Nominatform *F. ch. cherrug* bezeichnend sind, kommen – wenn auch selten – noch im Altai und Sajan vor (DEMENTJEW 1951). Die Überlappungszone beider Unterarten ist also sehr weiträumig, erstreckt sich über hunderte von Kilometern.

Außerdem fällt in der zentralen Mongolei, wo sie hauptsächlich von Steppenwühlmäusen (*Microtus brandti*) leben, das Nebeneinander von Sakerfalken unterschiedlichster Färbungsvarianten und Morphen auf. Da die Mäuse schlecht sehen, kommen die Falken hier offenbar auch ohne tarnende, terrainkonforme beuteseitig selektiv beeinflusste Gefiedertönung überall fast stets zum Jagderfolg. Auch die Morphendiversität unserer Mäusebussarde dürfte durch die Sehschwäche von Feldmäusen so begünstigt werden.

Wie Gerfalken weisen auch Sakerfalken bei ihrer engen Bindung an den Bodenbereich meist keine klare Differenzierung zwischen Ober- und Unterseitenfärbung auf. Lannerfalken sind demgegenüber als deutlich kleinere und leichtere Vogeljäger – wie schon aufgezeigt – nicht unmittelbar an den Bodenbereich gebunden, was wohl auch zu einer klaren Differenzierung zwischen Ober- und Unterseitenfärbung führt. Die einzelnen Unterarten präsentieren sich zudem als überwiegende Standvögel in oft recht auffälligen Färbungs- und Zeichnungsmerkmalen des Ge-



Nordamerikanischer Merlin aus der Umgebung von Seattle.

FOTO: INGRID TAYLAR, C.C.-Lizens 2.0



Merlin im rasanten Horizontalflug auf der Jamal-Halbinsel.

FOTO: T. PRÖHL fokus-natur.de



Der afrikanische Rotnackenfalke Falco horsbrughii agiert im Fluge ähnlich einem Merlin und wurde früher auch zusammen mit dem indischen Rothalsfalken F. chiquera als Rotkopfermerlin geführt, obwohl zwischen ihnen und den Merlingen nur entferntere Verwandtschaftsbeziehungen bestehen.

FOTO: JOHANN GROBBELAR, Gro Images, Bird & Wildlife Photography

fieders recht einheitlich. Man hielt sie daher der-einst für engere Verwandte des Wanderfalken. Erst Proportionsvergleiche brachten Aufklärung.

Präriefalke und Rußfalke passen in bereits aufgezeigter Weise in das typisierte Leistungsprofil der Hierofalken (s. o.). Und da der Name Hierofalken – im Formenkreis-Kontext konzipiert – auch in dessen nunmehr veränderten öko-funktionellen Ausrichtung beibehalten werden muß, kann dieses Begriffsbild nicht in fragwür-diger Uminterpretation von einer Realgattung in eine Gattung der Systematik umgewandelt werden. Prärie- und Rußfalke bleiben daher – auch wenn sie nicht mit den anderen im Formenkreis aufgenommenen Arten näher verwandt sind – Hierofalken (BAUMGART 2008a).

Als kleine konfunktionelle und leistungsana-loge Doppelgänger der Hierofalken mit weitge-hend übereinstimmenden Jagdflugbefähigungen treten Merlin und Rotkopffalken (*Falco colum-*

barius bzw. *F. chiquera* und *F. horsbrughii*) in Erscheinung. Mit dem Merlin hatte ich in Palä-arktis und Nearktis viele diesbezüglich beein-druckende Begegnungen. Dabei waren für mich in Jagdweise und Beutespektren keine Unter-schiede sichtbar. Die Merline beider Regionen bilden trotz genetischer Differenzen eine solche Funktional- und Leistungseinheit, die eine artliche Trennung – anders als bei den Hierofalken – ungerechtfertigt erscheinen läßt.

„Rotkopffalken“ kenne ich bisher nicht aus eigener Anschauung. Für KLEINSCHMIDT erschloß sich das über die Körperproportionen. Er vereinte folglich *columbarius* sowie unter Vorbehalt *chiquera* im Formenkreis Falco Aesolon. Diese „Merline“ lassen sich auf der unteren Dimensi-onsebene wie die größenkorreliert darüber lie-genden mittelgroßen „Hierofalken“ in einer ÖFP als **kleine Verfolgungsjäger im bodennahen Raum des offenen Geländes** zusammenfassen.

3.2. Die im Formenkreis *Falco Peregrinus* zusammengefaßten Arten

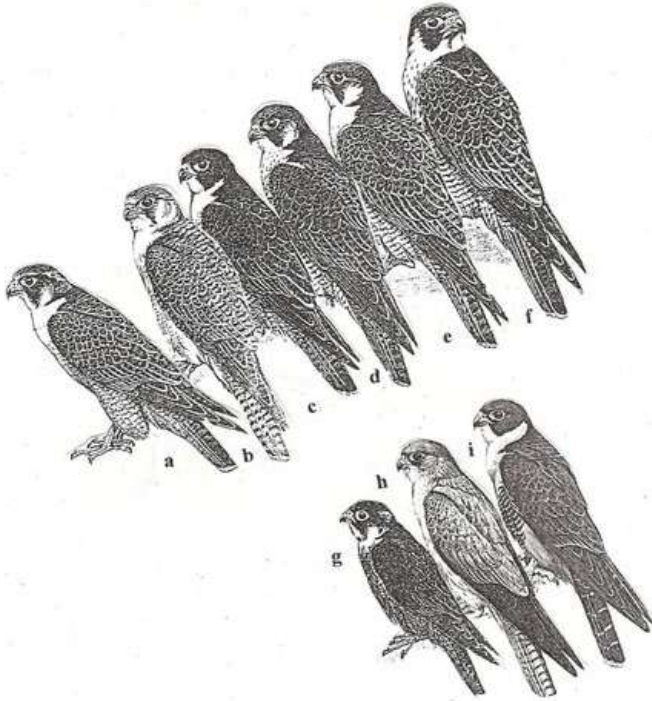
In der Realgattung *Falco Peregrinus*, dem Weltformenkreis des Wanderfalcken, faßte KLEIN-SCHMIDT (1912–1927, 1933–1937) die geographischen Formen des Wanderfalcken sowie ihn geographisch vertretende, von ihm noch für

konspezifisch angesehene Formen bzw. Arten zusammen. Dabei berücksichtigte er: Wanderfalcken *Falco peregrinus* (nahezu kosmopolitisch), Wüstenfalcken *F. pelegrinoides* (Sahara bis Mongolei) sowie (mit ? versehen) den Rotbrustfalcken *F. deioleucus* (S-Amerika), den Kleinschmidtsfalcken *F. kreyenborgi* (S-Chile) und den Taitafalcken *F. fasciinucha* (O-Afrika).

Inzwischen wurde der Kleinschmidtsfalcke gestrichen, da es sich bei ihm um eine helle Morphe des südamerikanischen Wanderfalcken *F. p. cassini* handelt (ELLIS & GARAT 1983). Obwohl verwandtschaftlich eigenständig (s. u.) gehören der Rotbrustfalcke und bedingt auch der Taitafalcke ökofunktionell dazu. Zusätzlich wäre noch der australische Silberfalcke (*F. hypoleucos*) aufzunehmen, der in Australien proportions- und leistungsanalog *F. pelegrinoides* vertritt. KLEINSCHMIDT nahm den Silberfalcken nicht im Formenkreis *Falco Peregrinus* auf, weil die fehlende verwandtschaftliche Zugehörigkeit offensichtlich war. Wohin er systematisch wirklich gehört – OLSEN (1995) ordnet ihn den weitgehend eigenständigen endemischen australischen Falcken zu – wurde, wohl auch mangels Untersuchungsmaterials, molekular offenbar bisher noch nicht abgeklärt.

Im Formenkreis *Falco Peregrinus* erfaßte Wanderfalcken-Formen nebst konfunktionellen und leistungsanalogen Arten: Wüstenfalcke *Falco pelegrinoides* (a); helle Morphe des südamerikanischen Wanderfalcken *F. peregrinus cassini*, vormals *F. kreyenborgi* (b); der australische „Schwarzwangenvanderfalcke“ *F. p. macropus* (c); mitteleuropäischer Wanderfalcke *F. p. peregrinus* (d); nord-aurasischer Wanderfalcke *F. p. calidus*; Aleuten-Wanderfalcke *F. p. pealei* (f). Der Taitafalcke *F. fasciinucha* (g) und der Silberfalcke *F. hypoleucos* (h), die ursprünglich nicht zu diesem Formenkreis gerechnet wurden, und der Rotbrustfalcke *F. deioleucus* (i) sind selbständige Arten, die – konvergent entstanden – den Wanderfalcken konfunktionell korreliert im südöstlichen Afrika bzw. in Süd- und Mittelamerika vertreten.

Abbildungsvorlagen nach DEL HOYO et al. 1994



3.2.1. Die genetische Diversität im Formenkreis des Wanderfalcken

Bei der Erörterung dieser Fragestellung muß einleitend darauf verwiesen werden, daß in diesem Kontext vor allem das

Verhältnis zwischen *Falco peregrinus* und *F. pelegrioides* interessiert. Die anderen drei Arten (*F. deiroleucus*, *F. fasciinucha* und *F. hypoleucos*) sind dagegen in noch klar aufzuzeigender Form polyphyletisch.

Im *Peregrinus*-Komplex liegen die genetischen Distanzen zwischen den Unterarten unter 0,6% und variieren innerhalb derselben zwischen 0,01 und 0,8%. Auf Grund dieser Einheitlichkeit bewerten viele Systematiker nach wie vor Wander- und Wüstenfalken, *Falco peregrinus* bzw. *F. pelegrioides*, als Unterarten einer Art, wofür auch Hybridisierungen in Kontaktzonen zu sprechen scheinen. Die Situation zwischen den anderen Wanderfalken-Formen gestaltet sich offenbar differenziert (WINK et al 1998, 2006). Wie schon bei den Hierofalken lassen sich auch hier mehrere Haplotypen-Gruppen ausmachen, die Hinweise auf Vermischungen und denkbare Evolutionsabläufe liefern.

Dabei zeigte sich, daß *peregrinus*, *calidus* und *japonicus* in Verbindung stehen, wobei für *calidus* neben eigenen auch Haplotypen von *peregrinus* nachweisbar waren. Der australische *macropus* und *minor* aus Afrika bilden eine eigene Entwicklungslinie, während zum *pelegrioides*-Cluster noch *peregrinator* und *babylonicus* gehören (WINK et al. 2000). Zu weiterführenden Überlegungen regte auch der Einschlag von *brookei*-Haplotypen in südwestdeutschen *peregrinus*-Populationen an. Diese Falken haben als Nestlinge keine gelben, sondern – wie Hierofalken – bläuliche Fänge (WINK et al. 2006). Inzwischen liegen auch genetische Daten von nordamerikanischen Wanderfalken vor (Brown et al. 2007). Danach setzt sich *Falco peregrinus pealei* klar von *F. p. anatum* und *F. p. tundrius* ab, die ihrerseits genetisch nicht zu trennen sind.

3.2.2. Die Verbindlichkeit ökofunktioneller Kriterien

So richtig verständlich wird das Leistungsprofil des Wanderfalken und ihm analoger Arten erst im Vergleich mit dem der Hierofalken. Die zwischen beiden Falken-Typen bestehende alternative Leistungsoptimierung wird noch eingehender

zu betrachten sein (s. 4.2.). **Extrem schnell und ausdauernd**, dafür aber nur **eingeschränkt wendig** und **eigenbeschleunigend** bedürfen Wanderfalken als **mittelgroße Verfolgungsjäger im freien Luftraum** zur Entfaltung ihrer Potenzen stets der Fallbeschleunigung (Gravitation). Dementsprechend sind sie vor allem „Vogeljäger“, erbeuten zusätzlich aber auch Flattertiere und Insekten. In nördlichen Breiten greifen sie zudem auch auf Lemminge zurück. Da die potentiellen Beutespektren aller Wanderfalken weitgehend übereinstimmen und auch ihre Gefiedermerkmale weltweit recht einheitlich ausfallen, lassen sie sich, anders als die Hierofalken (s. o.) auf dieser Grundlage intern nicht differenzieren. Um hier voran zu kommen, müssen dafür andere Kriterien gefunden werden.



Wanderfalken in der winterlichen Feldflur. Als Rebhühner noch so zahlreich waren, daß sie ihm im Winter eine sichere Ernährungsgrundlage bieten konnten, traf man die kompakten Falken regelmäßig am Boden ruhend an.

Lithographie von O. KLEINSCHMIDT
aus Berajah (1912/27)



Die vertikal gut gegliederte, von Waldflächen und Feldfluren durchsetzte und mit vielen Felsgruppierungen bestückte Sächsische Schweiz bietet dem Wanderfalken einen geradezu idealen Lebensraum.

FOTO: J. HEMPEL, C.C.Attribution-Share Alike 2.0

*Nordamerikanischer Wanderfalke *Falco peregrinus anatum* im für die Art charakteristischen reißenden Flug.*

FOTO: M. BAIRD, C.C.-Licens 2.0
US-amerikanisch (nicht portiert)



Wanderfalke mit Beute herabgleitend, die er als Verfolgungsjäger im freien Luftraum hunderte oder zur Zugzeit gar tausende Meter über dem Grund geschlagen haben kann.

FOTO: T. PRÖHL fokus-natur.de



Wanderfalke beim Schlagen einer Stockente.

FOTO: A. SCHULZ-BENICK



Brutplatz der „Baumhöhlenbrüter“ in der offenen Weidelandschaft von Victoria. Die australischen „Schwarzwangigen-Wanderfalken“ haben die durch Astabbruch entstandene Höhlung im Stumpfeines riesigen Roten Eukalyptus bezogen.

FOTOS: VERFASSER & D. HOLLANDS

In weiterführenden Betrachtungen zur artlichen Trennung zwischen den einzelnen, bisher überwiegend als Unterarten erfaßten geographischen Wanderfalken-Formen ist daher den Körperproportionen und jagdlichen Leistungsprofilen in ihrer ausgeprägten regional und oft auch terrainbestimmten Differenzierung besonderes Augenmerk zu widmen. Färbungs- und Zeichnungsmerkmale des Gefieders sind diesbezüglich von eher untergeordneter Bedeutung.

Ihr Flugleistungspotential vermögen Wanderfalken erst in größerer Höhe (um und teilweise weit über 100 m) unter Nutzung der Fallbeschleunigung voll zu entfalten. Sie erreichen dann als „lebendes Geschöß“ (HARTERT 1912/21) im mehr oder weniger vertikalen „Distanz-Verfolgungsflug“ über oft kilometerweite Entfernungen sogar 400–500 km/h (FRANKLIN 2000, BAUMGART 2011, BAUMGART & WEICK 2011). Solche Beobachtungen glückten mir vor allem zufallsbedingt bei der Geiersuche in den Kammlagen der Balkangebirge und Alpen.

Bis zu diesem Limit gehen vor allem die vom Typ her sehr kompakten, uns aus Mitteleuropa vertrauten Wanderfalken der gemäßigten Breiten in stärker gegliederten und bewaldeten Gebieten, deren teilweise kilometerweiten Jagdflüge aus dem hohen Anwarten im Gesamtverlauf nur selten zu erfassen sind. Dabei kommt es ihnen vor allem darauf an, exponiert fliegende Vögel im freien Luftraum zu stellen, ehe sie in die schützende Großvegetationsdecke eintauchen können. Oft werden diese nur im tangierenden Vorbeiflug niedergeschlagen und aus der Bahn geworfen,



Wüstenfalken-Paar bei der Beuteübergabe auf Lanzarote. Die Vögel sind im Gefieder vor allem an den rötlichen Nackenflecken, darüber hinaus aber in Flug- und Jagdweise meist gut von Wanderfalken zu unterscheiden.
FOTO: T. PRÖHL fokus-natur.de

ehe der eigentliche Zugriff mit reduzierter Geschwindigkeit erfolgt. Mit abnehmender Flughöhe sind diese Falken im zunehmend horizontalen Linearstoß fast nur auf solche Beutevögel erfolgreich, die wie Hühner und Limikolen, ohne viele Wendungen im Geradeausflug flüchten. Hier werden dann Geschwindigkeiten zwischen 100 und maximal 300 km/h erreicht.

Wüsten- und Tundrawanderfalken jagen in Bereichen ohne geschlossene Großvegetationsdecke mehr im Schrägstoß mit aktiven Flugeinlagen, der dann mit zunehmender Bodennähe flach ausläuft. Sie erreichen

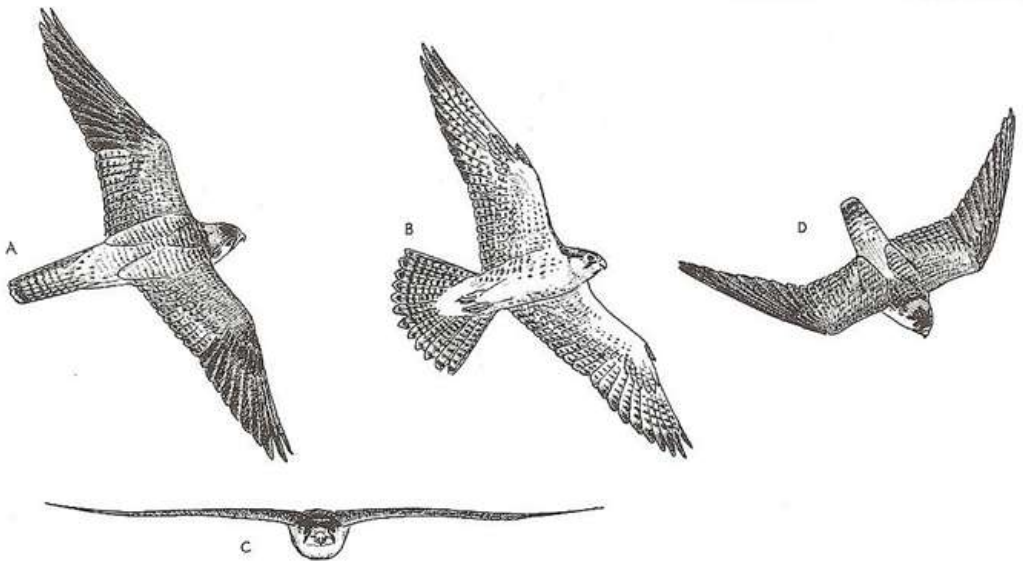


Vom Balkon meiner Wohnung in Damaskus mit Blick auf den 1150 m hohen Djebel Cassoun konnte ich regelmäßig Wüstenfalken bei ihrer flach ausgerichteten abendlichen Jagd auf Mau-ersegler beobachten.
FOTO: VERFASSER



Wüstenfalke bei einem seiner beeindruckenden Wendemanöver.

FOTO: T. PRÖHL fokus-natur.de



Der gegenüber dem Wanderfalken deutlich kleinere Wüstenfalke wirkt durch den relativ kurzen Schwanz kompakter, ein Eindruck, der noch durch die zudem langen Flügel betont wird.

ZEICHNUNG: F. WEICK

keine solchen Extremgeschwindigkeiten wie Falken des vorigen Typs. Vor allem aber die Wüstenfalken sind dafür – selbst wenn sie situationsbedingt in den Steilstoß übergehen – zu leicht. Zu morphologischen Manifestationen dieser Leistungstypen siehe DEMENTJEW & ILJITSCHEW (1961) und SOLTI (1981,1985). Es ist ein verbreiteter Irrtum, im recht kurzschwänzigen und überaus langflügeligen Wüstenfalken den generell schnelleren Falken zu sehen. Denn von den superschnellen Jagden der Falken des kompakten Typs in Wolkenhöhe bekommen wir ja meist nichts mit. Und in Bodennähe agieren sie zur Kollisionsvermeidung zurückhaltender als die hier viel effektiveren Horizontaljäger.

Wüstenfalken gleichen bei ihren oft gut zu beobachtenden Aktionen in Bodennähe eher einem großen Baumfalken. Entsprechende Beobachtungen glückten mir während eines mehrjährigen Entwicklungshelfereinsatzes in Syrien (1980-1983) regelmäßig am die Hauptstadt Damaskus überagenden, 1150 m üM hohen Djebel Cassoun (BAUMGART 1989). Entsprechend ist auch ihre Flugweise völlig anders. Als herausragendes Leistungsmerkmal benennt TROMMER (1986) ihren enorm schnellen Horizontalflug. Dabei werden die unverhältnismäßig langen und schmalen Schwingen aus der Schulter von weit oben nach tief unten durchgezogen. Der Wanderfalke gewinnt dagegen den Vorwärtsantrieb im Horizontalflug bei relativer Unbeweglichkeit im Oberarmbereich durch Schläge der distalen Flügelpartien aus dem Karpal- und Ellenbogengelenk.



Nordischer Wanderfalke, wohl F. p. calidus, der durch seine Größe, seine Langschwänzigkeit, die blaugraue Oberseitenfärbung und den recht dünnen Bartstreif charakterisiert ist, im indischen Winterquartier (Little Rann of Kutch, Gujarat).

FOTO: S. MOGHE, C.C. Attribution-Share Alike 3.0 Unported



In Thailand begegnete ich überwinterten Wanderfalken – wohl F. p. calidus – in den Reisfeldern nördlich von Bangkok und konnte hier wiederholt beobachten, wie sie im für sie bezeichnenden flachen Jagdflug feldernden Pagodentauben nachstellten.

FOTO: VERFASSER



Das Brutgebiet des recht kleinen *F. p. ernesti* auf den Phi-Phi-Inseln in der Andamanen-See vor der Westküste Süd-Thailands unterscheidet sich grundsätzlich von den Überwinterungsgebieten der Tundra-Falken in den weiträumig offenen Reisfeldern. Beide Falken-Typen kommen durch strukturelle Differenzierung ihrer bevorzugten Lebensräume wohl kaum in Kontakt. FOTO: VERFASSEN



Den Lebensraum nordischer Wanderfalken lernte ich nur in der Tundra im Norden Alaskas (Seward-Halbinsel) kennen. In den Weiten dieser Landschaft ist es ohne Führer kaum möglich, Wanderfalken – hier *F. p. tundrius* – auszumachen. Auffällig war vor Ort die hohe Dichte an Finkenvögeln, insbesondere Spornammern (*Calcarius lapponicus*), die in hohem Maße zur Ernährung dieser – gegenüber ihren paläarktischen Vorfahren recht klein ausfallenden – nearktischen Tundra-Wanderfalken beitragen. FOTO: VERFASSEN



Lebensraum der City-Wanderfalken am Hafen von Boston (MS). Gebrütet wird im obersten, der See zugewandten Dachfenster des Custom House Tower. FOTO: VERFASSEN

Die alt- und neuweltlichen Tundrawanderfalken (*Falco peregrinus calidus* bzw. *F. p. tundrius*) konnte ich noch nicht in ihren Brutgebieten, dafür aber in ihren weit südlichen Winterquartieren beobachten. Erstgenannte sah ich im Februar 2007 wiederholt in den Reisfeldern nördlich von Bangkok (Thailand) bei der Jagd auf feldernde „Pagodentauben“. Ihr auffällig flach ausgerichteter Jagdflug erinnerte an den von Hierofalken. Die wesentlich gedrungeneren und zudem kleineren Wanderfalken der hier standorttreuen Unterart *ernesti* fand ich dagegen in den felsigen Küstenbereichen, so auf Phi Phi Island. Unterschiedliche Habitatpräferenzen verhinderten wohl Begegnungen beider so unterschiedliche Typen verkörpernden Wanderfalken.

Durchziehende nordamerikanische Tundra-Wanderfalken verzeichnete ich Ende September 2012 an der Atlantikküste von New Hampshire (USA). Ein Tundra-Wanderfalken jagte im Dezember 2005 an den Wasserfällen von Iguazú (Argentinien) Rußsegler (*Cypseloides senex*). Als ausgesprochene Fernzieher setzen sich diese beiden Formen verhaltensmäßig klar von den weiter südlich ansässigen Unterarten *peregrinus* bzw. *anatum* ab. Im Falle von *peregrinus* und *calidus* ist noch nicht klar, ob der Übergang klnal oder abrupt erfolgt (GLUTZ et al. 1971).

Eine Sonderstellung nehmen die Wanderfalken an der nordamerikanischen Pazifikküste ein. Die Pealsfalken als typische „Meereswanderfalken“ leben zu hohen Anteilen von Zwergalken, die sie oft



Wanderfalken Falco peregrinus mit offensichtlichen Pealsfalken-Einschlag auf seinem Ansitz- und Ruheplatz im Bostoner Hochhausviertel. Falken dieses Typs weisen als vornehmliche Ansitz- und auch Pirschflugjäger gute Voranpassungen für das „Stadtleben“ auf. FOTO: CH. CICCONE, C. C. License 2.0



Die Maya-Ruinenstätte von Calakmul im Urwald von Yucatan ist – wohl aufgrund ihrer ausgeprägteren Terrain-Gliederung – der einzige Platz, an dem im mexikanischen Teil der Halbinsel der Rotbrustfalken vorkommt. FOTO: VERFASSER



Dieser Rotbrustfalken-Terzel zeigt den Habitus des Luftraumjägers in ausgeprägter Form, ohne – wie dereinst angenommen – mit dem Wanderfalken näher verwandt zu sein.



Auch im Fluge besteht zwischen Rotbrust- und Wanderfalken ein hohes Maß an Übereinstimmung.



Vor der Landung streckt der Rotbrustfalk seine überdimensionierten Fänge vor, mit denen er seine Beute schon beim ersten Zugriff über dem Urwald-Blätterdach zu binden vermag.

FOTOS: F. B. R. GOMES, PCGR, Brasilien



Der Urwälder des indischen Subkontinents bewohnende Schwarznacken-Schahin Falco peregrinus peregrinator weist als Wanderfalken sowohl in der Färbung des Gefeders als auch bezüglich der Spannweite seiner Fänge Ähnlichkeiten mit dem Rotbrustfalken auf.

FOTO: L. KEE, CC BY-SA 2.0

aus dem Ansitz heraus im flachen Verfolgungsflug an den dortigen „Vogelbergen“ jagen².

Morphometrisch zeigen diese größten unter den Wanderfalken klare, den Hierofalken analoge Züge (KEMP & CROWE 1993) und verkörpern einen eigenständigen Typ, der auch bei den eingebürgerten „City-Wanderfalken“ Nordamerikas (ALDERFER 2006) zum Tragen kommt. In der neu etablierten deutschen Wanderfalkenpopulation zeigen Gebäudebrüter eine ähnliche Eigenständigkeit. Sie bleiben unter sich und wechseln kaum zu Felsbrutplätzen (KLEINSTÄUBER 2006, KIRMSE 2008, 2011). Zumeist als prägungsbedingt angesehen, könnte es sich bei diesen Falken aber auch mit um die Folge einer ähnlichen jagdlich bedingten, morphometrisch untersetzten Typisierung handeln.

2 Meine Suche nach dem Pealsfalken im Juni 2014 an der mittleren Westküste von Vancouver Island und im Bereich der Strait of Georgia verliefen – wie schon ähnliche Bemühungen im Juli 2009 in Alaska (Kenai Fjord, Prince William Sund, Umgebung von Seward) – anfangs erfolglos. Als Beute geeignete Seevögel, vor allem aber die gerade einmal drosselgroßen Zwergalken, die – sofern sie überhaupt ausgemacht werden konnten – im rasanten Schwirrflug knapp über der Meeresoberfläche dahin schossen, waren rar. Dabei wurde aber zugleich klar, daß sie nur mit einer besonderen Jagdweise zu erbeuten sind.

Erst am 20. 06. 2014 hatte ich bei einem längeren Warten auf die Fähre an der ins Meer ragenden Anlegestation von Nanaimo gegenüber von Newcastle Island Glück. Ein großer Wanderfalken durchmaß gegen 12 Uhr, als sich nach Auflösen der Nebelschwaden über dem Wasser Klarsicht einstellte, in etwa 300 m Entfernung nur 10–20 m über dem Meer im aktiven Eilflug mein Gesichtsfeld und verschwand Sekunden später, sich in Nichts auflösend am südöstlichen Horizont in Richtung Gabriola Island. Rund eine gute Viertelstunde später wiederholte sich das Geschehen. Ob es sich dabei um denselben Falken oder einen anderen gehandelt hat, blieb – wie das, was die Falken dazu inspirierte – unklar.

Im Gebiet kann neben *pealei* auch *anatum* vorkommen. Der Jagdstil, das Anjagen über sehr weite Entfernungen auf dem offenen Meer und die offensichtliche Bereitschaft, die mir verborgen bleibende potentielle Beute unmittelbar über dem Wasser zu schlagen, wertere ich als Hinweise darauf, daß es sich im vorliegenden Falle um Pealsfalken gehandelt hat. „Festlandswanderfalken“ scheuen ja in der Regel davor zurück, so unmittelbar über der Wasseroberfläche Beute zu schlagen. Für den Pealsfalken als „Meereswanderfalken“ gehört das offenbar zur Routine.

Das fliegerische Leistungspotential von Wanderfalken zeigen – wenn auch lokal modifiziert – seine drei paraphyletischen Funktional-Analoge Rotbrust-, Taita- und Silberfalke (*Falco deiroleucus*, *F. fasciinucha* bzw. *F. hypoleucos*). Den Rotbrustfalken fand ich Anfang März 2009 an den Mayastätten von Calakmul (BAUMGART 2010c). Er agiert in Mittel- und Südamerika wie die Taitafalken im südlichen Afrika meist als Ansitzjäger von exponierten Warten aus in vertikal gegliederten Urwäldern und zeigt mit seinen übermäßig großen Fängen und in der Jagdweise Analogien zum



Der Silberfalke Falco hypoleucos ist ein weiterer rein konfunktionseller und nur entfernt verwandter Doppelgänger des Wanderfalken in Australien.



Auch im Flugbild besteht zwischen Silber- und Wanderfalken ein hohes Maß an Übereinstimmung. Das Foto zeigt einen immaturren weiblichen Silberfalken. FOTOS: D. HOLLANDS



Beobachtungsplatz des Silberfalcken an der Wasserstelle von Bollards-Lagoon in Südastralien. Die Falcken jagten vor allem zum Trinken anfliegende Zebrafinken in Bodennähe, schafften es aber zu dritt (Paar mit vorjährigem Weibchen) einen Rosakakadu zu schlagen. Auch der Rußfalcke wurde hier schon bei Überraschungsangriffen beobachtet. Wanderfalcken jagen dagegen vor allem oft in größerer Höhe über weite Entfernungen zum Trinken anfliegende Vögel.

FOTO: VERFASSER



Silberfalcke im rasanten flachen, bodennahen Flug, wie ihn auch Wüstenfalcken regelmäßig und Baumfalcken bisweilen zeigen, den er im ariden Inneraustralien größenkorreliert mit dem Wanderfalcken vertritt.

FOTO: D. HOLLANDS

Schwarzen Shaheen (*Falco p. peregrinator*) Südasiens (DÖTTLINGER & NICHOLS 2004).

Der inneraustralische Silberfalcke, dem ich auf unserer Australien-Tour im September 1994 im Inneren des Fünften Kontinents begegnete (BAUMGART & BAUMGART 1998), jagt im eher flach ausgerichteten „Wüstenfalcken-Stil“. Er kann, da – anders als der paläarktische Wüstenfalcke – nicht mit dem Wanderfalcken verwandt und artlich klar von diesem getrennt, sympatrisch oder syntop neben dem Wanderfalcken auftreten. Zudem ernährt er sich wie der Taitafalcke im südlichen Afrika von kleineren Beutevögeln als der Wanderfalcke.

Die Frage, inwieweit die unterschiedliche Typisierung von vertikal und horizontal jagenden Wanderfalcken zur wechselseitigen Selbstabgrenzung führt und damit von taxonomischer Relevanz ist, läßt sich noch nicht abschließend beantworten. Diesen Sachverhalten schenkte man bisher kaum Beachtung und Beobachtungsdaten fehlen zumeist. In entsprechenden Erörterungen stehen die systematischen Beziehungen zwischen Wander- und Wüstenfalcken meist im Vordergrund.

Die Auffassungen der jeweiligen Autoren hängen vor allem von den zugrunde gelegten Kriterien ab. Liegt die Betonung auf den genetischen Befunden, werden sie wegen der geringen Divergenzen meist als Unterarten angesehen (s. o.). Färbungs- und Zeichnungsmerkmale – vor allem wenn sie an Museumsbälgen ermittelt wurden – scheinen das wegen offensichtlicher, wenn auch nur eine geringe Breite einnehmender Hybridisierungs-zonen zu stützen (s. RODRIGUEZ et al. 2011). Hier

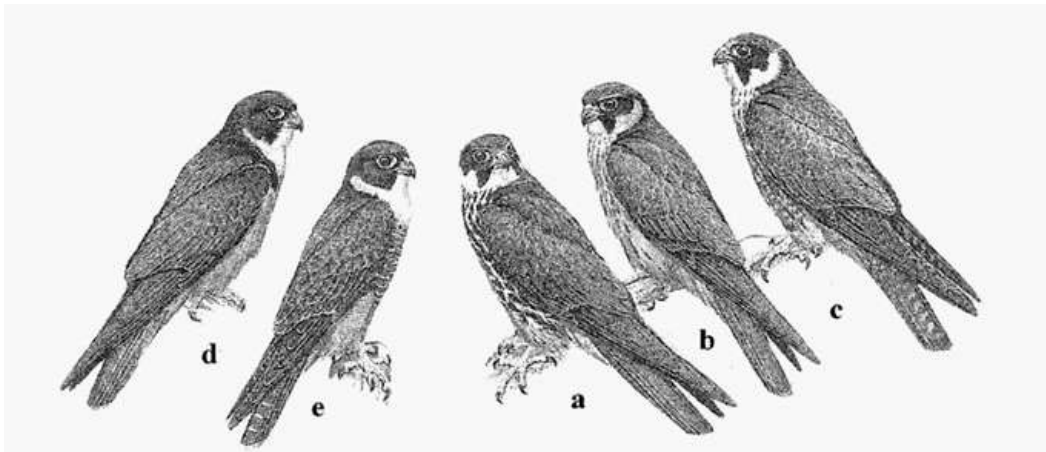
geraten vor allem der Nordwesten Afrikas und die Kanaren mit offensichtlichen Interferenzen zwischen *Falco peregrinus brookei* und *F. (p.) pelegrioides* ins Blickfeld einschlägiger Betrachtungen. Im von *Falco peregrinus babylonicus* bewohnten Mittel- und Zentralasien besteht dagegen Klarheit darüber, daß er hier der einzige Gruppen-Vertreter ist.

Eine andere Sicht bieten osteologische Befunde sowie aus Freilandbeobachtungen ableitbare ökofunktionelle und leistungsbezogene Wertungen zum Jagverhalten, auf die bereits hingewiesen wurde. Die Horizontaljäger offener, ebener Landschaften unterscheiden sich osteologisch klar von den bevorzugt in der Vertikalen jagenden Formen gegliederter und von Großvegetation bedeckter Regionen. Bei ersteren besteht noch eine Differenzierung zwischen den deutlich größeren und schwereren Nordländern, die längschwänziger und im Körperbau gestreckter erscheinen sowie teilweise wie Hierofalken fliegen, und den südlichen, deutlich kleineren, kurzschwänzigeren und langflügligen, im Fluge spritzigen Wüstenfalken.

Bisweilen wird in solchen Fällen auf das Begriffsbild der „Semispezies“ ausgewichen, das aber als „Halbspezies“ und damit „Halbqualität“ nicht befriedigen kann. Demgegenüber ist es in einigen Fällen schon üblich, wie etwa im Falle von Saker- und Lannerfalken oder Wander- und Wüstenfalken, von „parapatrischen Arten“ zu sprechen. Hier sehe ich weiterführende Lösungsmöglichkeiten, wenn dieses Begriffsbild wie auch unsere Ansichten zu superspezifischen Einheiten nicht ausschließlich phyletisch, sondern in einem erweiterten Konsens auch mit funktionellem und leistungsorientiertem Bezug neu interpretiert bzw. definiert werden.

3.3. Die im Formenkreis *Falco Subbuteo* zusammengefaßten Arten

Als kleine dimensionskorrelierte, konfunktionelle und leistungskonforme Doppelgänger des Wanderfalken und seiner Analogen figurieren die „Baumfalken“, von KLEINSCHMIDT im Formenkreis *Falco Subbuteo* erfaßt. Dazu zählte er den Baumfalken *Falco subbuteo* (Eurasien), den Afrikanischen



Die im Formenkreis *Falco Subbuteo* erfaßten „Baumfalken“ (engl. Hobbies) lassen sich in die horizontal ausgerichtet jagenden, schlanken „Savannen-Baumfalken“ und die von exponierten Warten als Ansitzjäger vertikal agierenden, gedrungenen „Urwald-Baumfalken“ untergliedern. Zu ersteren gehören der Baumfalken *Falco subbuteo* (a), der Afrikabaumfalken *F. cuvierii* (b) und der Australienbaumfalken *F. longipennis* (c). Die Verbreitung der Vertikaljäger orientiert sich zusätzlich am Verlauf vertikale Terraingliederungen begünstigender exponierter Gebirgszüge, so der Malaienbaumfalken *F. severus* (d) am Himalaja und der Fledermausfalken *F. rufifigularis* (e) an den Anden. Zumindest der Fledermausfalken ist paraphyletisch.

Abbildungsvorlagen nach DEL HOYO et al. 1994

Baumfalken *F. cuvierii* (Afrika) und den Malaienbaumfalken (*F. severus*) (SO-Asien) sowie (mit ? versehen) den Australischen Baumfalken *F. longipennis* (Australien) und den Fledermausfalken *F. rufigularis* (S-Amerika). Trotz vieler Übereinstimmungen mit den Baumfalken billigte er dem Eleonorenfalken *Falco eleonora* mit *Falco eleonora* (mit *eleonora* im Mittelmeerraum) einen eigenen Formenkreis zu, in den aus heutiger Sicht auch der Schieferfalke *F. concolor* gehört.

3.3.1. Die genetische Diversität im Formenkreis der Baumfalken

Unter den Baumfalken bilden nach molekularen Befunden der Australische Baumfalke (*F. longipennis*), der Afrikanische Baumfalke (*F. cuvierii*) und unser Baumfalke (*F. subbuteo*) eine phylogenetische Einheit (WINK et al. 2007), aus der sich auch der Schieferfalke (*F. concolor*) und der Eleonorenfalke (*F. eleonora*) ableiten.

Ob der sich phänotypisch klar von dieser Gruppierung absetzende Malaienbaumfalke (*F. severus*) auch dazu gehört, ist auf genetischer Grundlage offenbar noch nicht geklärt. DEL HOYO et al. (1994) verweisen zwar darauf, daß dieser Kleinfalke dem Taitafalken (*F. fasciinucha*) recht nahe zu stehen scheine. Doch ob das bei den noch aufzuzeigenden Übereinstimmungen im Leistungsprofil und Jagdverhalten beider Falken verwandtschaftlich oder konvergent entstanden, eher konfunktionaler Natur ist, läßt sich nicht mit Sicherheit abschätzen. Auch der Fledermausfalke (*F. rufigularis*) nimmt vom Phänotyp her eine dem Malaienbaumfalken vergleichbare Sonderstellung ein. Zusammen mit dem ihm nahestehenden Rotbrustfalken (s. o.) dürfte er aber nur ins erweiterte Verwandtschaftsumfeld der eigentlichen Baumfalken gehören.

3.3.2. Die Verbindlichkeit ökofunktionaler Kriterien

Als kleiner dimensionierte, doch typen- und leistungsanaloge Doppelgänger der im Formenkreis *Falco peregrinus* erfaßten mittelgroßen Falken sind die „Baumfalken“ als **kleine Verfolgungsjäger im freien Luftraum** gleichfalls **extrem**

schnell und **ausdauernd** sowie auf Grund ihres geringeren Gewichtes im Fluge doch in höherem Grade **eigenbeschleunigend** und **wendig** als ihre mittelgroßen Funktionalanaloge. Die Fallbeschleunigung vermögen sie mangels Gewicht nur eingeschränkt zu nutzen. Sie jagen daher gegenüber dem Wanderfalken in vergleichbar geringeren Höhenbereichen. Neben Vögeln und Flattertieren spielen Fluginsekten für sie als Ernährungsgrundlage – und das betrifft alle hier zu betrachtende Arten – eine maßgebliche Rolle.

Da bei der zwischen den einzelnen Arten diesbezüglich bestehenden Übereinstimmung für eine Funktionaldifferenzierung nach bevorzugten Beutetieren wie bei *Falco peregrinus* keine Grundlage besteht, ist im Vergleich mit diesem den Körperproportionen und jagdlichen Leistungsprofilen besonderes Augenmerk zu schenken. Die Übereinstimmungen sind beachtlich.



Im Fluge besticht der Baumfalke durch seine sichelflügelige Eleganz.

FOTO: Unser Biopauker, CC-BY-SA-3.0-DE



Der Australienbaumfalke *F. longipennis* stimmt im Habitus weitgehend mit unserem Baumfalken überein.

FOTO: Aviceda,

C.C. Attribution-Share Alike 3.0 Unported

Auch bei diesen Kleinfalken gibt es sowohl den Wüstenfalken vergleichbare Horizontal- als auch den eigentlichen Wanderfalken nahe kommende Vertikaljäger, die meist vom Ansitz aus jagen. Zu ersteren – von mir auch als „Savannen-Baumfalken“ bezeichneten Arten – zähle ich den Baumfalken *Falco subbuteo* und den mir auch aus eigener Anschauung bekannten Australischen Baumfalken *F. longipennis*. Der Afrikanische Baumfalke dürfte nach Literaturangaben (CADE 1982, DEL HOYO et al. 1994 u. a.) zweifellos ebenfalls dazu gehören.

Bei meinen Begegnungen mit Baumfalken im ariden Inneraustralien, insbesondere im Strzeleki Creek (Südaustralien), wurde mir anfangs gar nicht bewußt, daß ich es mit einer anderen Art zu tun hatte. Habitus, Flugweise und Jagdgewohnheiten stimmten in verblüffender Weise mit unserem Baumfalken überein. Im fördernden Horizontalflug patrouillierten die Kleinfalken mit weit ausholenden Schwingenschlägen am Rande von Trockentälern (Creecks) und Gehölzen entlang, stiegen dann kurz auf, um darauf wieder über Freiflächen abzugleiten. Kaum waren sie aus dem Blickfeld verschwunden, tauchten sie woanders wieder auf, beschleunigten kurz, um ein Insekt zu greifen und im Fluge zu kröpfen. Solche Beobachtungen sind bei der relativen Seltenheit des Falken in Australien, wo er auch in offenem



Lebensraum des Australienbaumfalken im Strzeleki Creek (Südaustralien). Die Falken pirschten in Wipfelhöhe die Baumreihen entlang, überquerten dann fast in Bodennähe Freiflächen, um sich dann wieder über Baumbeständen in größere Höhe aufzuschwingen. Alles verlief so, wie es mir von unserem Baumfalken her vertraut war.

FOTO: VERFASSER



Auch im Fluge gleicht der Australienbaumfalke nahezu völlig unserem Baumfalken.

FOTOS: D. HOLLANDS



Der Afrikabaumfalke *F. cucullatus* ist mit den beiden bereits betrachteten Baumfalken nicht nur nahe verwandt, sondern auch konfunktionell einzuordnen. FOTO: bwindi jan06, CC BY-SA 3.0

Wald- und Kulturland sowie teilweise sogar in Städten vorkommt, von besonderem Reiz.

Vor allem auf Grund der weiten Verbreitung von *Falco subbuteo* in den offenen Niederungen der nahezu gesamten Paläarktis überwiegen die „Savannen-Baumfalken“, auch wenn der Afrika- und der Australienbaumfalke wesentlich seltener und oft wohl nur lokal anzutreffen sind, im Weltmaßstab gegenüber den Vertikaljägern. Diese zeigen als „Urwald-Baumfalken“ wie der Malaienbaumfalke und der Fledermausfalke stets eine Bindung an gegliederte, zugleich meist mit ursprünglichen Wäldern bestandene Landschaften.

Die Verbreitung des Malaienbaumfalken folgt – überwiegend auf die Vorberge konzentriert – der Südkante des mittleren Himalaya nach Osten, erstreckt sich über nahezu das gesamte Indochina, die Philippinen und Inseln Indonesiens bis Neuguinea. Damit bleibt er auf eine durch ausgeprägte alpine Faltungen und vulkanische Aktivitäten geprägte, in ihrer Terrainstruktur stark gegliederte Region beschränkt, die ihm als vornehmlich vom Ansitz blitzartig agierenden Vertikaljäger umweltseitig hervorragende Bedingungen bietet (s. CADE 1982, DEL HOYO et al. 1994, JUNG 2000). Dem entspricht der gedrungene Körperbau dieses ausgesprochen kurzschwänzigen Kleinfalken. Im Südwesten Neuguineas

und anliegender Inseln fehlt er dort, wo das Terrain flacher wird und die Verbreitung des Australienbaumfalcken ansetzt. Meine Bemühungen, den Malaienbaumfalcken in Thailand zu finden, blieben leider erfolglos.

Dafür verlief die Suche nach dem Fledermausfalcken, der auch nach JUNG (2000) im Körperbau dem Malaienbaumfalcken sehr ähnlich ist, in Mexiko ausgesprochen erfolgreich. Die ihn begünstigenden Vertikalstrukturen gehen auf die Gebirgskette der Anden und ihre Ausläufer zurück. Auf Yucatan bieten ihm schon die Pyramiden-Bauten der Mayas ausreichend gute Ansitzmöglichkeiten und letztlich reichen neuerdings schon Hochantennen von Urwaldsiedlungen. Da sie stets die höchsten Punkte wählen, sind sie kaum zu übersehen. Von diesen starten sie blitzschnell ihre sich oft über mehrere hundert Meter hinziehenden Jagdflüge. Ein solcher Falke raste einmal nur wenige Zentimeter in Kniehöhe völlig lautlos an mir vorbei, was – hätte ich den Flug nicht von Anfang an verfolgen können – mir sicher entgangen wäre. Aus dem hohen Kreisen und im Patrouillenflug jagen sie eher selten.

Von Interesse ist noch, inwieweit die in einer Region vorkommenden Vertreter von *Falco Peregrinus* und *F. Subbuteo* dem gleichen Typ angehören. Bei den neotropischen Fledermaus- und Rotbrustfalcken als an Urwälder gebundenen Ansitzjägern ist das zweifellos der Fall. Auch zwischen den



*Der Malaienbaumfalke *F. severus* ist als vornehmlich vom Ansitz vertikal agierender „Urwaldbaumfalke“ sehr gedrungen und weicht im Typ beachtlich von den bisher betrachteten drei Arten ab.*

FOTO: I. MONTGOMERY, birdway.com au



Lebensraum des Malaienbaumfalcken in den Küsten-Hanglagen auf Phuket (Thailand). Er folgt in seiner Verbreitung den stark gegliederten Ausläufern des Himalaja nach Süden bis Neuguinea, wo die Verbreitung des Australienbaumfalcken ansetzt. FOTO: VERFASSEN



*Der Fledermausfalke *Falco rufigularis* ist als kleiner Doppelgänger des Rotbrustfalcken in Urwaldregionen Mexikos weit verbreitet und betreibt zumeist von hohen Warten – wie Antennenmasten – die Ansitzjagd.*

südostasiatischen Malaienbaumfalken und dem Schwarzen Shaheen dürfte eine entsprechende Übereinstimmung bestehen. Das Verhältnis zwischen Baum- und Wanderfalken in der Paläarktis ist dagegen differenziert. Wanderfalken sind hier zumeist nicht aus dem Ansitz, sondern aus dem hohen Anwarteflug ausgesprochene Vertikal-, Baumfalken dagegen Horizontaljäger. In Afrika dürfte zwischen Afrikanischen Baumfalken und *F. p. minor* die Situation ähnlich sein und in Australien kommt mit *F. hypoleucos* ein dritter größerer Falke vom Wüstenfalken-Typ dazu.

Von Interesse wäre auch noch, ob Baum- und die oft nicht wesentlich größeren Wüstenfalken sich weiträumig überlappend sympatrisch vor-

kommen. Denn letztere weisen mit dem Baumfalken eine weitgehende Leistungsanalogie auf. Im Barada-Tal bei Damaskus versuchten sich 1981 zwei Baumfalkenpaare in Wüstenfalken-Habitaten anzusiedeln, verschwanden aber bald aus ungeklärten Gründen (BAUMGART et al. 1995). Im Verhältnis zwischen Baum- und Eleonorenfalken gibt es dagegen im Falle eines Zusammentreffens, das ich an der nordsyrischen Küste erlebte, schon wegen ihrer unterschiedlichen Brutbiologie keine Probleme.

Der Eleonorenfalke (*F. eleonorae*) nimmt eine größenmäßige Zwischenposition ein. Ernährungsmäßig auf den herbstlichen Vogelzug im Mittelmeerraum bzw. in Nordafrika und Nahost



Der auf der Antennenspitze in Hanglagen zum Pazifik bei Sayulita ansitzende Fledermausfalke stürzte sich Sekunden nach der Aufnahme über rund 40 m steil in die Tiefe, kam – wohl eine Libelle anjagend – den Hohlweg entlang auf mich zu und schoß weniger als einen Meter entfernt in Kniehöhe an mir vorbei. Hätte ich den Ablauf nicht von Anfang an verfolgen können, wäre das alles für mich unbemerkt geblieben, denn es war weder ein Geräusch noch ein Luftzug zu spüren.



Der deutlich kompakter als die „Savannen-Baumfalken“ gebaute Fledermausfalke kehrt zu seinem Ansitzplatz zurück. Er erinnerte im Flugbild mehr an einen kleinen Wanderfalken und war bei der Jagd auf Fluginsekten in größerer Höhe auf engstem Raum weniger manövrierfähig als die Horizontaljäger und auch nicht so erfolgreich wie diese.



Wohl jede Maya-Tempelanlage auf Yucatan (Mexiko) hat – wie die hier abgebildete von Uxmal – ihr Fledermausfalken-Paar. In den ausgedehnten, hoch aufragenden Gebäudekomplexen finden die Falken geeignete Brut- und exponierte Ansitzplätze, auf denen die jeweiligen Falken meist schnell auszumachen sind. Für Rotbrustfalken sind aber wohl nicht alle diese Ruinenstätten – Calakmul und Tikal (in Guatemala) ausgenommen – hoch genug. FOTOS: VERFASSER



Eleonoren- und Schieferfalken *Falco eleonorae* bzw. *F. concolor* stehen als enge Verwandte der Baumfalken größenmäßig zwischen diesen und den Wanderfalken. Sie weisen zudem mit ihrer streng umrissenen Verbreitung im Mittelmeerraum und Nahost, der ernährungsmäßigen Abhängigkeit vom herbstlichen Vogelzug und dem deshalb zeitlich verschobenen Brutgeschäft so viele Besonderheiten auf, daß KLEINSCHMIDT zumindest ersterem (hier in der hellen Morphe abgebildet) einen eigenen Formenkreis zubilligte.

FOTOS: T. PRÖHL fokus-natur.de

ausgerichtet, beginnt er – wie auch der Schieferfalke (*F. concolor*) – zeitlich gegenüber anderen Greifvögeln versetzt erst im Spätsommer mit der Brut. Im baumfalkenähnlichen Jagdstil weist er aber auch Sonderbefähigungen auf. Eleonorenfalken vermögen beim Anjagen knapp über dem Meer fliegender Vögel ihren Stoß abrupt zu stoppen und auf der Stelle zu verharren. In Erwartung anfliegender Durchzügler sah ich sie gut 20 Minuten ohne Positionswechsel „anwarten“. Diese Besonderheiten schlagen sich auch morphologisch nieder und veranlaßten KLEINSCHMIDT *Falco Eleonora* (mit *eleonora* im Mittelmeerraum) einen eigenen Formenkreis und damit zugleich eine eigenständige Leistungskategorie zuzubilligen.

4. Funktional- und Leistungsmerkmale als Artkriterien bei Greifvögeln

Molekulare Befunde liefern sichere Informationen zu systematischen Beziehungen und zeitlichen Abläufen evolutionärer Prozesse, doch kaum Aussagen über Kausalitäten der Evolution und umweltbezogene artliche Manifestationen. Um diesen Bereich – das ökofunktionelle Kompartiment artlicher Realität – zu erschließen, bedarf es eines anderen Vorgehens, das unter Bezug auf Greifvögel bei ihrer vornehmlich jagdlich begründeten, lokomotorischen Orientierung in besonderem Maße Erfolg verspricht.

Greifvögel waren seit jeher bevorzugte Objekte artkonzeptioneller und evolutionstheoretischer Erörterungen, an denen sich viele renommierte Ornithologen und Systematiker wie Otto KLEINSCHMIDT, Erwin STRESEMANN, Fritz ENGELMANN, Leslie BROWN u. a. beteiligten. Auf den Punkt brachte es aber Georgij Petrowitsch DEMENTJEW, der sie – so USPENSKI (1972) – als „Modelle aus Modellen“ bezeichnete. Hier kann dann Greifvogelkunde bisweilen regelrecht zur Geisteswissenschaft geraten.

In diesen Untersuchungen wurde zwar auch der Funktionalbereich tangiert, ohne aber wirklich erschlossen zu werden. Das trifft in besonderem Maße auf Otto Kleinschmidt zu. Er ermittelte eine Vielzahl von Formenkreisen (s. Eck

1970) die er auch in einem aus seiner Sicht eigenen Evolutionsverständnis zur Grundlage seiner Formenkreislehre (KLEINSCHMIDT 1926) machte. Doch es war von Grund aus unreal, Arten durch Formenkreise ersetzen zu wollen (KLEINSCHMIDT 1900). Völlig neue Aspekte ergeben sich aber nun, wenn Formenkreise außerhalb der phyletischen Systematik eine Bewertung als Funktional- und Leistungskategorien erfahren.

4.1. Formenkreise als Funktional- und Leistungskategorien

Formenkreisen mißt man heute im Evolutionsdiskurs nur noch historische Bedeutung bei. Ohne Systembezug gelten sie als Entitäten – Dinge an sich ohne Wesensinhalt –, und aus der Formenkreislehre wird eine alternative Evolutionstheorie (LEVIT et al. 2005). Allein die Weise, auf die sie durch akribische morphometrische Untersuchungen ermittelt wurden, spricht jedoch für ihre Realität. Und wenn sich auf Grund der zwischen Formenkreisen bestehenden Lücken Widersprüche zur Darwinschen Auffassung kontinuierlicher Evolutionsabläufe ergeben, muß dafür halt nach anderen Erklärungen gesucht werden, die sich im Funktional- und Leistungsbereich auch anbieten.

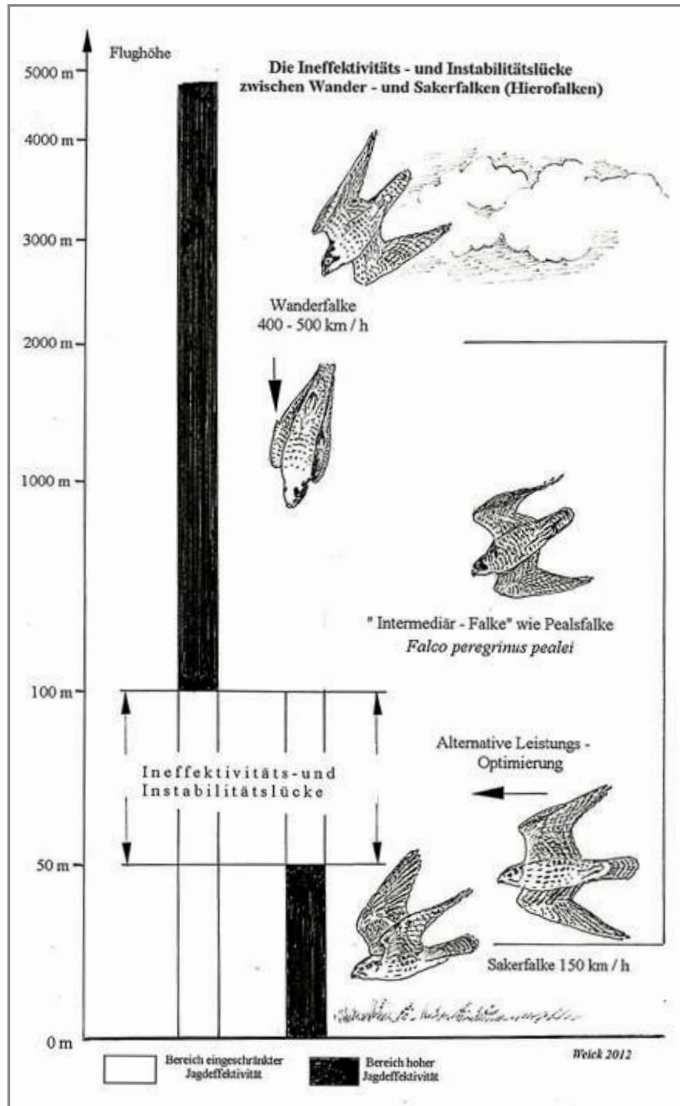
Der Formenkreis gilt auch als frühes superspezifisches Begriffsbild, an dessen Stelle mit vielfach analoger Bedeutung etwa die Superspezies oder die Zoogeographische Art nachrückten. Nun offenbarte die Molekularphyletik jedoch, daß Formenkreise – wie auch Superspezies oder „Geospezies“ zumeist als Ausdruck einer durchlaufenen adaptiven Radiation interpretiert – keineswegs immer monophyletisch sind und daher für ihre Entstehung gleichfalls auch andere Erklärungsansätze gesucht werden müssen.

Dafür bieten die Hiero- oder Jagdfalken als große langschwänzige Edelfalken eine anschauliche Lösung. Mit ihren untereinander eng verwandten, vornehmlich altweltlich verbreiteten Vertretern – Ger-, Saker-, Lanner und Laggarfalke – werden sie den Superpezies-Vorstellungen einer Entstehung durch adaptive Radiation voll gerecht. Doch neben diesem zentrifugalen wirkt auch ein zentripetales Prinzip, indem polyphy-

letische Arten – im vorliegenden Falle Prärie- und Rußfalke – auf Grund ihrer Typenalogie und Funktionalität ebenfalls in den Formenkreis aufgenommen werden müssen. Da Hierofalco als Formenkreis-Name vergeben und folglich aus heutiger Sicht eine Funktional- und Leistungskategorie bezeichnet, kann er nicht einfach in die phyletische Systematik, etwa als Untergattung *Hierofalco*, übernommen werden. Trotz fehlender Monophylie bleibt der Präriefalke folglich ein Hierofalke (BAUMGART 2008). Da sich derartige Verhältnisse auch für den Formenkreis *Falco peregrinus* (mit Rotbrust-, Taita- und Silberfalke) und andere wie *F. Subbuteo* oder *F. Tinnunculus* abzeichnen, sollte hier künftig mit dem „konfunktionellen Artenverbund“ ein anderes Begriffsbild genutzt werden (BAUMGART 2010c).

4.2. Mechanismen der Abgrenzung im Funktional- und Leistungsbereich

Greifvogelarten sind nicht nur genetisch-evolutionär zu charakterisieren, sondern unterliegen über die leistungs- und effektivitätsbezogene Optimierung im Rahmen ihrer Ökofunktionellen Positionen auch der umweltseitigen Einordnung. Als Träger der biologischen Evolution weisen sie bezogen auf ihre Grundleistungsmerkmale einen Qualitätsstatus auf, unterliegen so – wie für Qualitäten der Dialektik allgemein üblich – der Selbstabgrenzung und Selbstkategorisierung (s. BAUMGART 1998). Die



Die Ineffektivitäts- und Instabilitätslücke zwischen Wander- und Sakerfalken (als Vertreter der Hierofalken). Für Verfolgungsjäger im freien Luftraum bzw. im bodennahen Raum besteht in einer Höhe von 50–100 m eine auch morphologisch klar manifestierte trennende Ineffektivitäts- und Instabilitätslücke, die sie als eigenständige Leistungseinheiten selbstreguliert voneinander abgrenzt. In diesem Bereich und darunter sind Wanderfalken von ihrer Funktional- und Leistungstypisierung her zu schnell und Sakerfalken erweisen sich in diesem Bereich und darüber als nicht schnell genug.

ZEICHNUNG: F. WEICK nach einem Entwurf des Verfassers

hierzu wirksamen Mechanismen rücken artheoretische Betrachtungen in ein verändertes Licht, denn werden sie erkannt, zeigen Arten damit ihren Status gewissermaßen selbst an.

Besonders anschaulich läßt sich das am Beispiel von Wander- und Sakerfalke als Vertreter der Hierofalken darstellen. Beide sind als mittelgroße Verfolgungsjäger im freien Luftraum bzw. bodennahen Raum des offenen Geländes funktionell und leistungsmäßig klar differenziert und optimiert, was in einer strengen morphologischen – meist eine Variationsbreite von $\pm 3\%$ nicht überschreitenden – Typisierung zum Ausdruck kommt. Entsprechend haben beide Großfalkentypen auch unterschiedliche Jagdräume sowie alternativ optimierte Grundleistungspotentiale und Jagdflugbefähigungen. Im Höhenbereich zwischen 50–100 m besteht für sie in Form einer Ineffektivitäts- und Instabilitätslücke eine Leistungsgrenze, durch die sie als eigenständige Leistungseinheiten selbstreguliert voneinander abgrenzt werden.

Unter dieser Höhengrenze ist die Jagd des Wanderfalken als Luftraumjäger auf Grund seiner zu hohen Geschwindigkeitsveranlagung und Wendigkeitsdefizite ebenso ineffektiv wie die des Sakerfalken und anderer Hierofalken als Jäger des bodennahen Raumes auf Grund ihrer zu geringer Geschwindigkeitseinfaltung im darüber liegenden Bereich. Denn diese Falken sind nicht optimal zur Nutzung der Fallbeschleunigung befähigt, erweisen sich im freien Luftraum folglich als zu langsam. Hinzu kommen nachgeordnet Unterschiede in der Gesichtsfeldausrichtung, dem Bau der Fänge, der Gefiederkonsistenz und anderen Strukturen beider Falken. Beide könnten zwar auf selektiver Grundlage in den jeweilig anderen Jagdraum wechseln, verlören dabei aber alternativ die Effektivität im bisherigen. Die so durch alternative Leistungsoptimierung bedingte Ineffektivitäts- und Instabilitätslücke ist auch im Prozeß der Speziation und Erhaltung der artlichen Integrität von entscheidender Bedeutung (s. BAUMGART 1978, 1998, 2014), was hier aber nicht weiter erörtert werden kann.

Im Falle übereinstimmender ökofunktionaler Positionierungen kommt es unter Beibehal-

tung der Grundleistungspotentiale zu Differenzierungen in nachgeordneten Funktional- und Leistungsbereichen. Dazu gehören die Unterartbildung und weitere Differenzierungen, die man derzeit zumeist mit Begriffen wie Semispezies oder Paraspezies zu erfassen versucht.

4.3. Zur Beziehung zwischen systematischen Kategorien und ökofunktionaler Differenzierung

Kategorien der Systematik werden zumeist lediglich evolutionär und genetisch orientiert über die zu ihrer Entstehung führenden Mechanismen und Abläufe zu erklären versucht. Als Ursache der artlichen Trennung gilt beispielsweise die unterschiedlich schnelle genetische Differenzierung der beteiligten Populationen. Dabei werden im Speziationsprozeß mehrere Zwischenstufen durchlaufen (HAFFER 1992b, 1994). Daß es dabei auch zu einer Funktional- und Leistungsdifferenzierung kommt, bleibt meist unerwähnt. Die Unterartbildung gilt als obligate Vorstufe der Artbildung (MAUERSBERGER 1976, MEISE & MAUERSBERGER 1995). Und parapatrische Arten werden zumeist als Folge sekundär eintretender Kontakte angesehen. Die artisolierenden Mechanismen verhindern zwar Hybridisierungen, reichen andererseits aber nicht aus, um ein sympatrisches Nebeneinander zu gewährleisten (HAFFER 1989, 1992b).

Werden diese Kategorien zusätzlich – wie nachfolgend praktiziert – mit Funktional- und Leistungsmerkmalen untersetzt, bieten sich auch ohne evolutive Aspekte Erklärungen an, über die zudem der rezente Existenzrahmen erfäßbar wird. Wie MAYR (1998a, 1998b) darlegt würden Arten nach dem Biospezieskonzept auch dann existieren, wenn es keine Evolution gäbe. Der Bezug auf Evolution in einer Artdefinition sei daher nur irreführend.

4.3.1. Arten

Arten weisen nach der eingangs (s. 2.) formulierten Definition als optimierte und stabilisierte Leistungseinheiten monophyletischer Genese und genetischer Kompatibilität ein qualitativ über ihre Ökofunktionelle Position als „Berufs-

bild“ zur Ressourcenerschließung fest umrissenes Grundleistungspotential auf, das bei Greifvögeln im lokomotorischen Bereich liegt. Damit wird auch der Begriff Semispezies fragwürdig, denn „Halbqualitäten“ gibt es nach dialektischen Grundregeln nicht. Für die hier betrachteten Arten bzw. Artengruppen wurde das bereits (s. 3.) ausführlicher dargelegt.

Wenn in getrennten geographischen Regionen von unterschiedlichen Ausgangspositionen die gleichen Grundleistungspotentiale von polyphyletischen Arten konvergent entwickelt werden, so handelt es sich im Gegensatz zu monophyletischen, konspezifischen um konfunktionelle Arten, die in Formkreisen erfaßt werden können. Anders im Falle der Superspezies, für deren Fassung die Monophylie eine zwangsläufige Voraussetzung bildet. Folglich verlieren einige Artengruppen, für die das nicht mehr zutrifft, ihren Status als Superspezies.

4.3.2. Unterarten

Unterarten sind als geographische Modifikationen von Arten gut erfäßbar, wobei die Nominatform – die zuerst beschriebene – den Artnamen auch als Unterartnamen führt (z. B. *Falco peregrinus peregrinus*). Sie muß aber nicht unbedingt die phylogenetisch ursprünglichste sein. Unterarten „kratzen“ kaum am Grundleistungspotential, sondern betreffen in der Regel nachgeordnete Merkmalskomplexe wie etwa Signalstrukturen zur Regulierung des Sozialverhaltens, Größenunterschiede oder geringfügig abweichende Gefiedermaße. Ziehende nordische Populationen sind oft ärmer an distanzierenden Signalstrukturen als südlichere.

Die Übergänge sind meist kinal und im Verbreitungsgebiet einer Unterart können nicht selten Individuen auftreten, die anderen Unterarten gleichen. Dann ist oft von „nordischen“ Habichten oder Wanderfalken die Rede. Ein beeindruckendes Beispiel liefert der Sakerfalk. Für die östliche Unterart bezeichnende, oberseits quergebänderte Individuen können im gesamten Areal der Nominatform vorkommen. Umgekehrt treten oberseits ungebänderte Altvögel – in den jewei-

ligen Populationen anteilmäßig kinal von West nach Ost abnehmend – bis zum Altai und Sajan, d.h. in einer Übergangszone von etwa 6000 km, auf (DEMENTJEW 1951). Bei mehreren älteren, als Belege für Lannerfalken in Bulgarien angesehenen Bälgen handelte es sich nach dem Ergebnis einer Überprüfung um Saker mit Merkmalen der östlichen Unterart, das hier als „Fortschrittskleid“ bezeichnet wird (BAUMGART & DONTSCHEV 1976).

4.3.3. Die Problematik parapatrischer Arten

Die Trennung von Arten und Unterarten läßt sich auf der Grundlage genetischer Divergenzen nicht immer eindeutig vollziehen und entsprechende Erfahrungen im Funktionalbereich sind noch gering. Zudem ist die Unterartbildung keineswegs zwangsläufig die Vorstufe einer Artbildung. Beide weisen einen eigenständigen Prozeßcharakter von quantitativer bzw. qualitativer Natur auf (SENGLAUB 1978). Welche Lösungsmöglichkeiten dafür die Nutzung funktioneller Kriterien bietet, gilt es am Beispiel der hier behandelten Falken aufzuzeigen.

– Hierofalken

Am Artstatus der sechs im Formenkreis Falco Hierofalco erfaßten Großfalken gibt es kaum Zweifel. Sie sind – obwohl genetisch gering differenziert und nach Gefiedermerkmalen oft recht ähnlich – trotz übereinstimmender ÖFP auch dort, wo sich Kontaktbereiche abzeichnen, wie etwa zwischen Lanner- und Sakerfalken in Kleinasien, klar von einander getrennt.

Von der überwiegend paläarktisch verbreiteten monophyletischen „Kerngruppe“ setzen sich Prärie- und Rußfalken – der erstgenannte sicher, der zweite mutmaßlich – polyphyletisch ab. Die vier anderen Arten sind – größtenteils in unterschiedlichen Regionen und Lebensräumen ansässig – auch jagdlich von sehr unterschiedlichen Referenz-Beutetieren (s. 3.1.2.) abhängig, was auch in vom Grundtyp modifiziert abgewandelten Körperproportionen und Unterschieden in der Jagdweise zum Ausdruck kommt.

Saker vermögen bei ihrer Ausrichtung auf tagaktive Kleinsäuger (Nager) weder als Schnee-

huhn- noch als Vogeljäger vergleichbar effektiv wie Ger- bzw. Lannerfalken zu agieren. Dabei können sie Kälte genauso wie Ger- und Hitze wie Lannerfalken ertragen. Wo ihre Areale lokal aneinander grenzen – wie zwischen Saker- und Lannerfalke in Kleinasien – sind zwar Hybridisierungen in einem engeren Kontaktbereich denkbar, doch fließende Übergänge kaum vorstellbar. Hierauf beruht auch die Einstufung beider als parapatrische Arten. Die Ausbildung dieser zwischenartlichen Beziehung kann im Funktionalbereich durch beuteseitig orientierte alternative Leistungsoptimierung direkt erfolgen.

– Wanderfalken und ihre Analogarten

Im Formenkreis *Falco peregrinus* ist der artliche Status von Rotbrust-, Taita- und Silberfalke schon dadurch gesichert, daß sie gegenüber den entsprechenden Wander- und Wüstenfalken-Formen trotz Konfunktionalität polyphyletischer Abstammung sind. Anders verhält es sich bei den bis zu 19, nach Gefiedermerkmalen relativ klar, genetisch aber nur gering von einander abgesetzten, zumeist als Unterarten angesehenen Wanderfalken-Formen (s. Karte). Lediglich den Wüstenfalken *Falco pel. peregrinoides* bzw. *F. pel. babylonicus* billigt man heute zunehmend einen Artstatus zu. Dabei wird über die dafür entscheidenden Kriterien aber meist nur gemutmaßt. (DEL HOYO et al. 1994, WEICK 1989, FERGUSON-LEES & CHRISTIE 2009 u. a.). Meist bilden dafür nur Unterschiede in den Gefiedermerkmalen die Grundlage.

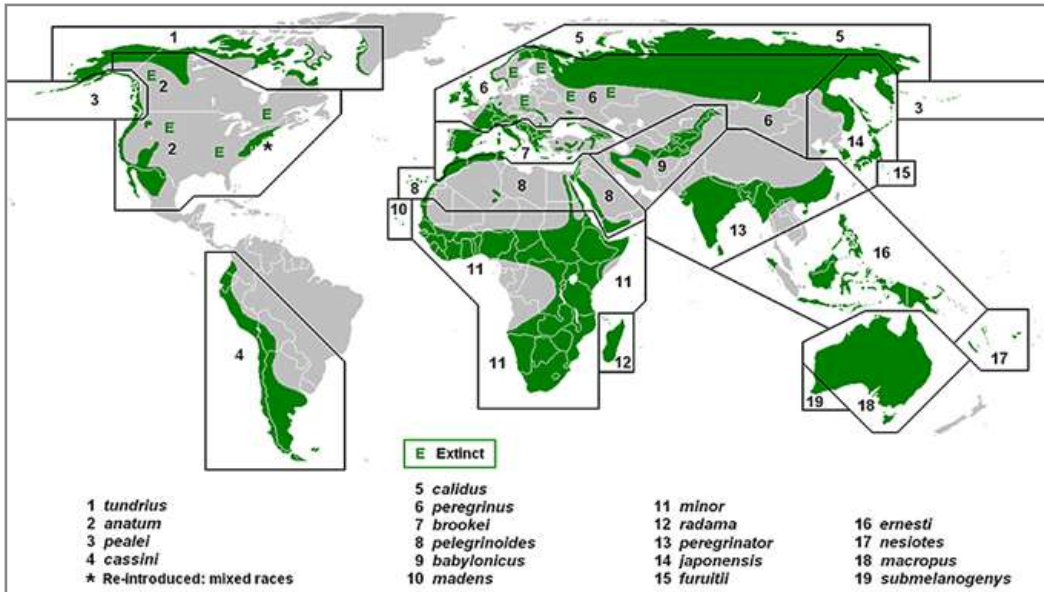
Auch ökofunktionell besteht bei den Wanderfalken weder in Bezug auf die bewohnten Lebensräume noch nach Referenzbeutetieren eine so klare Trennung wie bei den Hierofalken. Erst eine längere Beobachtungspraxis offenbart, daß die Falken offener, vegetationsarmer Landschaften mehr horizontal ausgerichtete Jagdflüge zeigen, bei denen sie auch näher im Bodenbereich agieren, weniger von der Fallbeschleunigung abhängen und im stärker aktiv beschleunigenden Jagdflug geringere Geschwindigkeiten entwickeln, dafür aber sich eigenbeschleunigender und wendiger zeigen als die Falken stärker mit Großvegetation bestandener Landschaften zu-

meist gemäßigter Breiten, die vielfach im Vertikalstoß aus großer Höhe agieren und unter Nutzung der Fallbeschleunigung zu einer extremen Geschwindigkeitsentfaltung befähigt sind.

Diese Unterschiede schlagen sich auch morphologisch nieder (s. 3.2.2.) und wo Falken beider Typen – wie etwa in Nordwest-Afrika und auf den Kanaren – auf engerem Raum nebeneinander vorkommen, sind Mischverpaarungen, die durch intermediäre Gefiedermerkmale von Hybriden – vor allem in Form rötlicher Scheitelfelder (FORSMAN 1999, RODRIGUEZ al. 2011) – auffällig werden, nicht ausgeschlossen. Diese Kontaktzone hat aber nur eine geringe Ausdehnung. Da es keine dauerhaft fließenden Übergängen gibt, ist davon auszugehen, daß zwischen Horizontal- und Vertikaljägern eine alternative Leistungsoptimierung besteht, die hier gleichfalls zu besagten parapatrischen Artkonstellationen führt.

Großräumig schließen sich beide Typen aus und in den Steppengebieten Südosteuropas – beginnend von der ungarischen Pußta bis weit nach Vorderasien – fehlen beide, weil offenbar über die ökologisch begründete Leistungsdifferenzierung keine Isolationsmechanismen bestehen. Für in der Vertikalen jagende Wanderfalken sind diese Gebiete offenbar weiträumig ungeeignet und für Horizontaljäger wohl von zu geringer Ausdehnung, um einen eigenen Typ auszubilden, zumal lokal immer Vorkommen des Wanderfalken eingestreut sein können. In Inneraustralien ist eine solche Sympatrie dagegen in korrelierter Form (s. BAUMGART 1991b, 1998) möglich, denn der den Wüstenfalken-Part ausfüllende Silberfalke (*Falco hypoleucos*) ist verwandtschaftlich klar vom hier heimischen *F. peregrinus macropus* getrennt.

In der Paläarktis ist eine Differenzierung auf gleicher Grundlage zwischen *peregrinus* und *calidus* ebenso zu erwarten wie zwischen *anatum* und *tundrius* in der Nearktis. Doch zur alternativen Leistungsoptimierung zwischen den nördlichen, zudem größeren und langschwänzigeren Horizontaljägern und den südlicheren Vertikaljägern bestehen zusätzlich noch in der Phänologie und im Zugverhalten klare Differenzen. Die Nordländer stoßen als ausgesprochene Fern-



Auf Grund ihrer nahezu weltweiten Verbreitung und weitgehend übereinstimmender Gefiedermerkmale gelten Wanderfalken (*Falco peregrinus*) heute zumeist als Unterarten einer Art. Doch trotz geringer genetischer Divergenzen kommt es in den Körperproportionen und Jagdflugbefähigungen zu erheblichen Differenzierungen ohne klinale Übergänge. Hier könnte eine im Status als parapatriische Arten begründete wechselseitige leistungsmäßige Selbstabgrenzung vorliegen. Zwischen Wander- und den mehr horizontal ausgerichtet jagenden Wüstenfalken (8 + 9) wird das inzwischen meist schon akzeptiert. Doch auch für die Pealsfalken (3) und die Fernzieher der arktischen Nordhalbkugel (1, 5 + 14) könnte das zutreffen. Abkürzungen: E (extinct) = ausgestorben, in einigen der entsprechenden Gebiete Nordamerikas und Europas inzwischen wieder eingebürgert. *Re-introduced: mixed races = wieder eingebürgert: nicht reinrassige Vögel. Dabei handelt es sich an der Ostküste zumeist um City-Wanderfalken mit hohem *pealei*-Einschlag.

Vorlage: MPF in Wikimedia Commons. GNU-Lizenz für freie Dokumentation, Version 1.2

zieher teilweise über den Äquator weit auf die Südhalbkugel vor. Auf dem Frühjahrszug überqueren sie mit noch weitgehend inaktiven Gonaden Gebiete, in denen bei dort ansässigen Wanderfalken schon die Jungen schlüpfen. Mit der Eiablage beginnen sie erst Ende Mai, meist im Juni oder gar Anfang Juli (WHITE 1968, FISCHER 1977, DIXON 2014).

Wie grundlegende Unterschiede im Zugverhalten gleichfalls zu artlichen Differenzierungen führen, belegen neben Rohr- und Mangrovenweihe (*Circus aeruginosus* bzw. *C. spilonotus*) auch Rotfuß- und Amurfalken (*Falco vespertinus* bzw. *F. amurensis*), von denen die jeweils erstege-

nannten westlich, die zweitgenannten östlich am Himalaja vorbei nach Süden ziehen, was unterschiedliche genetische Fixierungen der Zugwege bedingen dürfte. Hybride mit intermediärem Zugverhalten kommen, wenn sie versuchen den Himalaya zu überfliegen, wohl um (FEFELOV 2003).

Im nordöstlichen Nordamerika einschließlich Alaska existieren sogar auf relativ engem Raum (s. Karte) drei unterschiedliche Typen: der eher horizontal jagende *tundrius* als Fernzieher, der vertikal jagende und kein so ausgeprägtes Zugverhalten zeigende *anatum* und der überwiegend standorttreue sowie in Körperbau und Jagdweise als Zwergalkenjäger über dem Meer

zwischen Wander- und Hierofalken vermittelnde Pealsfalke *F. p. pealei*, dessen Typ sich auch als City-Wanderfalke im Wolkenkratzer-Bereich gut zu etablieren vermag. Diese drei leben gut abgesetzt und offenbar ohne dauerhafte Hybridisierung im Stile von Paraspezies nebeneinander (WHITE 1968, COSWIG 2007).

Daneben existiert mit dem Schwarzen Schahin (*Falco peregrinus peregrinator*) eine weitere urwaldbewohnende, klar abgesetzte Sonderform, die viele Merkmale mit dem Rotbrustfalken teilt. Wie dieser haben sie extrem große Fänge, um Beutetiere im ersten Zugriff sicher binden zu können, damit sie nicht herabfallend im Blätterdach des Urwaldes verlorengehen. Und die Wanderfalken der Südhalbkugel (wie *minor* in Südafrika, *macropus* in Australien und *cassini* in Südamerika) sind jahreszeitlich versetzt schon phänologisch in einer Weise getrennt, die auch artliche Eigenständigkeit nahelegt.

Auf der Grundlage einer funktionellen und leistungsbezogenen Separierung lassen sich die weltweit verbreiteten „Wanderfalken“ in oben aufgezeigter Weise – nahezu übergangslos getrennt in Horizontal- und Vertikaljäger, ziehende und standorttreue sowie phänologisch abgesetzte Formen – als Parapatrische Arten erfassen. Dazu kommen in gleicher Weise mit dem Pealsfalken und dem Schwarzen Schahin auf anderer Grundlage eigenständige Funktional- und Leistungsformen, die nomenklatorisch wie folgt gehandhabt werden könnten:

Vertikaljäger der gemäßigten Breiten: *Falco peregrinus* bzw. *Falco anatum*

Horizontaljäger der Wüstenregionen: *Falco peregrinooides*,

Horizontaljäger des Nordens: *Falco calidus* bzw. *F. tundrius*

Lokalspezifische Sonderformen: *Falco pealei* bzw. *F. peregrinator*.

Damit ist jedoch nur nach eingehender Prüfung ökofunktionaler Kriterien und nicht automatisch bisherigen Wanderfalken-Unterarten Artstatus zuzubilligen. Die wohl eher fließenden Übergänge zwischen *peregrinus* und *brookei* spre-

chen beispielsweise für die Beibehaltung eines Unterartstatus.

Wird der Wanderfalke der gemäßigten Paläarktis in seiner Beziehung zu den in seinem Umfeld ansässigen Formen als Paraspezies betrachtet, stellt sich auch die anfangs des vergangenen Jahrhunderts schon sehr engagiert erörterte Frage nach der Erfassung weiterer Unterarten. Diesbezüglich sei nur an KLEINSCHMIDT (1912–1927, 1933–1937) und ENGELMANN (1928) erinnert. Erstgenannter bezeichnete auf der Grundlage von Balg-Merkmalen die Falken Schwedens unterartlich als *scandinaviae*, der Britischen Inseln als *britannicus*, Thüringens als *germanicus* und die des Rheinlandes als *rhenanus*. Letztere sind nach von KLEINSCHMIDT genutzten Angaben WALLERS schlanker und „fliegen anders“, womit funktionelle Kriterien zumindest anklingen.

Diese Untergliederung wurde später – da zu meist nicht mehr überblick- und beherrschbar – fallengelassen. Dabei sollte man auch stets im Auge behalten, daß Wanderfalken bei ihren überaus differenzierten Jagdanforderungen eine unglaubliche Vielfalt von Lokalformen ausbilden, andererseits aber auf Grund ihrer hohen Mobilität auch dort, wo scheinbar Stabilität herrscht, wohl auch in gewissem Austausch untereinander stehen. Das dürfte wiederum mit zu ihrer geringen genetischen Differenzierung beitragen. HARTERT (1915) vermutete beispielsweise, daß es im Festlands-Nordamerika neben *anatum* und *pealei* noch andere Wanderfalken-Unterarten gäbe. Erst ein gutes halbes Jahrhundert später kam dann mit *tundrius* (WHITE 1968) eine weitere dazu. Das liegt wohl auch daran, daß in Amerika – im Gegensatz zu Europa – die Typologie-Problematik seit jeher nur auf geringes Interesse stieß und entsprechende Studien kaum betrieben wurden.

Und der relativ schnelle Erfolg einiger Wanderfalken-Wiedereinbürgerungs-Projekte wurde wohl einerseits durch diese beachtliche Variabilität der Art bei geringer Siedlungsdichte und damit zugleich geringer innerartlicher Konkurrenz in der Anfangsphase begünstigt. Zum anderen hat es aber wohl auch eine Rolle gespielt, daß freigelassene Zuchtvögel nicht immer streng dem

vordem in einem Gebiet ansässigen Typ, der ja auch mit auf Grund erwachsener Leistungsdefizite verschwunden sein könnte, entsprochen haben. Wenn sich nun unter den freigelassenen Falken solche befunden haben sollten, die den veränderten typologischen Anforderungen eines Gebietes entsprechen, verläuft die Restitution sicher schneller, als wenn dieser Typ selektiv erst wieder lokal über viele Generationen „herausgezüchtet“ werden müßte. Forderungen des Artenschutzes, nur solche Vögel für Projekte zu nutzen, die es hier früher einmal gab, laufen damit ins Leere.

– Baumfalken

Die systematische Handhabung der als „Baumfalken“ im Formenkreis *Falco Subbuteo* zusammengefaßten Arten ist im Vergleich zu den anderen beiden Formenkreisen unproblematisch. Der neuweltliche Fledermausfalke *Falco ruficularis* steht mit den übrigen Vertretern in keiner direkten Beziehung. An deren artlicher Selbständigkeit besteht zudem kein Zweifel, lediglich der Baumfalke *F. subbuteo* und der Afrikabaumfalke *F. cuvierii* werden bisweilen für konspezifisch gehalten und auch in wechselnden Kombinationen mit dem Malaienbaumfalken *F. severus* und dem Australienbaumfalken *F. longipennis* zu Superpezies bzw. Geospezies (ECK 1996, DEL HOYO et al. 1974) vereint. Sofern Unterarten ausgebildet werden, sind diese klar geographisch abgesetzt.

Bemerkenswerterweise gibt es auch bei diesen kleinen Doppelgängern von *Falco Peregrinus* eine Trennung in Horizontal- und Vertikaljäger (s. 3.3.2.). Die vorstellbare Verbindung zwischen den zum ersten Typ gehörenden Baum- und Australienbaumfalken wird zwischen Indochina und den Kleinen Sundainseln bzw. Australien durch den gewissermaßen „eingeschobenen“ Malaienbaumfalken, einen ausgesprochenen Vertikal- und Ansitzjäger unterbrochen. Zu einem weiträumigeren sympatrischen Nebeneinander beider Typen scheint es – wie zwischen Wüsten- und Wanderfalken – auch hier nicht zu kommen. Vielleicht bringt die noch ausstehende Klärung der Verwandtschaftsbeziehung zwischen *severus* und den anderen „Baumfalken“ hier weiteren

Aufschluß. *F. severus* gleicht – so DEL HOYO et al. (1974) – vom Typ her vor allem dem Taitafalken (*F. fasciinucha*). Doch das dürfte wohl eher konfunktionell als verwandtschaftlich bedingt sein, denn die typologische Ähnlichkeit von *F. severus* und dem Fledermausfalken *F. ruficularis* ist ja auch rein funktioneller Natur und in ihrer übereinstimmenden Jagdweise als vornehmlich aus dem Ansitz attackierende Vertikaljäger in gegliederten Urwaldgebieten begründet.

Eleonoren- und Schieferfalke *Falco eleonora* bzw. *F. concolor* sind über den Baumfalken verwandtschaftlich diesen Kleinfalken zugeordnet, doch auf Grund ihrer phänologischen Abgrenzung als „Herbstbrüter“ im Mittelmeerraum bzw. Nordostafrika und Nahost sowohl phänotypisch als auch funktionell in einer Weise eigenständig, daß ihre systematische Handhabung keine Probleme bereitet. Interessant wäre es aber zu erklären, warum hier auf relativ engem Raum zwei sich funktionell so nahestehende Arten vorkommen und nicht eine allein ausreichend ist.

4.3.4. Zur wachsenden Bedeutung ökofunktionaler Kriterien für die Systematik

Seit sich abzuzeichnen beginnt, daß die Nutzung molekularer Daten in der Systematik zwar grundlegende Fortschritte bringt, doch auf ihrer Grundlage auch nicht alle bisher bestehenden Problemkonstellationen lösbar werden, gilt es – unter Berücksichtigung des dualen Charakters artlicher Realität –, neben genetischen auch öko-funktionelle und leistungsmäßige Kriterien zur Differenzierung systematischer Kategorien zu ermitteln. Dazu dienen mir umfassende, weltweit durchgeführte Freiland-Beobachtungen an den meisten der hier behandelten Falken-Arten, um so an ihrem Beispiel relevante artkonzeptionelle und daraus ableitbar, evolutionstheoretische Bezüge zu ermitteln. Hier lag der Schwerpunkt auf den gerade bei ihnen oft bestehenden Unklarheiten bezüglich der Trennung von Arten und Unterarten.

Der inzwischen molekular eindeutig verifizierbare Verwandtschaftsausschluß macht eine Reihe einschlägiger Probleme schon vorab lösbar, indem konspezifische von systematisch be-

deutungslosen konfunktionellen Beziehungen eindeutig getrennt werden können. Damit wurden die Rahmenbedingungen für ein parallel zur Systematik bestehendes Ökofunktionalsystem – mit Ökofunktionellen Positionen als tragenden Elementen – umrissen. In beiden Kompartimenten – im evolutionär-genetischen und dem ökofunktionellen – wird in weitgehender Unabhängigkeit von einander über den Artstatus von Taxa entschieden. Für letzteres sind ökofunktionelle und Leistungsmerkmale maßgeblich, die sich bei diesen Falken wie bei Greifvögeln generell gut erfäßbar im lokomotorischen Bereich manifestieren.

Entscheidend für den Artstatus ist, daß die ökofunktionelle Position bestimmende Grundleistungspotentiale auch von polyphyletischen Arten konfunktionell entwickelt werden können. Für die Formenkreiszugehörigkeit ist das – anders als für Super- oder Geospezies, die dadurch ihren Status verlieren – bedeutungslos. Unterarten als geographische Formen einer Art unterscheiden sich bei gleichem Grundleistungspotential lediglich in nachgeordneten Merkmalen (graduelle Größendifferenzierungen, Färbungs- und Zeichnungsmerkmalen etc.). Deren Wertigkeit ist oft schwer zu ermitteln und einzuschätzen. Sie sind aber immer, im Gegensatz zu qualitativen, eine Selbstabgrenzung bedingenden Merkmalsunterschieden zwischen Arten, quantitativer Natur, was fließende Übergänge zuläßt.

Schwierig wird es dagegen zu erklären, warum die monophyletischen geographischen Vertreter der altweltlichen Jagd- oder Hierofalken artlich, die geradezu weltweit verbreiteten Wanderfalken aber nur unterartlich zu trennen sind. Als Verfolgungsjäger des bodennahen Raumes im offenen Gelände bzw. im freien Luftraum unterliegen beider Grundleistungspotentiale durch alternative Leistungsoptimierung in geradezu modellhafter Weise durch eine Ineffektivitäts- bzw. Instabilitätslücke der Selbstabgrenzung. Dadurch werden auch sympatrische Vorkommen von Falken beider Gruppen möglich. Innerhalb derselben geht das nicht. Entsprechend ist lokal immer nur eine Art oder Form präsent.

Bei der artlichen Abgrenzung der altweltlichen Hierofalken untereinander spielen optimierte jagdliche Orientierungen auf unterschiedliche Referenzbeutetiere die entscheidende Rolle, was auch die geographische Trennung zwischen den jeweiligen Falken bedingt. Diese treten dementsprechend nur in eng umrissenen Grenzzonen sympatrisch, darüber hinaus aber nur parapatrisch auf. Deren Abgrenzung realisiert sich offenbar ohne besondere Isolationsmechanismen vor allem ökofunktionell, ernährungsbiologisch und phänologisch, ist aber – wenn auch auf einer nachgeordneten Ebene – gleichfalls qualitativer Natur.

Das Problem einer Differenzierung der sich in ihren Gefiedermerkmalen recht ähnlichen Wanderfalken-Formen besteht darin, daß eine Fixierung auf unterschiedliche Beutetiere – zumeist Vögel – objektiv nicht besteht und – anders als bei den Hierofalken – keine artliche Abgrenzung über Beutepräferenzen begründet werden kann. Erst die Trennung dieser Falken in Abhängigkeit von geographischen sowie Klima- und Vegetationszonen in Vertikal- und Horizontaljäger offenbart auch im Körperbau tiefgreifende Differenzierungen, die gleichfalls zur qualitativen, für einen Artstatus offenbar entscheidenden Selbstabgrenzung führen. Diese läßt aber, da in Abhängigkeit von Umwelтанforderungen immer nur ein Typ je Teilareal optimal ist, gleichfalls keine Arealüberlappungen sondern nur das Nebeneinander dieser Arten in parapatrischer Verbreitung zu. Bei den Baumfalken bestätigt sich die Bedeutung qualitativer Unterschiede im Jagdflug als Horizontal- und Vertikaljäger am Beispiel der Abgrenzung zwischen *severus* und *subbuteo* im Norden bzw. *longipennis* im Süden.

Das Wesen parapatrischer Arten – in der Paläktis sind ihrer 160 nachweisbar, darunter auch eine Reihe Greifvögel – wird seit langem diskutiert. Das Zustandekommen der Parapatrie erklärt HAFFER (1989, 1992a) damit, daß vordem bereits getrennt verbreitete, nahe verwandte Arten sekundär wieder in Kontakt gekommen sind und sich auf Grund unterschiedlicher ökologischer Beziehungen oder auch interspezifischer Kon-

kurrenz wechselseitig ausschließen. Im Sinne dieser Darlegungen kommt funktionell und leistungsorientiert ein weiterer Aspekt dazu. Bei den hier betrachteten Falken tritt Parapatric dann ein, wenn die im Grundleistungspotential übereinstimmenden Arten auf nachgeordneten Ebenen einer wesentlichen qualitativen Leistungsdifferenzierung unterliegen. Bei Hierofalken ist dabei die Abhängigkeit von ihren jeweiligen Referenzbeutetieren entscheidend. Unter Luftraumjägern spielen grundlegende Effektivitätsunterschiede im Jagdstil dieselbe Rolle.

Sekundärkontakte zwischen vordem getrennten Arten spielen dabei für ein Zustandekommen von Parapatric wohl nicht die entscheidende Rolle. Unter diesem Aspekt einer Neubewertung des Status parapatrischer Arten wird in der Systematik einiges einfacher. Als solche betrachtet, erlangen auch die gut untereinander abgesetzten geographischen Wanderfalken-Formen wie die entsprechenden paläarktischen Hierofalken-Arten als parapatrische Arten einen „Artstatus“ (s. 4.3.3.). Andere Kategorien wie etwa die „Semispezies“ sind nicht erforderlich, ja sogar – da ohne konkreten Bezug – irreführend.

Die artliche Abgrenzung vollzieht sich in diesen Fällen wohl primär nach den Regeln der divergierenden Speziation: Dabei überschreiten, angezogen vom Sog ungenutzter Ressourcen entsprechend präadaptierte Individuen einer existierenden Art die als Arealgrenze wirkende Leistungsgrenze und profilieren sich in der so aktiv erlangten geographischen Isolation durch assortative Paarung in wenigen oder zumindest einer überschaubaren Zahl an Generationen zur neuen Leistungseinheit (BAUMGART 1980, 1992, 2014). Das dürfte auch den arttheoretisch oft so belastenden Widerspruch zwischen dem Grad genetischer und ökofunktionaler Differenzen im Speziationsprozeß (s. u.) einer Lösung zumindest näher bringen.

Darauf beruht auch eine Neubewertung der zum Ablauf dieser Prozesse erforderlichen Zeiträume. Lange wurden für die artliche Differenzierung der Falken Zeitspannen zwischen 200 000 und einer Million Jahren angesetzt

(WINK et al 2004) und auch längere Zeiträume schienen nicht ausgeschlossen. Dem stehen von DEL HOYO et al. (1994) entwickelte Vorstellungen entgegen, die der Entwicklung der Modernen Falken lediglich einen Zeitraum von zehntausend Jahren zum Ende des Pleistozäns einräumen. In dieser Periode trennten sich offenbar sowohl der Gerfalke vom Saker (CADE 2011) als auch – so KIRMSE (2010) – Baum-, Eleonoren- und Schieferfalken (*Falco subbuteo*, *F. eleonora* bzw. *F. concolor*) als Zugvögel von einem standorttreuen afrikanischen Baumfalken (*F. cuvierii*).

Diese Betrachtungsweise mag zwar manchen überraschen, steht aber im Einklang mit der allgemeinen Systemtheorie Ludwigs von BERTALANFFY (1948), wonach Prinzipien, die in einem System vorliegen, auch in anderen Systemen nachweisbar sind. Ich wähle hierfür oft den Vergleich zwischen dem Periodischen System der Elemente und den systematischen Ordnungsprinzipien in der Biologie. Werden danach Arten wie Chemische Elemente als Qualitäten eingestuft, so erweisen sich Unterarten als Isotope. Und auch für parapatrische Arten gibt es mit den Nebengruppenelementen oder Seltenerdmetallen eine entsprechende Kategorie. Ihre Vertreter haben gleiche Valenzen wie die Hauptgruppenelemente, unterscheiden sich aber in nachgeordneten Eigenschaften (durch Elektronenbestückung auf nächstinneren Schalen) in einer Weise von diesen, daß ihnen ein eigenständiger Qualitätsstatus beizumessen ist. Die oft beschworene Autonomie der Biologie (s. MAYR 2002) erfährt damit eine weitere Relativierung, denn sie wird so in den Rahmen eines allgemeinen Weltverständnisses einordbar, was künftig viele Fragen rein durch Überlegungen lösbar machen dürfte.

Zu den bisher nach üblichen Vorstellungen kaum lösbaren Fragen gehört die nach dem Fehlen einer Korrelation zwischen biologischen, insbesondere aber morphologischen und molekularen Kriterien im Evolutionsprozeß, wie sie beispielsweise bei Hierofalken, aber auch bei *Buteo*-Bussarden, insbesondere zwischen Mäuse- und Falkenbussard (*Buteo b. buteo* bzw. *B. b. vulpinus*) vorliegt. In beiden Gruppen zeigen

gut unterscheidbare Morphospezies nur sehr geringe molekulare Divergenzen. Während genetische Befunde für einen Unterartstatus sprechen, scheint phänotypisch ein Artstatus angemessen.

KRUCKENHAUSER et al. (2004) und NITTINGER et al. (2005) versuchen das mit dem Hinweis auf die gegenüber der phänotypisch langsamer verlaufende genetische Differenzierung zu erklären, was aber erst mit dem Hinweis auf den dualen Charakter artlicher Realität und die Autonomie ihrer beiden Kompartimente Sinn macht. Im ökofunktionellen Kompartiment können im Verlauf der Artbildung die zur Einnahme einer anderen ÖFP erforderlichen Leistungsumstellungen in Morphologie, Physiologie und Verhalten oft durch relativ geringfügige genetische Rearrangements schnell erreicht werden. Grundlage der artlichen Abgrenzung bilden dann nicht sich allmählich einstellende genetische, sondern forciert realisierte leistungsmäßige Inkompatibilitäten (BAUMGART 1997a, 1997b, 1998, 2010b).

In diesem Sinne wäre davon auszugehen, daß am Anfang von Artbildungen offenbar meist die für die artliche Manifestation entscheidenden ökofunktionellen und leistungsmäßigen, genetisch dagegen wenig auffälligen Neuprofilierungen bzw. Differenzierungen stehen. Die genetischen Divergenzen vermitteln folglich nur wenig über den Artstatus, sondern lassen in der Regel nur eine Aussage darüber zu, wie lange die entscheidenden Funktional-Differenzierungen unter Bezug auf die „molekulare Uhr“ zurückliegen. Sie bieten also zur Begründung einer artlichen Eigenständigkeit nur Indizien. Es sei denn die Divergenz erreicht einen die genetische Inkompatibilität bedingenden Grad. Dann sind sie – zwiefach ist die Wirklichkeit auch hier – selbst Träger einer allerdings über lange Zeiträume ablaufenden phyletischen Speziation. Das gegenteilige Phänomen besteht in der Ausformung geringer phänotypischer Unterschiede bei deutlicher genetischer Divergenz, wie sie zwischen Saker- und Präriefalke vorliegt. Diese im dualen Charakter artlicher Realität begründeten Doppelabläufe tragen offenbar entscheidend zu den Verwirrungen um das Artproblem bei.

Dieser Dualismus bedingt beachtliche Verständnis-Probleme, zu deren Lösung von der artkonzeptionellen und evolutionstheoretischen Forschung neue Wege beschritten werden müssen. Dazu bedarf es vor allem der Förderung ökofunktioneller und leistungsorientierter, heute oft als typologisch diskreditierter Ansätze. Dabei kommt der Klärung von Mechanismen qualitativer artlicher Selbstabgrenzung die größte Bedeutung zu. Ziel obiger Darlegungen war es daher, aufzuzeigen, welchen Beitrag die freilandorientierte Greifvogelforschung hierbei zu leisten vermag. Zudem läßt sich mit Greifvögeln unter Nutzung falknerischer Techniken auch gut experimentell arbeiten.

5. Zusammenfassung

Die systematische Handhabung der in den beiden Formenkreisen *Falco Hierofalco* und *F. Peregrinus* erfaßten Großfalken bereitet insofern Schwierigkeiten, weil erstgenannte zumeist als Arten, letztere nur als Unterarten angesehen werden. In diesem Konsens sollten Formenkreise, da vielfach polyphyletisch zusammengesetzt, nicht als phyletische sondern Funktional- und Leistungskategorien im Rahmen Ökofunktionaler Positionen bewertet werden. Die für diese Betrachtungen erforderlichen Beobachtungsdaten wurden über Jahrzehnte in zuletzt weltweit ausgedehnten Freiland-Studien zusammengetragen.

Die molekular nicht klar differenzierten, doch monophyletischen altweltlichen Hierofalken (Ger-, Saker-, Lanner- und Laggarfalke) können auf der Grundlage von Gefiedermerkmalen sowie von ökofunktionellen und Leistungskriterien eindeutig als Morphospezies innerhalb ihrer Ökofunktionalen Position (ÖFP) als Verfolgungsjäger des bodennahen Raumes im offenen Gelände unterschieden werden. Die Grundlage der Differenzierung besteht in der Bindung an regional unterschiedliche Referenzbeutetiere offener Landschaften. Eine dem jeweiligen Terrain angepaßte, tarnende Gefiedertönung begünstigt den Jagderfolg. Die jeweiligen Hierofalco-Arten repräsentieren sich parapatrisch, sympatrische Vorkommen sind weitgehend ausgeschlossen.

Zwischen den geographischen Formen des Wanderfalcken sind die molekularen Divergenzen gleichfalls sehr gering und auch nach Gefiedermerkmalen ist eine Zuordnung nicht immer möglich. Regional bestehen aber klare Unterschiede in der Jagdweise, insbesondere aber zwischen den extrem schnellen Vertikaljägern gemäßiger bewaldeter Breiten und den Horizontaljägern offener Tundra- und Wüstengebiete. Daneben gibt es noch lokale Sonderformen (so die Pealsfalcken im küstennahen NO-Pazifik und die urwaldbewohnenden Schwarzen Schahine der Orientalis).

Die ökofunktionellen und leistungsmäßigen Besonderheiten der jeweiligen Wanderfalcken-Formen schlagen sich in eher diskreten Unterschieden in den Körperproportionen und phänologisch nieder. Klinale Übergänge bestehen aber offenbar, abgesehen von schmalen Kontaktzonen nicht. Deshalb können sie auch als parapatri-sche Arten gehandhabt werden. Im Falle des Wüstenfalcken *Falco peregrinoides* wird das schon praktiziert. Es erscheint aber auch bei anderen Formen wie den in Jagdstil und Phänologie klar abgesetzten Tundrafalcken (*Falco [peregrinus] calidus* bzw. *F. [p.] tundrius*) sowie auch dem Pealsfalcken (*F. [p.] pealei*) oder dem Schwarzen Schahin (*F. [p.] peregrinator*) gerechtfertigt. Bei den wohl eher fließenden Übergängen zwischen *peregrinus* und *brookei* sollte es dagegen beim Unterartstatus bleiben.

Die Baumfalcken (Formenkreis Falco Sub-buteo) lassen sich als kleine Doppelgänger der Wanderfalcken auf analoge Weise gleichfalls in Horizontal- und Vertikaljäger trennen. Sie folgen aber in ihrer Verbreitung eigenen Regeln. In den gemäßigten Breiten der Westpaläarktis kommt neben vertikal jagenden Wanderfalcken mit unserem Baumfalcken sympatrisch ein in der Horizontalen agierender Baumfalcke dazu.

Im Vergleich dieser Falcken rückt die Paraspezies als vollwertige, doch zugleich eigenständige Artkategorie in den Fokus systematischer Betrachtungen. Parapatri-sche Arten können auf Grund nur relativ geringfügiger Optimierungsunterschiede im Leistungspotential zwar nicht

sympatrisch auftreten. Andererseits sind diese Unterschiede aber ausreichend, um eine qualitative Selbstabgrenzung zu bewirken und so einen Artstatus zu begründen.

6. Summary

The systematic assessment of the large Falco, which are placed in the two separate “form circles” (Formenkreise) Falco Peregrine and F. Hierofalco is therefore difficult because it is not always clear to decide whether they are species or subspecies. In this consensus form circles should, since in many cases polyphyletic also not be regarded as phyletic but functional and performance categories within eco-functional positions (EFP). The observation data required for these assessments were collected over decades in world-wide extensive field studies.

However, the molecular not clearly differentiated but monophyletic Old World Hierofalcken (Gyr-, Saker-, Lanner- and Laggar Falcon) can be distinguished as morphospecies on the basis of plumage characteristics as well as ecofunctional and performance criteria within their ecofunctional position (EFP) as pursuit hunters close to the ground in open habitats. This differentiation is due to the characteristics of the terrain and dependence of regional different reference prey in open landscapes. The respective Hierofalco species represent themselves parapatric. Sympatric occurrences are largely excluded.

Between the geographical forms of Peregrines which in generally are pursuit hunters in the free air space the molecular divergences are also very low and even according to plumage coloration features an assignment is not always possible. But there are clear regional differences in hunting performance between the extremely fast vertical hunters of temperate forested widths and the more horizontal hunters in open tundra and desert areas. There are also local special shapes like the coastal Peale's Falcons from the NE Pacific and the Black Shaheen in forests of the Orientalis.

The ecofunctional and performance specificities of the different Peregrine forms are re-

flected in more discrete differences in the body proportions as well as phenological. But smooth transitions do exist apparently, apart from narrow contact zones not. Accordingly, they can usually be regarded as parapatric species. In the case of the desert falcon *Falco peregrinoides* it is already practiced, but also appears in other forms, such as in hunting style and phenology clearly distinct tundra falcons (*Falco [peregrinus] calidus* or *F. [p.] tundrius*), the Peale's Falcon (*F. [p.] pealei*) or the Black Shaheen (*F. [p.] peregrinator*). The rather smooth transitions between *peregrinus* and *brookei* it must remain at the subspecies status. Parapatric species are subject of qualitative self-demarcation and self-stabilization. Therefore they have to be regarded as distinct species and not as subspecies.

The Hobbies (form circle *Falco Subbuteo*) can be separated as small doubles of peregrine falcons in an analogous manner also in horizontal and vertical hunters. But they will follow their own rules dissemination. In the moderate (temperate) latitudes of the Western Palearctic appear vertical hunting peregrine falcons sympatric with our Hobby one acting in the horizontal species.

In comparing these Falcons para species moves as full, but at the same time independent species category in the focus of systematic considerations. Parapatric species may occur because of their only relatively minor differences in performance optimization potential not sympatrically. On the other hand, these differences are sufficient to effect a qualitative self-demarcation and so give rise to a species status.

LITERATUR:

- ALDERFER, J. ed. (2006): Complete Birds of North America. – National Geographic Society. – Washington, D. C.
- BAUMGART, W. & S. DONTSCHEV (1976): Zum angeblichen Vorkommen des Lannerfalken (*Falco biarmicus* Temminck 1825) in Bulgarien. – Beitr. Vogelkd. 22: 49–57.
- BAUMGART, W. (1978a): Funktionelle Aspekte des Artbegriffes bei Greifvögeln. – Falke 25: 185–202.
- BAUMGART, W. (1978b): Über Gefiedermerkmale, Existenzbedingungen und Züge der Brutbiologie östlicher Sakerfalken (*Falco cherrug milvipes*). – Mitt. Zool. Mus. Berlin Bd. 54. Ann. Orn. 2: 145–166.
- BAUMGART, W. (1980): Steht der Schreiadler unter Zeitdruck. – Falke 27: 6–17.
- BAUMGART, W. (1984a): Die Falkenbörse von Ruhaybe. – Falke 31: 294–305.
- BAUMGART, W. (1985): Bei den Falkenfängern in der Syrischen Wüste. – Falkner 33/34: 8–10.
- BAUMGART, W. (1989): Damaszener Wüstenfalken – Notizen mit Bemerkungen zum funktionellen und taxonomischen Status von Wander- und Wüstenfalken. – Falke 36: 6–13, 54–59, 91–94.
- BAUMGART, W. (1991b): Der Sakerfalken. – N. Brehm-Bücherei. 3. Aufl. Bd. 514, Wittenberg Lutherstadt: 1–159.
- BAUMGART, W. (1991c): Zeitdifferente Arten – ein Anpassungsprinzip an jahreszeitlich wechselnde Ernährungsbedingungen bei Vögeln. – Falke 38: 320–333, 346.
- BAUMGART, W. (1992): Die Arealgrenzen als Leistungsgrenzen und ihre Rolle im Artbildungsprozeß bei Vögeln (Modellvorstellungen). – Falke 39: 9. 294–302.
- BAUMGART, W. (1994): Die taxonomischen Beziehungen zwischen den Großfalken der Untergattung *Hierofalco*. – Der Falkner 42/43 (1992/93). 24–31.
- BAUMGART, W. & D. HOLLANDS (1995): Ruß- und Bleifalke (*Falco subniger* bzw. *F. hypoleucos*) – zwei wenig bekannte Falken Australiens. – Falkner 44/45 (1994/95): 11–17.
- BAUMGART, W., M. KASPAREK & B. STEPHAN (1995): Die Vögel Syriens: Eine Übersicht. – Heidelberg.

- 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): Der adaptive Charakter morphologischer Merkmale bei Greifvögeln und ihre taxonomische Relevanz. – Greifvögel und Falkneri 1995: 54–69.
- BAUMGART, W. (1997c): Kleinschmidt's Postulate und einige Aspekte funktioneller Realität der Art bei Falken (Gattung *Falco*). – Vortrag auf der 130. Jahresversammlung der DO-G in Neubrandenburg, 24.–29.9.1997. J. Orn. 139 (1998) 214.
- BAUMGART, W. (1998b): 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. & P. BAUMGART (1998): Greifvogelkundliche Eindrücke und Ergebnisse einer Australien-Studienreise. – Greifvögel und Falkneri 1996: 96–105.
- BAUMGART, W. (2000a): KLEINSCHMIDTS greifvogelkundliches Werk und seine Bedeutung für neue Entwicklungen in der Arttheorie. – Bl. Naumann-Mus. – 19: 94–102.
- BAUMGART, W. (2000b): 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): Reflections on Kleinschmidt's raptor work. – FALCO 18: 4–6.
- BAUMGART, W. (2006): Begegnungen mit Wanderfalken (*Falco peregrinus*) und anderen Greifvögeln Nordamerikas – ihre ökofunktionelle Positionierungen im Vergleich zu europäischen Arten. – Greifvögel und Falkneri 2004: 149–171.
- BAUMGART, W. (2008a): Was macht den Präriefalken *Falco mexicanus* zum Hierofalken? – Greifvögel und Falkneri 2007: 154–192.
- BAUMGART, W. (2008b): Zwischen Biologie und Bibel. Der neue Streit um die Evolution und das Beispiel Otto KLEINSCHMIDTS, Kongressbericht. – Ornithol. Mitt. 60: 101–103.
- BAUMGART, W. (2010a): Gedanken zum DARWIN-Jahr 2009. – Greifvögel und Falkneri 2009/2010: 23–38.
- BAUMGART, W. (2010b): Grundzüge einer Funktional-Evolution der Greifvögel (Accipitri-formes und Falconiformes). – Greifvögel und Falkneri 2009/2010: 150–199.
- BAUMGART, W. (2010c): Beobachtungen an neuweltlichen Falken der Gattung *Falco* in Mexiko – unter besonderer Berücksichtigung des Fledermausfalken *Falco ruficularis*. – Ornithol. Mitt. 62: 6–15, 50–55.
- BAUMGART, W. (2011): Im „Distanz-Verfolgungsflug“ sind 400–500 km/h für viele Wanderfalken *Falco peregrinus* Normalität. – Orn. Mitt. 63: 208–226. 2011.
- BAUMGART, W. & F. WEICK (2011): Geradezu perfekte Kompaniejagd eines Thüringer Wanderfalken-Paares (*Falco peregrinus*) – nebst Betrachtungen zum Flug- und Jagdleistungspotential der Art. – Greifvögel und Falkneri 2011: 50–68.
- BAUMGART, W. (2014): Greifvögel, Artproblem und Evolutionstheorie – ökofunktionell betrachtet. (in Vorbereitung).
- BERTALANFFY, L. VON (1948): Zu einer allgemeinen Systemlehre, Biologia Generalis. – New York/Cambridge. BERTALANFFY, Allg. Systemtheorie
- BROWN, J. W., P. J. VAN COEVEDEN DE GROOT, T. P. BIRT, G. SEUTIN, P. T. BOAG & V. L. FRIESEN (2007): Appraisal of the consequences of the DDT-induced bottleneck on the level and geographic distribution of neutral genetic variation in Canadian peregrine falcons, *Falco peregrinus*. – Molecular Ecology 16: 327–343.
- CADE, T. (1982): The Falcons of the World. – London, Auckland, Sydney, Toronto, Johannesburg.

- CADE, T. (2011): Biological traits of Gyrfalcon in relation to climate changes. – Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World. – Boise State University 1–3 February 2011. Program and Abstracts, Abstract N°104: 29.
- COSEWIC (2007): Assessment and Update Status Report on the Peregrine Falcon *Falco peregrinus: pealei* subspecies – *Falco peregrinus pealei* – *anatum/tundrius* – *Falco peregrinus anatum/tundrius* in Canada: – Ottawa; ON.
- DEL HOYO, J., A. ELLIOT & J. SARGATAL, eds. (1994): Handbook of the Birds of the World, Vol. 2. New World Vultures to Guineaowl. – Barcelona.
- DEMENTJEW, G. P. (1951): Baloban Falco cherrug, 100–114, in: G. P. DEMENTJEW & N. A. GLADKOW: Die Vögel der Sowjetunion. – Moskau (russ.).
- DEMENTJEW, G. P. & V. D. ILJITSCHEW (1961): Bemerkungen über die Morphologie der Wüstenwanderfalken. – Falke 8: 147–157.
- DEMENTJEW, G. P. & O. SHAGDARSUREN (1964): On Mongolian saker falcons and the taxonomical position of the Altai falcon. – Sb. Trud. Zool. Mus. Moskov. Univ. 9. 3–37. (Russ.).
- DIXON, A. (2014): Research on Peregrine Falcons in northern Eurasia. – Falco 43: 4–5.
- DÖTTLINGER, H. & M. K. NICHOLS (2004): Kurzer Abriss der Biologie und Ökologie des Schwarzen Shaheen (*Falco peregrinus peregrinator*) auf Sri Lanka. – Greifvögel und Falkneri 2003: 85–100.
- ECK, S. (1970): Verzeichnis der Formenkreis-Namen Otto Kleinschmidts mit Bemerkungen zur Formenkreis-Nomenklatur.-Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden, 31, Nr. 8: 85–137.
- ECK, S. (1978): Die Entwicklung superspezifischer Begriffe in der zoologischen Taxonomie seit der Jahrhundertwende. – Biol. Rdsch. 16: 98–103.
- ECK, S. (1996): Die paläarktischen Vögel – Geospezies und Biospezies. – Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden 49, Supplement: 1–103.
- ECK, S. (2000): OTTO KLEINSCHMIDTS ZWEITE ornithologische Sammlung im Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden. – Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden 51, Nr. 10: 119–132.
- ELLIS, D. H. & C. P. GARAT (1983): The Pallid Falcon, *Falco kreyenborgi*, is a color phase of the austral Peregrine Falcon (*Falco peregrinus cassini*). – Auk 100: 269–271.
- ENGELMANN, F. (1928): Die Raubvögel Europas. – Neudamm.
- FEFELOV, I. (2003): Why Obvious Hybrids between Western and Eastern Marsh Harriers are Rare: A hypothesis to be tested. – Poster, VI World Conference on Birds of Prey and Owls, Budapest, Hungary 18.–23. May 2003. www.raptors-international.de/last_conference/abstracts.htm, General Raptor Studies.
- FERGUSON-LEES, J. & D. CHRISTIE (2009): Die Greifvögel der Welt.- Kosmos Stuttgart.
- FISCHER, W. (1977): Der Wanderfalk (*Falco peregrinus* und *F. pelegrioides*), NBB 380. – Wittenberg Lutherstadt.
- FORSMAN, D. (1999): The Raptors of Europe and The Middle East. – London. FORSMAN 1999.
- FRANKLIN, K. (2000): Fliegen in der Vertikalen.- Greifvögel und Falkneri 1999: 112–119.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (Hrsg.) (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 4, Falconiformes. – Frankfurt a. M.
- HAFER, J. (1989): Parapatrische Vogelarten der paläarktischen Region. – J. Orn. 130: 475–512.
- HAFER, J. (1992): Parapatric species of birds. – Bull. B.O.C. 112 (4): 250–264.
- HAFER, J. (1992): The history of species concepts and species limits in ornithology. – Bull. B.O.C. Centenary Suppl. 112A: 107–158.
- HAFER, J. (1994): Die SEEBOHM-HARTERT-„Schule“ der europäischen Ornithologie. – J. Orn. 135: 37–54.
- HAFER, J. (1998): Artkonzepte in der heutigen Zoologie. – Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden 50. Suppl. 11 (100 Jahre Art-Konzepte in der Zoologie). 9–19.
- HARTERT, E. (1912/21): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Bd. 2. – Berlin.

- HARTERT, E. (1915): The subspecies of *Falco peregrinus*. – Novit. Zool. 22: 168–176.
- HELBIG, A. J. (2000): Was ist eine Vogel-, „Art“ – Ein Beitrag zur aktuellen Diskussion um Artkonzepte in der Ornithologie. – Limicola 14: 57–79, 172–184, 220–247.
- 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: 593–599: WWGBP/The Pica Press.
- JUNG, J. (2000): Zu „Greife im Land der Maya“. – Greifvögel und Falkneri 1999: 194–195.
- KIRMSE, W. (2008): Verhaltensänderung als Schrittmacher bei der Isolation einer Teilpopulation am Beispiel baumbrütender Wanderfalken *Falco peregrinus*. – Orn. Mitt. 60: 229–237.
- KIRMSE, W. (2010): Schnelle Evolution differenter Arten durch morpho-funktionelle Spezialisierung nach der letzten Eiszeit am Beispiel von Baumfalke (*Falco subbuteo*), Eleonorenfalke (*Falco eleonora*) und Schieferfalke (*Falco concolor*). – Greifvögel und Falkneri 2009/2010: 200–202.
- KIRMSE, W. (2011): Die Wiederbesiedlung des Ostens Deutschlands durch den Wanderfalken unter besonderer Berücksichtigung des Baumbrüterprojekts – eine Erfolgsgeschichte 20jähriger Zusammenarbeit. – Greifvögel und Falkneri 2011: 24–41.
- KLEINSCHMIDT, O. (1900): Arten oder Formenkreise? – J. Orn. 48: 134–139.
- KLEINSCHMIDT, O. (1901): Der Formenkreis *Falco Hierofalco* und die Stellung der ungarischen Würgfalken in demselben. – Aquila 8: 1–49.
- KLEINSCHMIDT, O. (1912/27): *Falco Peregrinus*. – Berajah. Zoographia infinita. – Halle.
- KLEINSCHMIDT, O. (1923/37): *Falco Hierofalco* (KL.). – Berajah. Zoographia infinita. – Halle.
- KLEINSCHMIDT, O. (1933/37): *Falco Peregrinus* II.- Berajah. Zoographia infinita. – Halle.
- KLEINSCHMIDT, O. (1926): Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. – Halle.
- KLEINSTÄUBER, G. (2006): 20 Jahre Farb- und Kennberingung der Wanderfalkenpopulation (*Falco peregrinus*) im Osten Deutschlands. – In: M. STUBBE & A. STUBBE: Populationsökologie von Greifvogel- und Eulenarten, Bd. 5: 143–166.
- KEMP, A. & T. CROWE (1993): A morphometric analysis of *Falco* species. – In: M. K. NICHOLLS & R. CLARKE: The biology and conservation of small falcons. The Hawks and Owl Trust, London: 223–232.
- KRUCKENHAUSER, L., E. HARING, W. PINSKER, M. J. RIESING, H. WINKLER, M. WINK & A. GAMAU (2004): Genetic vs. Morphological differentiation of Old World bussards (genus *Buteo*, Accipitridae). – Zoologica Scripta 33, 3: 197–211.
- LEVIT, G. S., K. MEISTER & U. HOSSFELD (2005): Alternative Evolutionstheorien. – In: KROHS, U. & G. TOEPFFER: Philosophie der Biologie. – Frankfurt a. M.: 267–286.
- MARTENS, J. (2012): Arten und Unterarten im Spannungsfeld aktueller ornithologischer Systematik. – Anz. Ver. Thüring. Ornithol. 7: 153–170.
- MAUERSBERGER, G. (1976): Unterarten – Ansatz und Verlauf der Artbildung. – Falke 23: 258–267.
- MAYDEN, 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. (1998a): Das ist Biologie. – Heidelberg Berlin.
- MAYR, E. (1998b): Gedanken zum Art-Problem. – Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden Bd. 50/ Suppl., Nr. 11: 6–8.
- MAYR, E. (2002): Die Autonomie der Biologie. Naturwiss. Rdsch 55: 23–29.
- MEISE, W. & G. MAUERSBERGER (1995): Urania Tierreich Vögel. Freiburg.

- NITTINGER, F. (2004): DNA-Analysen zur Populationsstruktur des Sakerfalken (*Falco cherrug*) und zu seiner systematischen Stellung innerhalb des Hierofalkenkomplexes. – Diss. Univ. Wien.
- 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.
- OLSEN, P. (1995): Australian birds of prey. – Sydney.
- RODRIGUEZ, B., F. SIVERIO, M. SIVERIO & A. RODRIGUEZ (2011): Variable plumage coloration of breeding Barbary Falcons *Falco (peregrinus) pelegrioides* in the Canary Islands: do other Peregrine Falcon subspecies also occur in the archipelago? – Bull. B.O.C. 131 (3): 140–153.
- SEIBOLD, I., A. J. HELBIG & M. WINK (1993): Molecular Systematics 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.
- 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.
- SOLTI, B. (1981): Vergleichende osteologische Untersuchungen am Skelettsystem der Falkenarten *Falco cherrug* GRAY und *Falco peregrinus* TUNSTALL. – Vertebr. Hung. 2: 75–125.
- SOLTI, B. (1985): Vergleichende osteologische Untersuchungen über den Körperbau europäischer Großfalken sowie dessen funktionellen Beziehungen. – Fol. Hist. Nat. Mus. Matr. 10: 115–125.
- STEPHAN, B. (1990): Artkonzept und objektive Realität. – Falke 37: 112–114.
- TROMMER, G. (1968): Am Brutfelsen eines Berberfalken. – Jb. Dt. Falkenorden 1968: 67–68.
- USPENSKI, S. M. (1972): Georgij Petrovitsch Dementiev. – Beitr. Vogelk. 18: 428–430.
- VAURIE, C. (1965): The Birds of Palearctic Fauna. – London.
- WEICK, F. (1989): Zur Taxonomie des Wanderfalken *Falco peregrinus* Tunstall 1771. – Beihefte zur Ökologie der Vögel 1. WEICK 1989
- WEIGOLD, H. (1922): Zoologische Ergebnisse der Walter STÖTZNERSchen Expedition nach Szeetschwan, Ostt Tibet und Tschili. – Abh. Ber. Zool. Mus. Dresden 26(1923) (2): 59.
- WHITE, C. M. (1968): Diagnosis and relationship of the North American Tundra-inhabiting Peregrine Falcons. – The Auk 85: 179–191.
- 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., H. DÖTTLINGER, M. K. NICHOLLS & H. SAUER-GÜRTH (2000): Phylogenetic relationships between Black Shaheen *Falco peregrinus peregrinator*, Red-naped Shaheen *F. pelegrioides babylonicus* and Peregrines *F. peregrinus*. – In: R.D. CHANCELLOR & B.-U. MEYBURG eds. Raptors at Risk 853–857, WWGBP/Hancock House.
- 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.
- WINK, M., M. PREUSCH & J. GERLACH (2006): Genetische Charakterisierung südwestdeutscher Wanderfalken. – Greifvögel und Falkneri 2004: 37–47.
- WINK, M., H. SAUER-GÜRTH, A. AZIZ EL-SAYED & J. GONZALES (2007): Ein Blick durch die Lupe der Genetik: Greifvögel aus der DNA-Perspektive. Greifvögel und Falkneri 2005/2006: 27–48.