

WOLFGANG BAUMGART

Parapatrische Arten – funktionelle Nebengruppenelemente der Systematik bei Greifvögeln

„In einem System wirksame Prinzipien
sind auch in anderen nachweisbar.“
Karl Ludwig von BERTALANFFY (1901–1972)
Begründer der allgemeinen Systemtheorie

1. Problemstellung

In seinen „Gedanken zum Artproblem“ verweist Ernst MAYR (1998) im von Siegfried ECK (1998) herausgegebenen Tagungsband zu „100 Jahre Art-Konzepte in der Zoologie“ darauf, daß sich kein anderes Problem in der Biologie so lange der Lösung widersetzt wie das Art-Problem und man beim Literaturstudium fast den Eindruck gewinnen könnte, daß man heute von einer Einstimmigkeit weiter entfernt sei als vor 50 Jahren.

Wenn sich aber ein Problem dieser Relevanz so lange der Lösung widersetzt, kann man zu meist davon ausgehen, daß der dazu gewählte Ansatz nicht stimmt. Auf der Grundlage des derzeitigen, vornehmlich molekularphyletisch orientierten Erkenntnisstandes ist es bisher nicht möglich, Arten zu definieren. Man weicht daher auf Artkonzepte (STEPHAN 1990, HAFER 1998) aus. MAYDEN (1997) kann deren über zwanzig auflisten, die sich auf die Erfassung unterschiedlicher Aspekte artlicher Existenz beziehen. Doch allein diese Vielfalt spiegelt, so STEPHAN (1990), einen unbefriedigenden Kenntnisstand über die objektive Realität der Art wider, denn zwischen Arttheorie und Praxis der Taxonomie bestehe noch kein Einklang.

Neben dem biologischen Artkonzept, das Arten (Biospezies) als genetisch, reproduktiv und ökologisch getrennte Einheiten erfährt (MAYR 1942, 1967, 1998), die auch existieren,

wenn es keine Evolution gäbe, sind vor allem die sogenannten Evolutionären und Phylogenetischen Artkonzepte bedeutsam. Sie betrachten merkmalsbezogenen Arten als unterschiedlich begrenzte, geographisch isolierte Teilstücke von phyletischen Linien zwischen zwei aufeinander folgenden kladogenetischen Ereignissen. Es werden nur Arten, doch keine Unterarten anerkannt, wodurch sich die Artenzahl erheblich vermehrt. Die Vielzahl der im Art- und Evolutionsdiskurs genutzten Kategorien und Begriffsbilder erscheint vielfach kaum noch beherrschbar.

Dabei bleiben philosophische Grundlagen, insbesondere aber der Umstand meist unberücksichtigt, daß zu der Zeit, als sich der Darwinismus in seinen Grundaussagen formierte – im England des ausgehenden 19. Jahrhunderts – evolutionistische Positionen mit Herbert Spencer (1820–1903) als Leitperson tonangebend waren. Diese Entwicklungslehre verabsolutiert quantitative Veränderungen in Evolutionsprozessen und negiert, im Gegensatz zur Dialektik Hegels, qualitativ sprunghafte Abläufe (vgl. BAUMGART 2015). Bis heute basiert unser Evolutionsdenken überwiegend auf evolutionistischen Prinzipien, denn es ist bisher nicht gelungen, die Qualität von Arten, über die ja – so schon OSCHER (1984) – die Evolution verläuft, im phänotypischen, ethologischen, genetischen Bereich zu erfassen.

Dem Darwinismus kritisch gegenüberstehende Wissenschaftler wie etwa Otto Kleinschmidt, die, was morphometrisch gut belegbar ist (ECK 1970), auf die Konstanz von Arten und Lücken im Artprozeß hinwiesen, wurden als Typologen diffamiert und ausgegrenzt, was funktionelle Untersuchungen bald nahezu unmöglich machte. Diese hätten, was sich nun in Betrachtungen zur funktionellen Realität von Typen im Ergebnis von Optimierungsprozessen an Greifvögeln bestätigt, unserem Evolutionsverständnis schon früh neue Orientierungen vermitteln können.

Besagte Untersuchungen zeigten, daß der Phänotyp nicht einfach ein Produkt des Genotyps ist, sondern eigenständig in seiner Entwicklung, klaren funktionell, leistungs- und effektivitätsbezogenen Gesetzmäßigkeiten unterliegt. Im Gegensatz zum Genotyp, in dem es kontinuierlich und ungerichtet zugeht, verlaufen seine Entwicklungen gerichtet und diskontinuierlich. Hier zeichnet sich – folgt man GREENE (2004) – eine Analogie zur theoretischen Physik mit kontinuierlichen und ungerichteten, Zufall und Wahrscheinlichkeit unterliegenden Prozessen in der Quantenmechanik und der klaren Gesetzmäßigkeiten des Universums folgenden Relativitätstheorie ab. Letzteres brachte Einstein mit seiner Positionierung „Gott würfeln nicht“ 1926 in einem Brief an Max Born zum Ausdruck (FISCHER 2001).

Da dieser Dualismus bisher nahezu unberücksichtigt blieb, indem das durch den Phäno- bzw. Leistungstyp repräsentierte ökofunktionelle Kompartiment artlicher Realität einfach ausgeklammert und nur der Genotyp einbezogen wurde, war es unmöglich, Arten komplex zu erfassen. Eine dem gerecht werdende Definition (BAUMGART 1978, 1998, 2015, 2018) lautet daher, zusätzlich Aspekte der Umwelteinbindung und Dialektik berücksichtigend, wie folgt:

„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, sind nicht berechenbar und unteilbar“.

Greifvögel sind für ökofunktionelle Betrachtungen ihrer artlichen Existenz-Regulative und damit konformen Artbildungsprozesse besonders geeignet, da sich ihre qualitätsbestimmenden Grundleistungspotentiale modellhaft auf den lokomotorischen Bereich konzentrieren. Sie werden so auch ohne apparativen Aufwand gut erfassbar. Die sich dabei offenbarenden Gesetzmäßigkeiten und in Verbindung damit kreierte neue Begriffsbilder (Ökofunktionelle Position, Alternative Leistungsoptimierung, ineffektivitäts- und Instabilitätslücke u. a.) wurden schon wiederholt erörtert und diskutiert (s. BAUMGART 2015, 2018).

Aktiv als Verfolgungsjäger agierende Greifvogelarten sind durch wenige systemisch verbundene Grundleistungsmerkmale (Ausdauer, Fluggeschwindigkeit, Eigenbeschleunigung und Wendigkeit) qualitativ gut charakterisierbar. Unterarten bewahren das und unterliegen, was logisch gut erfassbar ist, lediglich lokalspezifischen quantitativen Abwandlungen in nachgeordneten Merkmalskategorien. Zu beachten ist zudem, daß Art- und Unterartbildung im Ökofunktionalbereich auf Leistungsumschlägen bzw. Leistungsmodifikationen beruhend, völlig unterschiedliche Prozesse darstellen und Unterarten keineswegs zwangsläufig als Vorstufen zur Artbildung aufgefaßt werden müssen (SENGLAUB 1978). Doch eine Reihe von Kategorien wie Semispezies, Paraspezies, Allospezies etc. scheinen gegen eine strikte qualitative Abgrenzung zu sprechen. Sie werden vielfach als Übergangsstufen und Zwischenformen in langwährenden Speziationsprozessen, wie sie im molekularphyletischen Kompartiment (Anagenese), nicht aber im ökofunktionellen Kompartiment artlicher Realität (Kladogenese) üblich sind, oder gar als stabilisierte Zwischenformen angesehen. Dadurch scheint sich, wie im konkreten Falle

bei den Hierofalken oder den Wander- und Wüstenfalken auch die Grenze zwischen Arten und Unterarten zu verwischen. Teilweise werden sie, vor allem auf Grund molekularer Befunde als Unterarten angesehen, während vor allem phänotypische Merkmale eine artliche Abgrenzung zu stützen scheinen. Was es damit auf sich hat und wie sie ins System der Funktionalevolution eingeordnet werden können, soll nun am Beispiel einer Reihe ausgewählter Paraspezies betrachtet und näher erörtert werden.

2. Charakteristik und Funktionalevolution parapatrischer Arten

In der Frage, ob es sich in einigen taxonomisch unklaren Fällen um Arten oder Unterarten handelt, bietet sich ökofunktionell für parapatrische Arten eine neue Sichtweise an. Als solche werden einander sehr ähnliche, und trotz eines direkten geographischen Kontaktes ihrer Verbreitungsgebiete sich wechselseitig ohne Hybridisierung ausschließende Arten bezeichnet.

Diese entstehen, so die Erklärungsansätze von MAYR (1967) und HAFFER (1989, 1992), wenn konspezifische Populationen einer Art nach einer längeren Periode geographischer Trennung sekundär in Kontakt kommen und sich dann passiv durch Bindung an unterschiedliche Lebensräume bzw. aktiv auch durch Konkurrenz als distinkt erweisen, worüber aber im Detail oft noch keine abschließende Klarheit besteht.

Aus ökofunktioneller Sicht erscheint es aber in weitgehender Übereinstimmung mit untenstehendem Ablaufschema zur Funktionalevolution (BAUMGART 1980, 1992) auch möglich, daß parapatrische Arten unter Beibehaltung eines gemeinsamen Grundleistungspotentials entstehen und sich nur in nachgeordneten Bereichen Leistungs- und Effektivitätskriterien, physiologische Parameter oder das Verhalten, insbesondere das Zugverhalten unterscheiden, wodurch es entsprechend voradaptierten Individuen möglich wird, dem Sog ungenutzter Ressourcen mit veränderten Leistungsanforderungen zu folgen und

Etappen im Ablauf der divergierenden Funktional-Evolution

(nach Baumgart 1980, 1992, 2015, 2018)

- Die an die neuen Bedingungen der Ressourcenerschließung außerhalb des Arealis leistungsmäßig am besten präadaptierten Individuen können die als Arealgrenze fixierte Leistungsgrenze in Form einer **Ineffektivitäts- und Instabilitätslücke**, dem **Sog ungenutzter Ressourcen** folgend, überwinden und sich so nach **aktiv erworbener geographischer Isolation** unter den neuen Bedingungen etablieren;
- Im neu besiedelten Areal bleiben die in übereinstimmender Form alternativ leistungsprofilieren Individuen unter sich, was zu **assortativen Verpaarungen** und einer **schnellen Kumulation und Optimierung** der hier erforderlichen Leistungsmerkmale führt;
- Rückverpaarungen mit Individuen der Ausgangsart führen zu leistungsintermediären Nachkommen, die in die Ineffektivitäts- und Instabilitäts-Lücke fallen und somit eher der Selektion unterliegen. Das führt zur **fortschreitenden Abgrenzung** zwischen der alten und der neuen Art in getrennten Arealen.
- Bei sekundärer Überlappung der Areale von neuen und Ausgangsarten, bedarf es Rückverpaarungen einschränkender **artisolierender Mechanismen**. Im optischen Bereich erfolgt das meist durch Abwandlung bestehender Signalstrukturen zur Artanzeige, unter Neuorientierung von Präferenzen.

die bisher als Leistungsgrenze wirkenden Arealgrenzen aktiv zu überwinden sowie sich in der so erlangten geographischen Isolation anzusiedeln. Hier mögliche assortative Verpaarungen führen bald zu neu optimierten Leistungsprofilen und einer artlichen Stabilisierung. Unterbleibt eine Sekundärüberlappung der Areale infolge analoger Grundleistungspotentiale, stabilisiert sich der parapatrische Verbreitungsmodus und die Ausbildung artisolierender Mechanismen kann bei Paraspezies unterbleiben (BAUMGART 2014, 2015, 2017). Paraspezies sind daher keine Zwischen- oder Übergangskategorien, etwa im Sinne von Semispezies, sondern durch Klado-genese und qualitative Selbstabgrenzung etablierte reguläre Arten.

In diesem Ablaufgeschehen wird der Sog der ungenutzten Ressourcen im Sinne ELTONS (1958) zum Auslöser und zugleich zur richtunggebenden Komponente. Indem nur spezifisch voradaptierte Individuen die als Arealgrenze angelegte Leistungsgrenze überwinden können, werden den Evolutionsablauf ungemein beschleunigende assortative Paarungen möglich. Ihr Zustandekommen hat schon Darwin beschäftigt (JAHN 2002). Er hatte die Variabilität der Organismen als Ursache der Evolution zwar erkannt, hatte aber keine Vorstellungen über ihr Zustandekommen. Als Träger der Vererbung galt das Blut. Hier setzte 1867 die Darwin sehr verunsichernde Kritik des Ingenieurs Fleeming JENKINGS an, der meinte, auch wenn abweichende Individuen aufträten, könnten sich ihre neuen Merkmale, selbst wenn sie noch so positiv wären, nur erhalten, wenn sie mit gleich veranlagten Partnern zusammenkämen. Würden sie sich aber mit „normalen“ Partnern paaren, gingen diese Merkmale infolge der eintretenden „Blutverdünnung“ verloren. Mit der Entdeckung der Gene als Träger der Vererbung schienen diese Ansichten ausgeräumt. Doch die Frage, ob Individuen mit besonderen Eigenschaften bevorzugt zueinander finden, steht bis heute. Es wurden dazu bereits unterschiedliche Theorien – wie etwa die von PLATE (1913), wonach hierfür ein inhärentes „Rassegefühl“ von Bedeutung wäre

– entwickelt. Das ließ sich aber nicht bestätigen, denn merkmalsdifferente Individuen einer Art verpaaren sich wie Erhebungen an Tauben, aber auch Beobachtungen an Saker- und Gerfalken zeigten, ohne Einschränkungen.

Das im Rahmen der Funktionalevolution nunmehr plausibel erklärbare Phänomen der assortativen Paarung, das durch die Permeabilität der als Leistungsgrenze wirkenden Artgrenze möglich wird, vermittelt für unser Evolutionsverständnis neue Zeitvorstellungen und wird über kurz oder lang auch dessen Grundlagen, wie einst infolge der Integration der Genetik, maßgeblich beeinflussen. Es sind nicht nur sich über Jahrtausende oder gar Jahrmillionen hinziehende, letztlich eine genetische Isolation bedingende Prozesse, die zur Speziation führen. Im Funktionalbereich genügt dafür eine überschaubare Zahl von Generationen, die durch alternative Leistungsoptimierung in aktiv erlangter geographischer Isolation den Grad einer qualitativ funktionell-leistungsmäßigen Inkompatibilität gegenüber der Ausgangsart erreicht und so zur eigenständigen Art wird. Die Bildung von Paraspezies verläuft zudem wohl vor allem auch deshalb schneller, weil die geographische Isolation mit entsprechend veränderten Umweltansprüchen oft allein schon für ihre Abgrenzung und Stabilisierung ausreicht. Eine selektive Ausbildung artisolierender Mechanismen, die meist als Voraussetzung für Speziation betrachtet wird, ist offenbar nicht immer erforderlich.

3. Funktionelle Abgrenzungs-Kriterien zwischen parapatrischen Arten

Als Beispiele für parapatrische Arten unter paläarktischen Greifvögeln gelten nach HAFER (1989, 1992) neben Saker- und Lannerfalke (*Falco cherrug* bzw. *F. biarmicus*), Wander- und Wüstenfalke (*Falco peregrinus* bzw. *F. peregrinoides*), Schikra-, Kurzfang- und Froschsperber (*Accipiter badius*, *A. brevipes* und *A. soloensis*), Adler- und Hochlandbussard (*Buteo rufinus* und *B. hemilasius*) sowie Gänse- und Schneegeier (*Gyps fulvus* und *G. himalayensis*). Nachfolgend

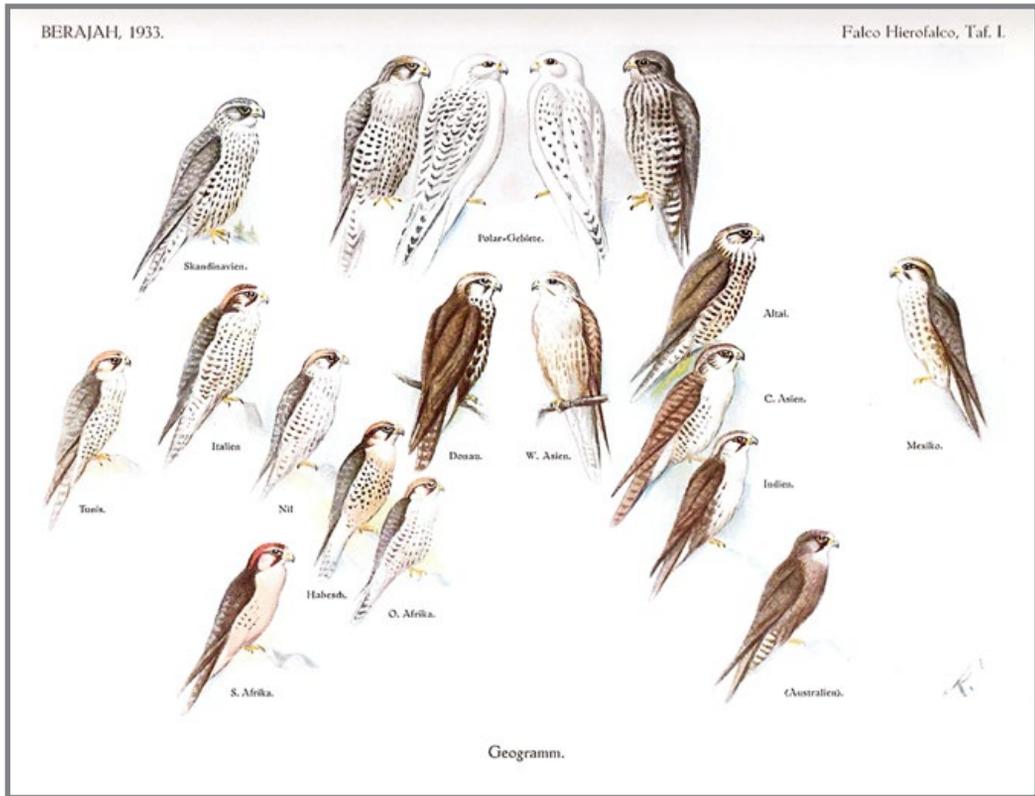
soll daher aufgezeigt werden, wie bei diesen sowie einigen weiteren Arten durch ökofunktionelle Leistungsdifferenzierung die parapatrische Artbildung erfolgt sein könnte.

3.1. Hierofalken

Der Hierofalken-Komplex in der von KLEIN-SCHMIDT (1923/37) zusammengestellten Formenkreis-Fassung erscheint nicht nur bezogen auf Paraspezies, sondern auch generell für

ökofunktionelle Betrachtungen superspezifischer Einheiten besonders geeignet. Zudem ist es mir gelungen, alle dazugehörigen Falken im Freiland zu beobachten und daraus eigene Schlüsse zu ihren jagdlichen Leistungspotentialen zu ziehen.

Saker- und Lannerfalken zählen wie auch Ger- und Laggarfalke (*F. rusticolus* bzw. *F. jugger*) zu den altweltlichen Hierofalken. Zwischen den beiden erstgenannten scheint es direkte

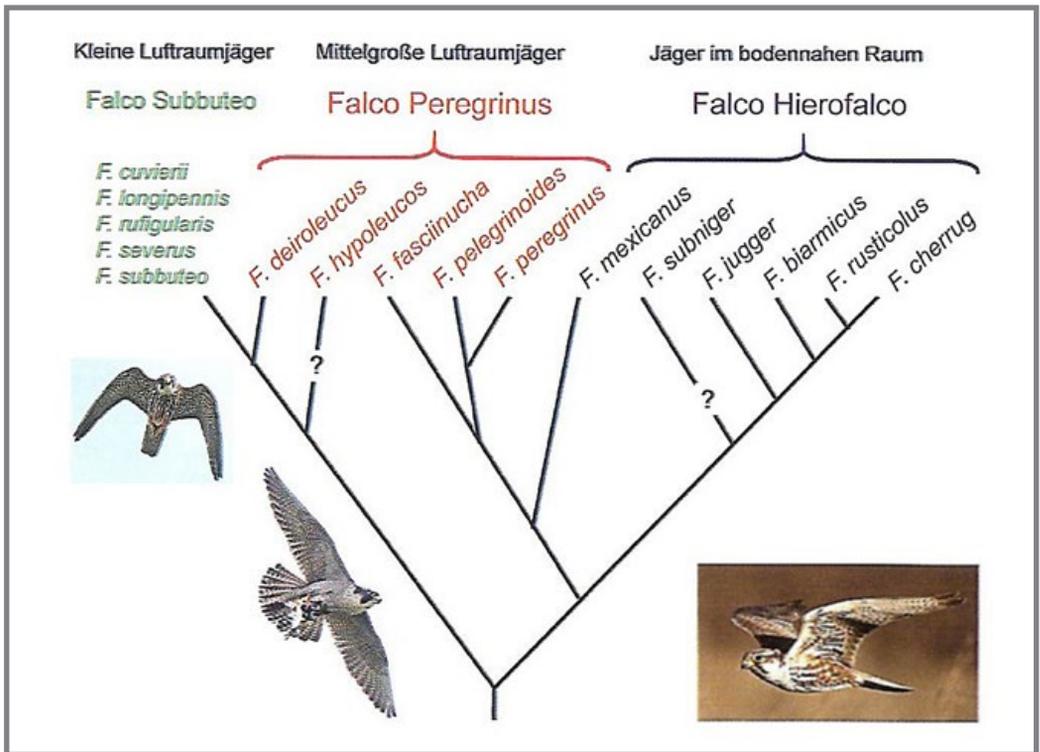


2. Die Ansichten zu Kleinschmidt's Formenkreis Falco Hierofalco (1901) wandelte sich im Laufe der Zeit. Anfangs als herausragendes Beispiel für polytypische Arten mit lediglich zoogeographischen Zuordnungen gehandhabt (s.u.), galt er später als früher Vorläufer der Superspezies und Zoogeographischen Art. Als in den 1990er Jahren durch molekulare Untersuchungen die Monophylie des Formenkreises widerlegt wurde, schien er bedeutungslos zu werden. Ökofunktionelle Betrachtungen belegten aber dann seine Rolle als Verbund konfunktionaler Arten (Konfunktionalarten), die sich teils als Paraspezies, Allospesies oder gar Isospezies (keiner Superspezies zugehörig) mit analogem Grundleistungspotential und übereinstimmender Ökofunktionaler Position als mittelgroße Verfolgungsjäger im bodennahen Raum des offenen Geländes wechselseitig geographisch vertreten (s. Text). Die von Kleinschmidt nur nach geographischer Herkunft bezeichneten Formen betreffen: Gerfalken – Polargebiete und Skandinavien, Sakerfalken – Donau, W. Asien, C. Asien und Altai, Lannerfalken – Italien, Tunis, Nil, Habesch, O. Afrika und S. Afrika, Laggarfalken – Indien, Rußfalken – Australien sowie Präriefalken – Mexiko.

Kontakte zu geben. Bei den anderen beiden handelt es sich um Allospesies. Auf Grund ihrer phänotypischen Übereinstimmungen und auch sich abzeichnender Übergänge werden sie teils als Unterarten, teils als Arten, die nicht nur, wie von KLEINSCHMIDT in Formenkreisen, sondern auch in einer eigenen Untergattung Hierofalco bzw. als Superspezies erfaßt wurden.

Hier vermittelten nun molekularphyletische Befunde eine neue Sichtweise. Die vier altweltlichen Hierofalken erwiesen sich als junger, eng verbundener monophyletischer Artkomplex mit genetischen Divergenzen von 0,4–2,0% (WINK et al. 2004). Zwischen Saker- und Gerfalken lagen sie nur bei 0,2–0,3% und zwischen Lanner- und Gerfalken nur geringfügig höher (HELBIG 2000). Rätsel gab der Sakerfalk mit drei gesichert ermittelbaren Kladen ohne klare

geographische morphologische Korrelation und einer artinternen Diversität von bis zu 12% auf (SEIBOLD et al. 1993), was mit einstigen Hybridisierungen zu erklären versucht wurde. Die verwandtschaftliche Einbindung des australischen Rußfalken (*F. subniger*), blieb bisher unklar. Der Präriefalke (*F. mexicanus*) wich dagegen deutlich ab. Er zeigte eine phylogenetische Nähe zum Peregrinus-Komplex und wies gegenüber den altweltlichen Hierofalken eine Distanz von 6–9% auf (WINK & SAUER-GÜRTH 2004), was unter Zugrundelegung von Regulativen der molekularen Uhr (WILSON et al. 1987) auf eine 3–5 mya zurückliegende Trennung (2% entsprechen etwa einer Million Jahre) hinweist. Hier ist aber Skepsis angezeigt, da sich ja die Artenfülle der Gattung *Falco* mit ihren zahlreichen Konfunktionalarten nach DEL HOYO et



3. Verwandtschaftsdiagramm der Großfalken (*Falco Hierofalco* und *F. Peregrinus*) sowie der kleinen Luftraumjäger um den Baumfalken (*F. Subbuteo*). Zu den Wanderfalken-Analogen gehören mit Rotbrust- und Silberfalke auch aus dem Kleinfalken-Komplex (Hobby-Klade) stammende Vertreter. Zudem wurde mit dem Präriefalken *F. mexicanus* ein früher Wanderfalken-Verwandter zum Hierofalken (nach BAUMGART 2018).

al. (1994) nicht vor dem Pleistozän entwickelt hat und es einige von ihnen wohl erst seit etwa 10 000 Jahren gibt. Hier bietet die Ökofunktional-Evolution, wie etwa im konkreten Falle der Ableitung des Ger- vom Sakerfalken neue Erklärungsansätze (s. u.).

Die daraus bisweilen resultierende Folgerung, der Präriefalke sei kein Hierofalke ist jedoch inakzeptabel, denn der Formenkreis Falco Hierofalco wurde ja, obwohl man dereinst von einer engen verwandtschaftlichen Beziehung ausging, unter Bezug auf übereinstimmende Körperproportionen konzipiert. Hier gilt es daher, die Ursachen für das Zustandekommen dieser Konvergenz zu klären, wofür sich ein öko-funktioneller Ansatz anbietet.

Alle Hierofalken sind von ihrer Ökofunktionalen Position her mittelgroße Verfolgungsjäger im bodennahen Raum und weisen die für alle Verfolgungsjäger charakteristischen, infolge systemischer Einbindung den Typ formenden vier

Leistungsmerkmale (BAUMGART 1978, 1991, 2015) in folgender Konstellation auf: Sie sind wie alle Falken im Fluge sehr **ausdauernd** sowie auch sehr **schnell**, mit hoher **horizontaler Eigenbeschleunigung** und **Wendigkeit**.

Allein auf Grund ihrer Gefiedertönung, die bei diesen als Überraschungsjäger agierenden Großfalken jagdbegünstigende Tarneffekte vermittelt, lassen sie sich als Morphospezies recht sicher differenzieren. Entscheidend sind jedoch die durch ihre jeweils unterschiedlichen Referenzbeutetiere und damit verbundenen Jagdleistungsanforderungen bedingten Modifizierungen des Grundleistungspotentials:

- Sakerfalken hängen ernährungsmäßig in hohem Grade von offene Landschaften bewohnenden Kleinsäugetern wie Ziesel, Pfeifhasen, Wühl- und Rennmäusen etc. im Gewichtsegment um 200 g ab, die sie – als Sonderbefähigung – im horizontalen Darüberflug mit 40–50 km/h vom Boden mitreißen.



4. Der Sakerfalken als typischer Vertreter der Hierofalken in eurasischen Steppengebieten ist ernährungsmäßig in hohem Grade von tagaktiven Kleinsäugetern offener Landschaften abhängig. Foto: T. PRÖHL fokus-natur



5. Der nordamerikanische Präriefalke ist phänotypisch und funktionell als Hierofalke dem Sakerfalken sehr ähnlich. Erst durch molekularphyletische Untersuchungen offenbarte sich, daß er mit dem Wanderfalken näher als mit dem Saker verwandt ist.

FOTO: R. PALMER

- Präriefalken zeigen im schnellen horizontal ausgerichteten Jagdflug, bei weitgehender Übereinstimmung im Beutespektrum ein hohes Maß an Ähnlichkeit mit dem Sakerfalken, können aber regelmäßig auch bei der Ansitzjagd beobachtet werden.
- Gerfalken stützen sich ernährungsmäßig als Referenzbeute auf Schneehühner (Beuteanteil nach CADE 2011: 50–90 %), was gleichfalls besondere Jagdflugbefähigungen erfordert. Obwohl selbst im hochgradig eigenbeschleunigten Verfolgungsflug erfolgreich, jagen sie oft aus dem die Kontrolle weiter Flächen ermöglichenden hohen Anwarten, im Schrägstoß durch ihr hohes Gewicht begünstigt, die ebenfalls mit hoher Geschwindigkeit fluchtbefähigten Hühner, aber auch horizontal flüchtende Küsten- und Wasservögel an.
- Lannerfalken sind leichter als Saker, zudem wendiger und auf Grund ihrer beachtlichen Steigflugbefähigung zu hohen Anteilen Vögeljäger auch im erweiterten bodennahen Raum.
- Laggerfalken erinnern an Lanner, mit allerdings einem hohen Reptilien-Anteil (vergleichbar dem Lanner in Teilen Nordafrikas) im Beutespektrum. Ihr Jagdflug ist, nach meinen Beobachtungen im Oktober 2015 am Rande der Wüste Thar (Indien), bedingt



6. Der Lannerfalke gilt als Paraspezies zum Sakerfalken, ist weiter südlich verbreitet und ernährungsmäßig in höherem Grade von Vögeln abhängig. FOTO: T. PRÖHL fokus-natur

durch die geringe Flächenbelastung leicht sowie betont horizontal ausgerichtet. Als „Niederungsfalken“ der *Orientalis* (Höhenverbreitung < 1000 m) scheint ihr Steigvermögen nur gering zu sein.

- Rußfalken agieren vornehmlich als Vogeljäger die vor allem im ariden Inneraustralien an Wasserloch-Tränken zum Jagderfolg kommen. Ihr rasanter, oft auf Überraschung setzender Jagdflug ist aber auch unter anderen Bedingungen, etwa bei der Jagd auf Wachteln und selbst auf Wellensittiche, effektiv.

Aus diesen Darlegungen wird ableitbar, in welchem Grade bei den einzelnen Hierofalken, vor allem bedingt durch unterschiedliche Referenzbeutetiere, das Grundleistungspotential in Form von „Untertypen“ adaptiv modifiziert ist. Die dabei zu verzeichnenden qualitativen Differenzierungen erreichen dabei einen Grad, der ein

wechselseitiges Funktional-Vikariat unmöglich macht. Der Wechsel von einem Untertyp zum anderen wie etwa beim Übergang vom Saker zum Gerfalken (BAUMGART 2018) folgt den Regularitäten der Funktionalevolution einschließlich der daraus folgenden Selbstabgrenzung.

3.2. Wanderfalken und leistungsanaloge Arten

Bei den Vertretern der im Formenkreis *Falco peregrinus* (KLEINSCHMIDT 1912/27) als mittelgroße Verfolgungsjäger im freien Luftraum mit stets dunkler Ober- und heller Unterseite erfaßten Arten lassen sich, obwohl regional oft bestimmte Vogelarten auf den Beutelisten dominieren, eigentliche den Körperbau beeinflussende „Referenzarten“ nicht ermitteln. Eine Ausnahme macht der vornehmlich Zwergalken jagende nordpazifische Pealsfalke. Neben den geographischen Formen des nahezu weltweit verbreiteten Wanderfalken *F. peregrinus* wurden unter



7. Der Rußfalke vertritt die Hierofalken in Australien. Seine Verwandtschaftsbeziehungen zu den altweltlichen Formenkreisvertretern sind noch unklar. FOTO: D. HOLLANDS

der Annahme einer engen verwandtschaftlichen Bindung auch der Rotbrust- und Taitafalke *F. deiroleucus* bzw. *F. fasciinucha* in diesen Formenkreis aufgenommen. Zum Status des Silberfalke *F. hypoleucos* äußerte sich Kleinschmidt (1923/37) im Hierofalken-Konsens, jedoch ohne sich mangels Material festlegen zu können. Nach meinen Beobachtungen (BAUMGART & HOLLANDS 1995) gehört er ökofunktionell und ohne engeren Verwandtschaftsbezug zu *Falco peregrinus*.

Nach molekularen Daten sind die Falken des *Peregrinus*-Komplexes eng verwandt. Die genetischen Distanzen zwischen den einzelnen Formen liegen unter 0,6% und variieren innerhalb derselben zwischen 0,01 und 0,8%. Wie bei den Hierofalken lassen sich mehrere Haplotypen-Gruppen ausmachen, die Hinweise auf Vermischungen und denkbare Evolutionsabläufe bieten (WINK et al. 1998, 2006). Dabei zeigte sich, daß bei altweltlichen Tundrawanderfalken

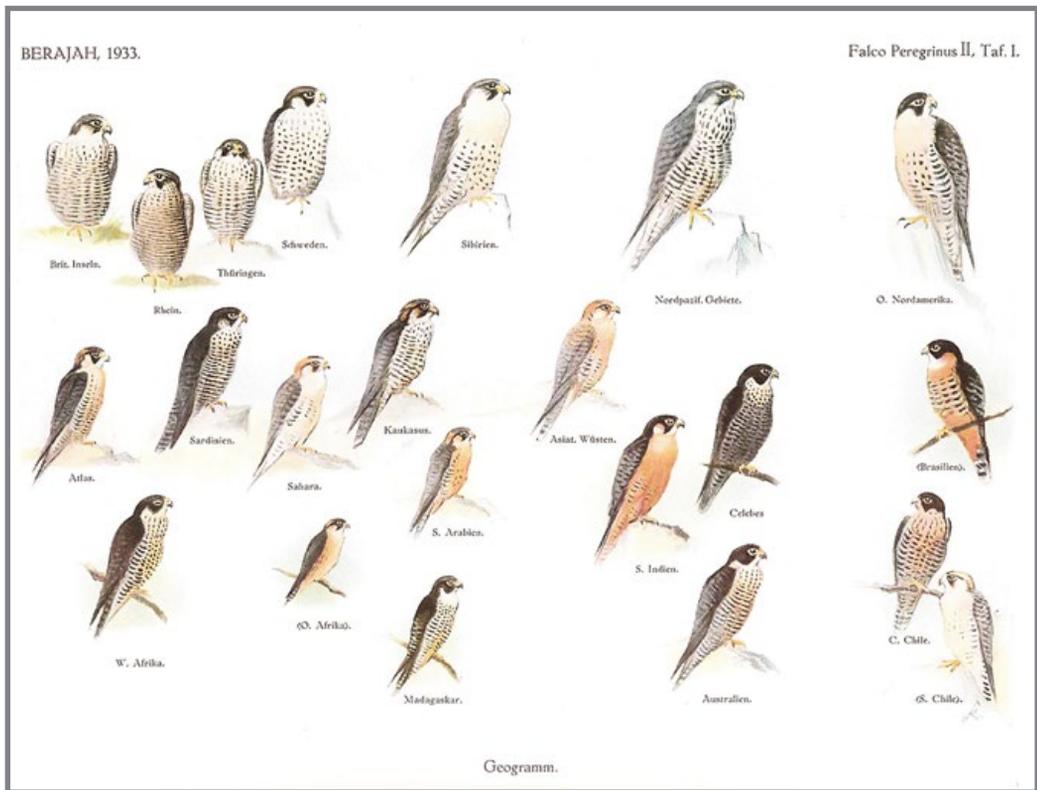
F. peregrinus calidus neben eigenen Haplotypen auch solche von *F. p. peregrinus* nachweisbar waren. Wüstenfalke *F. p. pelegrinoides* standen mit Rotnackenshahin und Schwarznackenshahin *F. p. babylonicus* bzw. *F. peregrinus peregrinator* in enger Beziehung. In Nordamerika setzte sich der Pealsfalke *F. p. pealei* an der nördlichen Pazifikküste klar von *F. p. anatum*, der dereinst weite Teile Nordamerikas besiedelte und dem neuweltlichen Tundrafalke *F. p. tundrius* ab, während die beiden letztgenannten molekular nicht zu differenzieren waren (BROWN et al. 2007). Von den anderen drei Arten zeigten nur der Taitafalke für die *Peregrinus*-Klade bezeichnende Haplotypen (WHITE et al. 2013). Rotbrust- und Silberfalke stehen dem Wanderfalken-Komplex verwandtschaftlich fern, was aber nur für ersteren als Vertreter der Hobbygruppe belegt ist (WINK & SAUER-GÜRTH 2004).

Die zwischen den einzelnen geographischen Wanderfalken-Formen bestehenden geringen

molekularen Divergenzen (s. o.) und zumeist nur graduellen Unterschiede in den Gefiedermerkmalen schienen lediglich die bisher praktizierte unterartliche Trennung zu stützen (BAUMGART 2014). Die oft deutlichen ökofunktionellen und leistungsmäßigen Unterschiede (in Körperproportionen, Jagdweise und Phänologie) finden kaum Beachtung, könnten aber in einigen Fällen eine artliche statt unterartlicher Abgrenzung begründen (s. u.).

Den Ansatz zur Erfassung ihrer Leistungs-differenzierung bot mir der Vergleich zwischen

Wanderfalken der gemäßigten bewaldeten Breiten Mitteleuropas und den Wüstenfalken bei Damaskus. Anders als die zumeist aus überhöhten Positionen unter Nutzung der Fallbeschleunigung im Steil- oder Schrägstoß extrem schnell anjagenden Wanderfalken erwiesen sich die Damascener Wüstenfalken weniger als Vertikal- als vielmehr als Horizontaljäger. Schon bei der ersten Begegnung erkannte ich in dem wie ein großer Baumfalk mit seinen weitausholenden Flügelschlägen im Horizontalflug agierenden Falken nahezu augenblicklich den



8. Dem Formenkreis *Falco peregrinus* (KLEINSCHMIDT 1901) liegen analoge Prinzipien zugrunde. Wanderfalken (*Falco peregrinus*) nehmen dabei eine zentrale Rolle ein. Die Wüstenfalken (Atlas, Sahara, Süd-Arabien und Asiatische Wüsten) gelten inzwischen als artlich eigenständig (*Falco pelegrinoides*). Entsprechend könnte auch den Tundrawanderfalken (hier Sibirien), Pealsfalken (Nordpazifische Gebiete) und dem Schwarzackenschahin (Süd-Indien) Paraspezies-Status zugewilligt werden. Bei Rotbrust- und Taitafalke (Brasilien bzw. Ost-Afrika) sowie dem hier nicht berücksichtigten Silberfalken (Australien) handelt es sich um verwandtschaftlich eigenständige Isospezies (die Verwandtschaftsbeziehungen sind im vorstehenden Schema dargestellt). Als mittelgroße Verfolgungsjäger im freien Luftraum mit übereinstimmendem Grundleistungspotential (s. Text) bilden sie wie die Hierofalken einen Komplex von Konfunktionalarten.



9. Als mittelgroße Verfolgungsjäger im freien Luftraum sind Wanderfalken – hier ein mit Beute herabgleitender Altvogel – zugleich die typischen Vertreter des Formenkreises *Falco Peregrinus*. FOTO: T. PRÖHL fokus-natur



10. Für Wanderfalken der überwiegend bewaldeten gemäßigten Breiten, sind vertikal ausgerichtete Steilstöße charakteristisch, bei denen unter Nutzung der Fallbeschleunigung in Tropfenform extreme Geschwindigkeiten zwischen 300–500 km/h erreicht werden.

FOTO: A. SCHULZ-BENICK



11. Altweltlicher Tundrawanderfalke (*calidus*) im indischen Winterquartier. Für diese Wanderfalken offener Landschaften sind eher horizontal ausgerichtete Verfolgungsflüge bezeichnend. FOTO: S. MOGHE CC BY-SA 3.0



12. Auch Wüstenfalken jagen vornehmlich in horizontal ausgerichteten Verfolgungsflügen.

FOTO: T. PRÖHL fokus-natur

13. Die östliche Unterart des Wüstenfalken, der fahle Rotnackenschahin (*babylonicus*) bewohnt die asiatischen Wüsten.



13a. Die Aufnahme zeigt einen Falken im indischen Winterquartier (Gujarat).



13b. Wie der westliche Wüstenfalke entfaltet auch der Rotnackenschahin sein Leistungspotential in vornehmlich horizontal ausgerichteten Jagdflügen. FOTOS: P. GANPULE



14. Der australische Silberfalke ist als Konfunktionalart dem Formenkreis *Falco Peregrinus* zuzuordnen. Er kann syntop mit dem Wanderfalken auftreten und jagt vornehmlich horizontal ausgerichtet in Wüstenfalkenmanier.

FOTO: D. HOLLANDS



15. Der Rotbrustfalke vertritt als Konfunktionalart die Wanderfalken in stark gegliederten Landschaften Südamerikas (z. B. im Andenvorland) und agiert vor allem als Vertikaljäger. FOTO: F. B. R. GOMES PCGR Brazil

Wüstenfalken, ohne daß es weiterer Kennzeichen bedurft hätte (BAUMGART 1989).

Zwischen beiden Typen fehlen offenbar klinale Übergänge und wo es außer im Nahen Osten vor allem aber im westlichen Nordafrika und auf den Kanaren zu Kontakten zwischen Wander- und Wüstenfalken kommt, mag es – was intermediäre Gefiedermerkmale einzelner Exemplare anzuzeigen scheinen – auch zu Hybridisierungen kommen (FORSMANN 1999, RODRIGUEZ et al. 2011). Doch eine fließende Durchmischung findet nicht statt, weil sowohl Vertikal- als auch Horizontaljäger, im Körperbau deutlich qualitativ differenziert, auch in ihrer Jagdweise an bestimmte Landschaftsstrukturen gebunden sind. In den Lebensräumen der jeweils anderen Form erreichen sie nicht die zur Reproduktion erforderliche Jagdeffektivität. Sympatrische Vorkommen sind wegen

enger verwandtschaftlicher Beziehung mangels Abgrenzungsmechanismen nicht möglich. Wo aber, wie in Australien der nicht zum Wanderfalken-Komplex gehörende Silberfalke als „Wüstenfalke“ fungiert, ist zumindest ein syntopes Nebeneinander von Horizontal- und Vertikaljägern möglich. Beim südamerikanischen Rotbrustfalken handelt es sich dagegen um einen ausgesprochenen Vertikaljäger gegliederter Landschaften vor allem in den Vorbergen der Anden.

Die inzwischen vielfach praktizierte Trennung von Wander- und Wüstenfalken (*F. peregrinus* bzw. *F. pelegrioides*) als Paraspezies muß jedoch kein Einzelfall bleiben. Bei den sich in ihrer gleichfalls horizontal ausgerichteten Jagdweise von weiter südlich angesiedelten, eher standorttreuen Wanderfalken deutlich unterscheidenden arktischen Wanderfalken – in

der Paläarktis *calidus*, in der Nearktis *tundrius* – müßte prinzipiell ähnlich verfahren werden. Zudem sind beide ausgesprochene Fernzieher, die den Äquator erreichen oder gar überfliegen und auf dem Frühjahrszug, phänologisch klar abgesetzt mit noch nicht aktivierten Gonaden zu einer Zeit Gebiete überfliegen, in denen die dortigen Wanderfalken schon brüten oder Junge aufziehen (WHITE 1968, DIXON et al. 2012).

Zu berücksichtigen wären in vergleichbarer Weise auch lokale Sonderformen wie der küstennah am NO-Pazifik verbreitete Pealsfalke (*F. pealei*). Dieser Meereswanderfalke weist im Körperbau intermediäre Züge auf (KEMP & CROWE 1993), was aber weder evolutiv noch als Ausdruck einer Hybridisierung zwischen Wander- und Hierofalken, sondern lediglich als Ausdruck der Anpassung an eine besondere Lebensform als Zwergalken-Jäger interpretierbar ist. Diese Falken wurden, da sehr standorttreu, in Wiedereinbürgerungs-Projekten in den USA besonders berücksichtigt und prägen heute in gewisser Weise den neu etablierten Cityfalken-Typ. Beobachtungen am Rotnackenschahin (*F. pelegrinoides babylonicus*) Ende Oktober 2015 bei Udaipur (Rajasthan, Indien) zeigten (s. a. BHATT & GANPULE 2017), daß sie in gleicher Weise wie Wüstenfalken im rasanten, überwiegend horizontal ausgerichteten Jagdflug Tauben nachstellten, was die bisher praktizierte unterartliche Abtrennung bestärken würde.

3.3. Schikra-, Kurzfang- und Froschsperber

Diese kleinen Sperberarten sind im Gegensatz zu unserem Sperber (*Accipiter nisus*) keine vornehmlich Vögel nachstellenden Flugjäger. Im Verfolgungsflug weniger schnell, erweisen sie sich bei der Jagd auf hochgradig flüchtige Bodentiere, insbesondere Eidechsen mit der Smaragdeidechse als Referenzbeute, aber auch Kleinsäugern und Fröschen als ausgesprochen wendig und agieren hier wesentlich effektiver als etwa Bussarde oder Kleinfalken.

Ihre Verwandtschaftsbeziehungen gestalten sich komplexer als es morphologische

Untersuchungen (vgl. WATTEL 1973, WEICK 1980) vermuten lassen. So ist der Kurzfangsperber, dessen Verbreitungsgebiet sich mit dem des asiatischen Schikra *badius* südlich des Kaspischen Meeres berührt, weniger eng mit diesem als mit dem afrikanischen Schikra *sphenurus* verwandt, dem schon GURNEY (1875) gegenüber seinem asiatischen Vetter artliche Selbständigkeit zubilligte. Der Froschsperber steht verwandtschaftlich etwas weiter von allen dreien (KOCUM 2006). Damit wird klar, daß – wie bei den bereits behandelten Großfalken – im Fluge jagende Sperber und Habichte gegenüber Bodenjägern keine systematischen, sondern lediglich Funktional-kategorien darstellen und entsprechende ÖFPs wechselseitig eingenommen werden können, was auch Unterschiede in der Habitatpräferenz und Jagdweise reflektieren.

Der mir aus Bulgarien vertraute Kurzfangsperber (s. BAUMGART 2006) lebt unauffällig und oft übersehen in buschreichem, teils karstigem Gelände, wo er zur Brutzeit als Ansitzjäger, zumeist am Spätnachmittag, wenn mit nachlassender Hitze Eidechsen ins Freie kommen, agiert. Dann werden aber auch Kleinsäuger und Insekten regelmäßig erbeutet (SIMEONOV 1984). Erst auf dem Zuge, bei dem etwa am Bosphorus tausende Vögel umfassende Verbände – bei Eilat waren es am 25.9.1994 allein 25 522 Exemplare – verzeichnet werden (FORSMAN 1999), offenbart sich, daß der Kurzfangsperber viel häufiger ist, als zumeist angenommen wird.

Schikras begegnete ich in Thailand und Indien (BAUMGART 2015), wo sie in offenen Savannen und parkähnlichen Lebensräumen gut beobachtbar auffällig umherstreifen und oft die Ansitzwarten wechseln. Gleichfalls auf Reptilien orientiert sind sie aber auch bei der Flugjagd zu Sprinteinlagen befähigt, was ihre falknerische Nutzung zur Wachtelbeize unterstreicht. Vom Kurzfangsperber unterscheiden sie sich funktionell recht deutlich, denn sie vertreten als Intermediärform Vogel- und Bodenjäger. Vergleichbares verzeichnete ich in mittleren Breiten Nordamerikas (ALDERFER 2006) beim



16. Im Fluge zeigt der Schikra die für Sperber charakteristische Silhouette mit relativ kurzen breiten Flügeln und einem langen Schwanz. Den Kehlbereich ziert ein Längsstreif.

FOTO: T. PRÖHL fokus-natur



17. Schikras – hier zwei Vögel aus Äthiopien (*sphenurus*) – agieren sowohl als Boden- als auch in eingeschränktem Rahmen als Flugjäger im Freiland und sind daher regelmäßig an freien Plätzen auszumachen und gut zu beobachten.

FOTO: T. PRÖHL fokus-natur



18. Terzel des Kurzfangsperbers mit Beute in den verhältnismäßig kurzen und kräftigen Fängen. Da die Art vornehmlich Eidechsen vom Ansitz aus am Boden jagt, fällt er im buschbestandenen Gelände kaum auf.

FOTO: T. PRÖHL fokus-natur

Cooper's Habicht (*Accipiter cooperii*), der hier als einziger Vertreter der Gattung *Accipiter* Habicht und Sperber zugleich als Flug- und Bodenjäger vertreten kann (BAUMGART 2015).

Neben Unterschieden in Größe, Schwingenform und auch unterseitigen Färbungsmustern (HAFFER 1989) verdeutlicht vor allem der Geschlechtsdimorphismus diese besondere Intermediärposition. Beim Kurzfangsperber mit 80 % recht gering und beim Sperber mit 61 % auffällig groß, erreichen Schikra-Männchen 71 % der Größe ihrer Weibchen (FERGUSON-LEES & CHRISTIE 2009). Wie opportunistisch die Funktionaldifferenzierung bei Accipitriden zudem verlaufen kann, zeigte sich mir in Thailand, wo neben dem Schikra als häufigem Freiland-Universaljäger noch der Besrasperber (*A. virgatus*) in ausgesprochen dichten Dschungelhabitaten jagt und dabei eine geradezu unglaubliche Wendigkeit entwickelt.

Verallgemeinernd lassen die Verhältnisse zwischen Schikra und Kurzfangsperber den Schluß zu, daß hier beide Formen der parapatrischen Artbildung zu verzeichnen sind. Während sich Kurzfangsperber als Fernzieher weit nördlich des mit ihnen verwandten afrikanischen Schikra, von dem er sich wohl evolutiv ableitet, etablieren konnten, mit ihm nur im Winterquartier in Kontakt kommt, besteht für ihn zum asiatischen Schikra kein unmittelbares Verwandtschaftsverhältnis. Sie treffen nach getrennter Entwicklung über den afrikanischen Schikra aufeinander, wobei sich neben Übereinstimmungen im Grundleistungspotential doch erhebliche Unterschiede in Habitatbindung, Jagdweise, Beutespektrum u. a. offenbaren. Der Froschsperber gehört wie andere Bodensperber (*A. francessi*, *A. butleri*) infolge konvergenter Entwicklungen vor allem konfunktional zu dieser Gruppierung. Der Grauhabicht (*A. novaehollandiae*) verkörpert in der nächsthöheren Dimensionskategorie diesen Typ der Bodenjäger. Im walddreichen Ostaustralien tritt er sympatrisch mit dem vornehmlich als Flugjäger agierenden Bänderhabicht (*A. fasciatus*) auf.

3.4. Bussarde

Die Bussarde (Buteoinae) bilden eine artenreiche Gruppierung neuweltlichen Ursprungs, deren altweltliche Vertreter, in der Gattung *Buteo* erfaßt, sich in ihrer taxonomischen Handhabung oft recht problematisch darstellen. Dabei geht es vor allem um die Frage der artlichen bzw. unterartlichen Einstufung einer Reihe von Taxonen. Zudem werden dabei noch andere Begriffskategorien wie Superspezies, Paraspezis oder Zoogeographische Art bemüht.

- Adler- und Hochlandbussard

Zwischen dem in den Trockengebieten der westlichen Südpaläarktis bis Mittelasien auftretenden



19. Der Adlerbussard ist der wohl adlerähnlichste unter den großen Freilandbussarden, die er im Süden der westlichen Paläarktis vertritt. Sein Verwandtschaftsverhältnis zum Hochlandbussard ist offenbar weniger eng als teilweise vermutet und wohl eher konfunktionaler Natur.

FOTO: T. PRÖHL fokus-natur



20. Der Hochlandbussard ist ein beeindruckender Bewohner der zentralasiatischen Hochebenen.

FOTO: WVDBOSCH CC BY 3.0

Adlerbussard und dem die Hochebenen Zentralasiens bewohnenden Hochlandbussard besteht eine „vertikale“ Parapatric mit Höhenstafelung (HAFFER 1989). Ihre Areale berühren sich in den westlichen Randgebirgen Zentralasiens. Wie sich ihre Beziehungen in diesen Kontaktbereichen gestalten und in welchem Umfang es zu Hybridisationen kommt, bedarf noch eingehender Klärung.

Nachdem über ihre sowie die Verwandtschaftsbeziehungen anderer *Buteo*-Arten eine Reihe Ergebnisse mit teilweise divergierenden Aussagen vorgelegt wurden (s. KRUCKENHAUSER et al. 2004, WINK & SAUER-GÜRTH 2004, LERNER & MINDEL 2005, KOCUM 2006 u. a.) scheint nunmehr festzustehen, daß *rufinus* und *hemilasius* nicht direkt miteinander verwandt sind (LERNER et al. 2008). Das gilt auch für ihr Verhältnis zu Rauhuß- und Königsbussard (*Buteo lagopus* und *B. regalis*), die – eng verwandt mit ihnen – vielfach in Formenkreisen, Superspezies oder Zoogeographischen Arten zusammengefaßt werden.

Die genannten Bussarde sowie der teilweise dazugezählte südafrikanische Schakalbussard (*B. rufifuscus*) vertreten sich geographisch (ECK 1991). Sie alle konnte ich teilweise ausgiebig in ihren angestammten Lebensräumen beobachten. Bei allen verzeichneten Unterschieden in Habitatpräferenzen, Klimatoleranz, Beutespektren u. a., fällt auf, daß sie, fast immer sympatrisch mit einem Hierofalken auftretend, offene Landschaften bewohnen, in denen Ansitzwarten rar sind. Folglich jagen sie vielfach aus dem Schweb- oder Rüttelflug oder indem sie gegen den Wind anstehen. Entsprechend sind vor allem ihre Flügel länger und bezogen auf ihr Gewicht weniger flächenbelastet. Das läßt ihren Flug auch auf Grund ihrer Größe adlerartig leicht erscheinen.

Bei dieser Gruppierung, die von mir als „große Freilandbussarde“ erfaßt wurde (BAUMGART 2015), handelt es sich um einen konfunktionellen Artenverbund. Von Paraspezies oder Superspezies zu sprechen, erscheint vor allem auf Grund differenzierter Verwandtschaftsbeziehungen

nicht gerechtfertigt. Konspezifisch sind nur Rauhfuß- und Königsbussard. Der kurzschwänzige Schakalbussard ist als "Sturmbussard" eigenständig. Im nachstehend betrachteten Falle ist das anders, obwohl der Paraspezies-Begriff dabei meines Wissens nach bisher noch nicht zur Disposition stand.

- Mäuse- und Falkenbussard

Beide Bussarde sind im Freiland auf Grund ihrer variablen Gefiedermerkmale nicht sicher zu unterscheiden und darauf bisweilen basierende Fehlbestimmungen erwecken den Eindruck zwischen ihnen bestehender klinaler Übergänge. Eingehendere morphologische Untersuchungen offenbaren jedoch eine Vielzahl subtiler Differenzierungen (s. KRUCKENHAUSER et al. 2004), und ECK (1991) verweist vor allem auf den gegenüber dem Mäusebussard höheren Handflügelindex (39,80 zu 37,96%), die kürzeren Innenfahnneneinschnürungen sowie den niedrigeren Schwanz-Flügelindex, was

mit seinem Zugverhalten in Verbindung stehen könnte.

Da beide Bussarde eng verwandt und die molekularen Divergenzen zwischen beiden sowie anderen Vertretern des *buteo-vulpinus*-Komplexes zwischen 0,1–0,7% variieren, ist so eine klare Trennung zwischen ihnen nicht möglich, so daß man bei all diesen Formen von Unterarten ausgeht. Das gab auch zu Mutmaßungen Anlaß, die morphologische Differenzierung verlief schneller als die molekulare. Klarheit stellt sich aber ein, wenn man die eindeutigen Unterschiede im Migrationsverhalten beider Bussarde betrachtet. Dazu boten sich mir während meines Syrienaufenthaltes von 1980–1983 günstige Gelegenheiten (BAUMGART et al. 1995, 2003). Die ersten, gut über die Hälfte aller durchziehenden Greifvögel ausmachenden Bussarde zeigten sich jeweils um den 10.09. Intensiven Abschüssen ausgesetzt, füllten sie bald präpariert die Jagdgeschäfte. Daß es sich um *vulpinus* handelte, veranschaulichten nicht



21. Kleiner als der Mäusebussard ist der meist hell-schwänzige Falkenbussard phänotypisch nicht immer eindeutig von diesem zu unterscheiden.

FOTO: T. CASTRO CC BY-SA 4.0



22. Doch im Gegensatz zum Mäusebussard ist der Falkenbussard ein ausgeprägter, diesbezüglich streng terminierter Fernzieher, der – wie auf dem Foto zu sehen – bereits ab Mitte September auf dem Weg zu seinen Winterquartieren im südlichen Afrika in großen Verbänden das Zuggeschehen im Nahen Osten dominiert.

FOTO: L. LÜCKER

nur diese Präparate, sondern auch ein finnischer Ringvogel. Mit Abklingen des „*vulpinus*-Zuges“ im Oktober stellten sich zunehmend Bussarde des aus der Heimat vertrauten „*buteo*-Typs“ ein, die ab Anfang November in der Damascener Ghouta Reviere bezogen, Zumeist ausgeschossen, zeigten überlebende Mitte Februar Balzflüge um dann sukzessive zu verschwinden. Der Frühjahrszug der aus Afrika zurückkehrenden Bussarde begann dann zeitlich deutlich versetzt gegen Ende der ersten März-Dekade. Auffällige Massierungen folgten dann in den ersten Apriltagen (am 3.4.1983: 4–5000 in den Palmgärten von Palmyra übernachtende Exemplare). Bis in die dritte April-Dekade noch auffällig, werden bis zur Mai-Mitte nur noch einzelne verzeichnet.

In dieser klaren migrationsphänologischen Trennung im Sinne einer alternativen Leistungsoptimierung beider Bussarde sehe ich die Grundlage ihrer systematischen Separierung als eigenständige Arten, die sich auch in ihren Brutgebieten abzeichnet. In einer bis zu mehrere hundert Kilometer breiten Überlappungszone

kommt es offenbar kaum zu Vermischungen (GLUTZ et al. 1971). Die geringe molekulare Divergenz zwischen beiden Bussarden sagt wenig darüber aus und kann lediglich als Indiz dafür gewertet werden, wie lange die Aufspaltung zurückliegt (s. u.).

3.5. Schell- und Schreiadler

Schell- und Schreiadler (*Clanga clanga* und *C. pomarina*) sind im Freiland nicht immer eindeutig bestimmbar und sich in ihrer Lebensweise als viel zu Fuß agierende „Waldadler“ sehr ähnlich. Sie weisen trotz Überlappung doch recht deutlich voneinander abgegrenzte Verbreitungsgebiete auf, was sie zweifelsfrei als gute Arten ausweist, die sich vor etwa einer Million Jahren getrennt haben (SEIBOLD et al. 1996). Die derzeitige Situation wird – wie für parapatrische Arten zumeist noch üblich – mit einer sekundären Kontaktierung nach Wegfall und Bewaldung trennender Glacialbarrieren vor 5–6000 Jahren erklärt (HELBIG et al. 2005), die vordem zu separaten Entwicklungen geführt hatten. Im funktional-evolutiven Kontext bietet sich eine



23. Schreiadler bewegen sich bei der Jagd oft zu Fuß am Boden.

FOTO: T. PRÖHL fokus-natur



24. Schelladler im Winterquartier (Oman). Auch sie sind hochbeinig und der Jungvogel (l.) zeigt gleichfalls wie der Schreiadler im Jugendkleid Fleckenreihen auf den Oberflügeldecken. FOTO: T. PRÖHL fokus-natur

andere Erklärung für diesen Evolutionsablauf (s. BAUMGART 1980) an:

Das Areal des Schelladlers endet als Teil- bzw. Kurzstrecken-Ziher im Westen etwa in Projektion zur östlichen Mittelmeerküste. Weiter westlich gelegene Habitate kann er als Brutvogel nur eingeschränkt nutzen, weil das Mittelmeer hier potentielle Winterquartiere einnimmt, wie er sie beispielweise in diesen Breiten in Nahost findet (HOLLOM et al. 1988). Als Fernziher, die diese Breiten sowie Teile Nordafrikas (Sahara) überwinden, finden sie aber südlich des Äquators geeignete Überwinterungs-Gebiete.

Auf selektivem Wege sich vom Schelladler absetzende Teilpopulationen wählten offenbar diese Alternative zur Westausbreitung, wofür auch die asymmetrische Mitochondrial-Introgression spricht (HELBIG et al. 2005). Dazu gehörte aber auch, daß sie durch die Entwicklung eines obligaten Kainismus stets nur einen Jungvogel aufziehen, dem dann die erforderliche Kondition

für den Flug ins ferne Winterquartier südlich des Äquators (Südafrika) „angefüttert“ wird.

Diese unterschiedlichen Zugstrategien könnten die artliche Trennung beider Adler als parapatrische Arten begründen, die aber offenbar nie, vielleicht infolge Fehlens klarer Abgrenzungsmechanismen, völlig voneinander abgeschottet waren, was genetisch gut zu belegen ist (HELBIG et al. 2005). Jungvögel des Schreiadlers, insbesondere aber Hybride (MEYBURG & MEYBURG 2007), die den Fernzug nicht schafften, fielen wohl zumeist der Selektion zum Opfer, was die Integrität beider Alternativen sogar festigt. Wichtig ist auch, daß die Jungvögel nach Südost und nicht nach Süden abziehen. Unter den derzeitigen Bedingungen zu verzeichnende krasse Bestandsrückgänge wirken offenbar destabilisierend. Während die Ursachen dafür beim Schreiadler in Habitatverlusten gesucht werden, dürfte für entsprechende Entwicklungen beim Schelladler die sich verschlechternde

Ernährungssituation in den nahöstlichen Winterquartieren bedeutsam sein (PRÖHL & BAUMGART 2012).

3.6. Weitere im Zugverhalten differenzierte parapatrische Arten

Da die taxonomische Einordnung von Arten zu meist auf der Grundlage morphologischer sowie inzwischen zunehmend molekularer Daten erfolgt, spielen ethologische Kriterien, die auf diesem Wege kaum erfassbar sind, meist keine oder nur eine untergeordnete Rolle. Das trifft auch für andere Arten mit alternativen Migrationsstrategien zu, die, was nachfolgende Beispiele zeigen sollen, wie in den bereits betrachteten Fällen bei Großfalken und Bussarden sowie Schell- und Schreiadler eine artliche Trennung bewirken können.

- Schmutzgeier und Gelbschnabelschmutzgeier

Seit HARTERT (1912/21) die Nominatform (*Neophron p. percnopterus*) und die Schmutzgeier

Indiens (*N. p. ginginianus*) nur unterartlich trennte, ist diese Problematik, auch in Verbindung mit der inzwischen erfolgten Separierung der ebenfalls, wie die Nominatform eine schwarze Schnabelspitze aufweisenden Kanaren-Schmutzgeier (DONAZAR et al. 2002), offenbar kaum erörtert worden. Die spärlichen Freilandbeobachtungen wurden nur recht undifferenziert ausgewertet. Dabei hätte vor allem den Beziehungen zwischen *percnopterus* und *ginginianus*, die mit der Paläarktis und Orientalis in getrennten Faunen-Regionen verankert sind, vor allem in der indisch-pakistanischen Grenzregion mehr Aufmerksamkeit gewidmet werden müssen.

Dabei fällt trotz der nur spärlichen Datenlage auf, daß nach NAOROJI (2008):

- in ihren Kontaktbereichen, wie sonst bei Unterarten üblich, keine klinealen Übergänge zwischen beiden, insbesondere aber keine Bildung von gemischten Paare verzeichnet werden,



25. Schmutzgeier (*Neophron percnopterus*), aufgenommen am 02.01.2008 bei Jodhpur in Rajasthan, der die Präsenz dunkelschnäbliger Vögel im Westen Indiens dokumentiert. Sein Gefieder ist eher schmutzig gelblich als aschblau überhaucht.

FOTO: M. CLARKE STUFF CC BY-Sa 2.0



26. Kopfparsien des Gelbschnabelschmutzgeiers (*Neophron ginginianus*) mit dem von der gelben Wachshaut klar abgesetzten hellen Schnabel und dem aschblau überhauchten Nackengefieder. Das Fehlen klinealer Übergänge zwischen beiden Schmutzgeiern, die Konstanz in anderen Merkmalsunterschieden sowie das differenzierte Migrationsverhalten legen eine Trennung als Paraspezies nahe.

FOTO: D. HAAS



27. Nach dem Verschwinden der *Gyps*-Geier, die dereinst für sie Großtierkadaver erschlossen, schlugen sich Schmutzgeier als meist einzig verbliebene, vom Diclofenac-Geschehen offenbar weniger direkt betroffene Geier, vor allem in ländlichen Gegenden als Abfallbeseitiger durch. Das rückläufige Nahrungsangebot führte in gerade einmal zwei Jahrzehnten zu erheblicher Bestandslimitierung und einem nahezu völligen Verschwinden aus dem Urbanbereich (Aufnahme vom 25.02.2009 bei Ramnagar in Uttarakhand). Foto: D. HAAS

- die Unterschiede beider Taxa in der Größe und den möglicherweise artanzeigenden Schnabelmerkmalen hier konstant erhalten bleiben und
- erhebliche Unterschiede in der allgemeinen Mobilität und im Migrationsverhalten bestehen.

Die Schmutzgeier der *Orientalis* unterscheiden sich aber offenbar nicht nur merkmalsbezogen, sondern auch, abgeschirmt von der für sie schwer überwindbaren Himalaya-Barriere, als Standvögel klar von den teilweise als ausgesprochene Fernzieher charakterisierbaren, insgesamt migrationsbefähigteren Schmutzgeiern der *Paläarktis*. Sie schminken sich, wenn überhaupt, nur selten und weisen zumeist ein aschblau getöntes Gefieder auf. Ein Werkzeuggebrauch wurde ihnen bisher noch nicht nachgewiesen.

Obwohl dieser Problematik auch unter dem Aspekt alarmierender Bestandseinbrüche künftig noch mehr Beachtung geschenkt werden muß, dürften die aufgezeigten Unterschiede, vor allem aber die im Migrationsverhalten ausreichen, die indischen Schmutzgeier als Gelbschnabelschmutzgeier *Neophron ginginianus* von den Schmutzgeiern *Neophron percnopterus* taxonomisch zu trennen (BAUMGART 2018), selbst wenn die Unterschiede in der Ernährungsweise und im Sozialverhalten, insbesondere aber in den Schminkgewohnheiten nur gradueller Natur und fließend sind.

- **Schwarzmilane**

Die taxonomischen Verhältnisse bei Schwarzmilanen sind, was auf ihrer weitgehend übereinstimmenden Lebensweise als Abfall- und Kleingutsammler tierischer Herkunft beruht, teilweise verwirrend (SCHNEIDER et al. 2004).



28. Die Systematik der Schwarzmilane unterliegt einer Neuordnung, wobei die artliche Abgrenzung unseres im Fluge sehr eleganten Schwarzmilans *Milvus migrans* (im Bild) vom weiter östlich verbreiteten Schwarzohrmilan *Milvus lineatus* endlich Klarheit über die seit langem strittige Frage ihrer Zuordnung schafft. Bedeutsam sind dabei auch die ausgeprägten Unterschiede im Zugverhalten (s. Text). FOTO: TH. KRAFT CC BY-Sa 2.5

Nachdem bis vor kurzem nur eine unterartliche Trennung akzeptabel erschien, werden jetzt zumindest die Schwarzmilane der West- und Ostpaläarktis sowie Afrikas von FERGUSON-LEES & CHRISTIE (2009) als Schwarzmilan, Schwarzohr- und Gelbschnabelmilan (*Milvus migrans*, *M. lineatus* und *M. aegyptius*) artlich getrennt. Dafür könnten bei den beiden erstgenannten unterschiedliche Zugphänologien – wie bei Mäuse- und Falkenbussard oder Schell- und Schreiadler – von entscheidender Bedeutung sein. Auch molekularphyletisch sind sie klar separiert, wobei *lineatus* zudem gegenüber anderen



29. Der über weite Teile Asiens verbreitete recht große Schwarzohrmilan *Milvus lineatus* vertritt hier ökofunktionell als Intermediärform sowohl Schwarz- als auch Rotmilan (*M. milvus*). Er zeigt vor allem recht deutlich die für letztgenannten charakteristischen hellen Partien an der Handschwingenwurzel.

FOTO: ENOSHIMA Japan CC BY-SA 2.0

Schwarzmilanen eine isolierte, funktionell intermediäre Gruppierung verkörpert (BAUMGART 2004). Während der Schwarzmilan als typischer Fernzieher gilt, der südlich der Sahara überwintert, präsentiert sich *lineatus* vielfach nur als Teil- oder Kurzstreckenzieher.

In Syrien setzte der Herbstzug von *migrans* nach eigenen Beobachtungen um den 1.9. ein, erreichte zwischen Mitte und Ende des Monats den Höhepunkt und endete Anfang Oktober. Die ersten *lineatus*-Exemplare, die durch ihre bedeutendere Größe, den oft rötlich durchschimmernden Stoß und die helle Handschwingenbasis rotmilanähnlich erschienen und gut erkennbar waren, stellten sich ab Mitte Oktober als Wintergäste vor allem bei Aleppo (nahe der Viehhöfe), in der Ghab-Niederung sowie am Euphrat ein (s.a. HOLLUM et al. 1988).

Zum März-Ende zogen sie ab und nur an ergiebigen Nahrungsplätzen, wie etwa der Abfalldeponie einer Geflügelschlachtung bei Maskene, verweilten sie bis in die erste Aprilhälfte, was zu Überschneidungen mit dem Frühjahrszug von *migrans* führte, von dem erste Exemplare Anfang März auftauchten. Das Gros war zwischen 10. und 20. April zu verzeichnen. Dann klang

der Zug zum Monatsende aus. Doch bis Ende Mai konnten Nachzügler verzeichnet werden. Ob Schwarzmilane noch in Syrien brüten ist ungewiß (BAUMGART et al. 1995, 2003).

Obwohl sich ihre Verbreitungsgebiete überlappen ist schon auf Grund der klaren Separierung phänotypischer und nun auch molekularer Kriterien eine Trennung von *migrans* und *lineatus* als parapatrische Arten voll begründet. Die offensichtlichen Unterschiede in der Zugphänologie, die auch bei einigen anderen, im Rahmen dieser Darlegungen betrachteten Arten entscheidende Bedeutung zukommt, untersetzt das zusätzlich.

- Rohr- und Mangrovenweihe

Bis vor kurzem noch als Unterarten angesehen, gelten Rohr- und Mangrovenweihe (*Circus aeruginosus* und *C. spinolotus*) inzwischen als getrennte Arten (FERGUSON-LEES & CHRISTIE

2009), die trotz weitgehender Übereinstimmung in Phänotyp und Lebensweise in ihrer Kontaktzone in der ostsibirischen Baikalsee-Region nur ausnahmsweise hybridisieren (FEVELOV 2003). Als Grund wurden unterschiedliche Zugwege ins Winterquartier westlich und östlich am Himalaya vorbei erörtert. Hybride mit intermediärem Migrationsansatz dürften beim Versuch, den Himalaya zu überfliegen, der Selektion anheimfallen, was die Integrität beider Formen selbstreguliert erhält. Auch andere Vogelarten dieser Region unterliegen offenbar diesen Abgrenzungsregulativen. Inzwischen wurden diese Aussagen zwar etwas relativiert und weitere Untersuchungen gefordert, da Mischpaare lokal wohl doch relativ häufiger auftreten (FEVELOV 2008). Doch damit ist dieser Erklärungsansatz, auch in Hinblick auf die Verhältnisse bei anderen Artenpaaren nicht vom Tisch.



30. & 31. Rohr- und Mangrovenweihe (*Circus aeruginosus* bzw. *C. spinolotus*) hybridisieren dort, wo sie aufeinandertreffen, wie etwa in der zentralasiatischen Baikalseeregion, kaum. Entscheidend dafür dürften vor allem unterschiedliche Zugwege westlich bzw. östlich um den Himalaya sein, deren genetische Fixierung zugleich zur artlichen Abgrenzung zwingt. FOTOS: T. PRÖHL fokus-natur bzw. ANONYM Birding in Taiwan



32. & 33. Männchen von Rotfuß- und Amurfalke (*Falco vespertinus* bzw. *F. amurensis*) im Fluge. Letztgenannter ist dabei gut anhand der hellen Unterflügeldecken zu erkennen. Auch bei diesen Kleinfalken sind unterschiedliche Zugwege, westlich und östlich um den Himalaya zum nahezu gleichen südafrikanischen Winterquartier wohl für die artliche Abgrenzung entscheidend.
FOTOS: T. PRÖHL fokus-natur bzw. S. GOMBOBAATAR

- Rotfuß- und Amurfalke

Die Problematik beider Falken, die gleichfalls, *Falco vespertinus* vom Westen und *F. amurensis* vom Osten her in der Baikalsee-Region in Kontakt kommen, ist ähnlich. Lange galten auch sie, da nach Größe und Gefiedermerkmalen sowie Habitatbindung und Lebensweise sehr ähnlich, als Unterarten. Molekular sind sie Schwesterarten. Doch ihre Migrationsstrategien ins ferne süd-afrikanische Winterquartier unterscheiden sich grundsätzlich. Der Rotfußfalk wählt eine Westroute, während der Amurfalke östlich am Himalaya vorbei auf nahezu unglaubliche Weise die Monsune nutzend den Indischen Ozean überquert (MEYBURG et al. 2016). Die Nachkommen von Mischpaaren hätten mutmaßlich ein intermediäres Migrationsverhalten, was selektiv kaum ins Winterquartier führen würde. Damit bleibt die Integrität beider Falkenarten, selbst wenn es dafür noch andere Kriterien geben sollte, allein schon durch ihre alternativen Zugstrategien gewahrt.

3.7. Gänse- und Schneegeier

Gänse- und Schneegeier (*Gyps fulvus* bzw. *G. himalayensis*) bilden zusammen mit dem afrikanischen Sperbergeier (*G. rüppellii*) gegenüber anderen *Gyps*-Geiern eine geschlossene Gruppierung, wobei der Schneegeier wohl näher mit dem Sperbergeier als mit dem Gänsegeier verwandt ist (KOCUM 2006). Als vertikale Paraspezies mit einer innerasiatischen Kontaktzone agieren diese weitreichend übergreifend operierenden Suchflieger aus großer, oft wechselnder Höhenlage. Während der Gänsegeier vom Meeresspiegel-Niveau bis in die Gipfellenen unserer Hochgebirge anzutreffen ist, lebt der gewaltige Schneegeier, durch Gefiedermerkmale und die bläulich gefärbten kahlen Hautpartien am Halsansatz artanzeigend ausgewiesen (beim Gänsegeier sind sie nach WEICK 1980 rot), in den Hochgebirgen Innerasiens unter extremen Witterungsunbilden, Kältebelastungen (bis um -50°C) sowie einem geringen,



34. & 35. Der gewaltige Schneegeier *G. himalayensis* (l.) vertritt den Gänsegeier *Gyps fulvus* (r.) als vertikale Paraspezies in den Hochlagen zentralasiatischer Gebirgsformationen. Bedeutung für ihre artliche Trennung könnte der Staffelung von Hämoglobinfraktionen mit unterschiedlichem Sauerstoff-Bindungsvermögen im Blut in Korrelation zur bevorzugt bewohnten Höhenlage zukommen.

FOTOS: J.M. GARG´06 CC BY-SA 3.0 & M. M. MATA CC BY-SA 3.0



36. Gänsegeier zusammen mit einem Mönchsgeier und mehreren Kolkraben an einem Kadaver auf der Krim. Der Mönchsgeier kommt zusammen mit beiden *Gyps*-Geiern in nahezu allen von ihnen bewohnten Höhenlagen vor.

FOTO: ZGF, Y. SEMYONOV

nachweislich bis auf 36 mm Hg absinkenden Luftsauerstoff-Angebot. Die Thermoregulation von *Gyps*-Geiern erfolgt über energiesparende, weitgehend stoffwechselunabhängige Mechanismen (PRINZINGER et al. 1997). Demgegenüber wird das Atmungsvermögen durch mehrere Hämoglobinfraktionen (HbA-HbD) mit höhenabhängig gestaffelt sich änderndem Sauerstoff-Bindungsvermögen aufrecht erhalten (HIEBL et al. 1988, MUNDY et al. 1992). Nun ist es vorstellbar, daß diese 8–10 000 m Höhenunterschied einschließende Bandbreite nicht von den Hämoglobin-Konstellationen einer Geierart überbrückt werden kann, sondern dafür wenigstens zwei, artlich differenziert, im physiologischen Kontext, erforderlich sind.

Der Mönchsgeier (*Aegypius monachus*) bewohnt in Innerasien gleichfalls exponierte Hochlagen, ohne sich jedoch gegenüber Niederungen bewohnenden Artgenossen unterartlich abzusetzen. Er hat aber im Gegensatz zu *himalayensis* nur begrenzte Aktionsräume, verweilt langfristig in denselben Höhenlagen, an die er sich auch physiologisch anpassen kann, was eine vertikal-physiologische und damit verbundene artliche Differenzierung wohl nicht erforderlich macht.

4. Folgerungen

Parapatrische Arten liefern, wenn funktionell, leistungs- und effektivitätsbezogen erfaßt, eine Reihe neuer Ansätze nicht nur zur Klärung grundsätzlicher evolutionstheoretischer Fragestellungen, sondern auch zur Lösung des Artproblems, indem durch sie elementare Gesetzmäßigkeiten artlicher Existenz und Artbildung verständlich werden. Dazu ist es erforderlich, neben dem Genotyp auch den Phänotyp gleichberechtigt einzubeziehen. Dieser Dualismus artlicher Realität wurde mir durch Vorträge und Diskussionen im Einstein-Jahr 2005 sowie nachfolgende Recherchen verständlich. Auch die theoretische Physik ruht mit der Quantenmechanik und der Relativitätstheorie auf zwei Säulen (GREENE 2004), wobei in erstgenannter, dem Genotyp vergleichbar, Zufall, Wahrscheinlichkeit

und kontinuierliche Abläufe herrschen, während die Relativitätstheorie die klaren Gesetzmäßigkeiten unseres Universums erschließt. Auch die Gesetzmäßigkeiten des realen artlichen Existenzrahmens sind für die Lösung des Artproblems unverzichtbar. Ihre Erschließung wird aber vor allem dadurch behindert, daß Arten dabei optimierungsbedingt ein hohes Maß an qualitativer Konstanz erlangen, was auch zu diskontinuierlichen Evolutionsabläufen führt. Da diese Geschehen aber zumeist als typologisch und damit antidarwinistisch diskreditiert werden, sind sie kaum Gegenstand einschlägiger Untersuchungen.

In unserem Universum verlaufen Entwicklungs- und Evolutionsprozeß über Qualitäten, und da Arten dabei die zentrale Rolle spielen, müssen sie auch die Träger artlicher Qualität sein. Wenn Kleinschmidt vom „verborgenen Wesen einer jeden Art“ sprach, verdeutlicht das schon, wie schwer es ist, die Qualitäten im Artgefüge zu erkennen. Dieses Problem gab es auch in anderen Wissenschaftsbereichen, und Lösungen fanden sich erst nachdem ein gewisser Wissensstand erreicht war. Denn die Qualität chemischer Elemente verbirgt sich in der Kernladungszahl, die von Strahlungen in der Wellenlänge und die von Gesellschaftsordnungen in den Produktionsverhältnissen.

Ökofunktionelle Betrachtungen an Greifvögeln offenbaren nun, daß das Grundleistungspotential zur Ressourcenerschließung (und damit zur Existenzsicherung) für die Qualität von Arten entscheidend ist. Bei monotypischen Arten, die keine Unterarten im Sinne von quantitativen Modifikationen ausbilden, gestaltet sich die Entscheidungsfindung relativ einfach. Doch zwischen beiden rangieren einige Kategorien wie Superspezies, Zoogeographische Art (Geospezies), Semispezies, und eben auch parapatrische Arten (Paraspezies), deren exakte Zuordnung vielfach kaum möglich ist und die vielfach ohne reale Eigenexistenz teils als Übergangs- bzw. Zwischenstufen betrachtet werden. Erschwerend scheint sich dabei zudem noch auszuwirken, daß bei den hier schwerpunktmäßig

betrachteten Paraspezies eine beachtliche Vielfalt von Differenzierungs-Modulationen in den Leistungsdifferenzierungen, im Zugverhalten und auch im physiologischen Bereich zu verzeichnen ist, die oberflächlich betrachtet kaum auf einen gemeinsamen Nenner gebracht werden kann. Doch diese Vielfalt birgt in sich auch Chancen!

Wenn Arten durch ihr Grundleistungspotential zur Ressourcenerschließung im Rahmen ihrer ökofunktionellen Positionen (ÖFPs) definierbar werden und Unterarten durch quantitative Abweichungen in nachgeordneten Bereichen lediglich Isotopencharakter zuzubilligen ist (s. o.), so stellt sich die Frage, was denn nun Paraspezies in ihrer Vielfalt mit beiden gemeinsam haben und was sie von beiden unterscheidet. Hier bieten Großfalken anschauliche Beispiele.

- Hierofalken

haben alle das gleiche Grundleistungspotential (sehr ausdauernd und schnell, wendig und eigenbeschleunigend). Die eng miteinander verwandten altweltlichen Vertreter sind aber, bedingt durch ihre unterschiedlichen Referenzbeutetiere in den einzelnen von ihnen bewohnten Regionen, durch Modulationen im Grundleistungspotential in einer Weise auch qualitativ verschieden, daß sie sich nicht ohne weiteres vertreten können und der wechselseitigen Selbstabgrenzung unterliegen, was einen Artstatus begründet. Besonders deutlich zeigt sich das beim Gerfalken mit Schneehühnern als Referenzbeute. Er unterscheidet sich so in Größe, Körperproportionen und Jagdweise vom Kleinsäuger jagenden Saker, von dem er sich ja evolutiv wohl erst vor etwa 10 000 Jahren abgeleitet hat (CADE 2011).

Die außeraltweltlichen Hierofalken (Prärie- und wohl auch Rußfalke) stehen zu den altweltlichen in keinem monophyletischen Verhältnis. Konvergent entstanden sind sie allein dadurch artlich getrennt.

Unterarten weisen zwar auch einen geographischen Bezug auf. Die zwischen ihnen bestehenden Unterschiede schließen aber nicht das Grundleistungspotential ein, sondern kommen

vor allem nachgeordnet in den Gefiedermerkmalen zum Ausdruck. Sie können sich gegenseitig überlappen bzw. durchdringen, wie es beispielsweise zwischen westlichen und östlichen Sakern (*Falco ch. cherrug* und *F. ch. milvipes*) der Fall ist. Oberseits gebänderte, zentralasiatischen *milvipes*-Vögeln gleichende Exemplare treten bisweilen in Osteuropa auf, was belegt, daß Gefiedermerkmale mit ihrer Tarn- und Signalfunktion keine qualitative Relevanz zur Selbstabgrenzung begründen können.

- Wanderfalken

und ihre konfunktionellen Analogarten unterscheiden sich in ihrem Grundleistungspotential deutlich von Hierofalken. Sie sind zwar gleichfalls sehr ausdauernd, doch ihre extreme Schnelligkeit geht auf Kosten von Eigenbeschleunigung und Wendigkeit.

Intern differenzieren sich die nach Gefiedermerkmalen recht einheitlichen Wanderfalken aber, ausgenommen *pealei*, nicht beutebezogen, sondern in Abhängigkeit von den strukturellen Bedingungen ihrer Lebensräume im Jagdstil erheblich. In stark strukturierten und auch geschlossen bewaldeten Lebensräumen jagen im Körperbau kompakte Falken meist aus überhöhten Anwar- oder Ansitzpositionen vertikal ausgerichtet im Steil- oder stark geneigten Schrägstoß. Für offene Wüsten- aber auch Tundralandschaften sind mehr horizontale Jagdflüge bezeichnend, da hier Vögel kaum größere Höhen aufsuchen und die Falken ihnen meist im Verfolgungsflug nachsetzen müssen. Das bedingt grundlegende Unterschiede im Körperbau und Flugleistungsprofil (vgl. DEMENTIEW & ILJITSCHEW 1961, BAUMGART 1989, 2014, 2015), die eine Selbstabgrenzung zur Folge haben. Hybride, wie sie etwa unter besonderen Bedingungen wohl auftreten können (s. o.), unterliegen bald der Selektion. Während das bei Wüstenfalken zur Anerkennung der artlichen Eigenständigkeit führte und zwischen westlichen und östlichen Wüstenfalken (*F. p. pelegrinoides* bzw. *F. p. babylonicus*) vor allem dem Gefieder nach eine unterartliche Abtrennung gerechtfertigt

erscheint, wurde das bei den Tundrafalken (*ca-lidus* und *tundrius*) bisher vermieden, obwohl hier sogar noch, bedingt durch ihr unterschiedliches Migrationsverhalten eine ausgeprägte zeitliche Differenzierung dazu kommt.

Auf Grund fehlender molekularer Divergenzen zwischen *F. peregrinus anatum* und *F. p. tundrius* wurde sogar die unterartliche Abtrennung bei letztgenanntem in Frage gestellt (BROWN et al. 2007, COSEWIG 2007), was einer Rückkehr zu einstigen Verhältnissen entspräche.

WHITE (1968) hat den nearktischen Tundrawanderfalken als *F. p. tundrius* vor allem auf der Grundlage morphologischer und phänologischer Unterschiede (er ist ein ausgesprochener, regelmäßig in Südamerika überwinternder Fernzieher) von *anatum* abgetrennt. Vordem galt ganz Nordamerika mit Ausnahme nordpazifischer Gebiete als ausschließlich von *F. p. anatum* besiedelt. Meine Erfahrungen mit dem Tundrafalken beruhen auf Beobachtungen an der Ostküste der USA (s. Kasten).

Anmerkungen zum Tundrawanderfalken-Herbstzug entlang der USA-Ostküste

Nachdem meine Bemühungen, im Norden der Seward-Halbinsel (Alaska) Tundrawanderfalken zu finden, erfolglos geblieben waren, hatte ich mit Durchzüglern im Herbst an der Küste Neuenglands mehr Glück. Die Zahl der dann hier entlang der Ostküste nach Süden ziehenden Tundrafalken *Falco peregrinus tundrius* hat in den letzten zehn Jahren erfreulich zugenommen (s.a. GALLAGHER & QUADE

2010), was ich vor allem in den Marschgebieten von New Hampshire und Massachusetts verzeichnen konnte. Bereits ab Ende August stellen sich hier die ersten Falken ein. Da diese nach Rückkehr aus den Winterquartieren frühestens im Juni Gelege zeitigen und nicht vor September erfolgreiche Bruten zum Abschluß bringen, dürfte es sich bei diesen ersten Durchzüglern um Nichtbrüter oder Vögel



1. Die Marschlandschaft an der nordamerikanischen Ostküste im Gebiet von Plum Island (Newburyport, MA), ein wichtiges Schutz- und Rastgebiet für Durchzügler und Wintergäste, das auch für durchziehende Tundrawanderfalken attraktiv ist.



2. Früh durchziehenden Tundrawanderfalken bieten hier riesige Ansammlungen von Sumpfschwalben (*Tachycineta bicolor*) – die Schwärme können bis zu einer Million Vögel (entspreche ca. 2 t Biomasse) umfassen – eine reiche Nahrungsgrundlage. Im Schwarm zwar geschützt, können sie von den Falken aber bei der Insektenjagd über der Bodenvegetation leicht erbeutet werden. FOTOS: VERFASSEN

mit Brutausfällen handeln. Das Gros der Falken ist erst im Anschluß daran bis in den Oktober zu erwarten. Paläarktischen Tundrawanderfalken (*calidus*) begegnete ich gleichfalls im Winterquartier (Thailand).

Im Gebiet von Plum Island (Newburyport, MA) können dann, wie etwa am Vormittag des 31. Aug. 2017 vier bis fünf Tundrafalken beobachtet werden, die neben Staren vor allem Sumpfschwalben (*Tachycineta bicolor*) nachstellten, die hier im Frühherbst zu Tausenden in Schwärmen vereint auftreten und bei der Insektenjagd über der Feuchtlandvegetation von den Falken im flachen Jagdflug erbeutet werden, wie wir es vom Baumfalken bei der Libellenjagd kennen. Dabei könnten diese Schwalben den frühen Falken auch auf dem weiteren Zug nach Süden ein gesichertes Auskommen bieten. Und vielleicht ist das auch ein Grund für die offensichtliche

Bevorzugung der Ostküsten-Route durch die Falken. Im südamerikanischen Winterquartier nutzen sie ein breitgefächertes Beutespektrum. An den Wasserfällen von Iguazu beobachtete ich beispielsweise am 23.11.2005 einen Tundrawanderfalken bei der Jagd auf Rußsegler (*Cypseloides senex*). Stare wurden 1890/91 im Central Park von New York eingebürgert und haben sich inzwischen nahezu über ganz Nordamerika ausgebreitet. Mit einem geschätzten Bestand von über 200 Millionen (ALDERFER 2006) gehören sie hier inzwischen zu den wichtigsten Beutevögeln des Wanderfalken (BAUMGART 2006).

Tundrawanderfalken sind, was der Bergmannschen Regel widerspricht, deutlich kleiner als die weiter im Süden ansässigen *anatum*-Falken, was vor allem bei den teilweise winzigen Terzeln – nach FISCHER (1972) wurden Minimalgewichte zwischen



3. Die Falken jagen hier wie in ihren Tundra-Brutgebieten in flachen Verfolgungsflügen aus meist nur mäßig überhöhten Positionen. Die Aufnahme des Falken stammt aus dem Gebiet von Barrow, Alaska.

3a. Im mäßig hohen Pirschflug sucht ein Tundrawanderrfalke nach geeigneten Beuteobjekten.



3b. Diesen wird, wie hier einem Trupp Thorshühnchen, im flachen Verfolgungsflug nachgesetzt.



3c. Der Falke mit einem erbeuteten Thorshühnchen im Abflug.

Die Fotos stellte freundlicherweise Herr STEFAN CHERRUG, Malmö zur Verfügung.



4. Tundrafalke (Beizvogel) auf Beute, der den für diese Falken im Jugendkleid charakteristischen unterbrochenen Bartstreif zeigt. FOTO: H. QUADE

430–477 g verzeichnet – auffällt. Das begünstigt sie auch bei der Jagd auf kleine Sperlingsvögel (Sporn- und Schneeammer, Ohrenlerche und Wasserpieper), die einen maßgeblichen Beuteanteil vor allem bei ihrer Ankunft im Brutgebiet Ende Mai liefern (COURT et al. 1988, BRADLEY & OLIPHANT 1991), wenn Limikolen sowie Enten und andere Wasservögel, wie auch im Spätsommer an der Ostküste, noch fehlen. Schwalben sind daher, selbst wenn das bisher offenbar noch nicht dokumentiert wurde, neben Staren diesbezüglich nichts Außergewöhnliches. Der annuale Lebenszyklus des Tundrafalken folgt somit eigenen Regulativen, die bei der Bewertung seines taxonomischen Status stets im Auge zu behalten sind (s. Text) und auf Grund scheinbar gegenteiliger molekularer Befunde nicht gleich unter den Teppich gekehrt werden dürfen.

LITERATUR

- BAUMGART, W. (2006): Begegnungen mit Wanderfalken (*Falco peregrinus*) und anderen Greifvögeln Nordamerikas – ihre ökofunktionellen Positionierungen im Vergleich zu europäischen Arten. Greifvögel und Falknerei 2004: 149–171.
- BRADLEY, M. & L. W. OLIPHANT (1991): The diet of Peregrine Falcons in ranking inlet, Northwest Territories: an unusually high proportion of mammalian prey. Condor 93:193–197.
- COURT, G. S., C. C. GATES & D. A. BOAG (1988): Natural History of the Peregrine Falcon in the Keewatin District of the Northwest Territories. ARCTIC 41: 7–30.
- FISCHER, W. (1972): Einige Bemerkungen zum Unterartstatus nordamerikanischer Wanderfalken (*Falco peregrinus*). Beitr. Vogelkd 18: 214–248.

Daß es sich hierbei jedoch trotz fehlender Molekulardifferenzierung um getrennte Taxa handelt, legen zudem vergleichende Betrachtungen über Verlauf und Dauer der letzten Eiszeit nahe. Das östliche Nordamerika wurde erst vor ca. 10000 Jahren, und damit später als der Norden Europas und Asiens eisfrei (DENTON & HUGHES 1981) und damit nicht nur für Ger- sondern auch für Wanderfalken besiedelbar (CIESIELSKI 1981). Während die paläarktischen Tundrafalken der Unterart *calidus*, von *F. p. peregrinus* abgeleitet, sich wohl relativ früh im Norden etablieren konnten und bereits eigenständige Haplotypen aufweisen (WINK et al. 2006), ist das bei dem offenbar später in seine arktischen Lebensräume eingerückten *tundrius* rein zeitlich noch nicht erfolgt. Trotzdem teilt er mit *calidus* als Fernzieher viele Gemeinsamkeiten. So unterbrechen beide Falken mit Antritt des Zuges ihre Mauser mit dem Ausfall der 7. Handschwinge und schließen die Mauser erst im Winterquartier ab. Folglich wäre *tundrius* ein vergleichbarer taxonomischer Status wie *calidus* zuzubilligen und nach Klärung und Vereinheitlichung der theoretischen Grundlagen könnte beiden vielleicht künftig auf der Grundlage einer komplexen ökofunktionellen Bewertung der Status von Paraspezies zuerkannt werden. Denn zwischen ihnen und ihren Ausgangsformen (*anatum* bzw. *peregrinus*) bestehen offenbar keine klinealen Übergänge. Ihre neu erworbenen Leistungsprofile haben offensichtlich bereits einen hohen, eine Selbstabgrenzung stützenden Grad erreicht. Zugleich kann das als weitere Bestätigung dafür gewertet werden, daß die Evolutionsabläufe im ökofunktionellen Bereich geradezu sprunghaft schnell, im Genotyp aber deutlich langsamer ablaufen und an sich unter alleinigem Bezug auf diese keine Aussage über den taxonomischen Status, sondern nur darüber zulassen, wie lange erstere zeitlich zurückliegen. Welche Bedeutung offenbar allein Unterschieden im Zugverhalten zukommt, zeigen die bereits betrachteten, nachfolgend bewertend zusammengestellten Fälle:

- Schikra- und Kurzfangsperber

Kurzfangsperber sind als Fernzieher klar von den meist standorttreuen, nur gebietsweise einen Kurzstreckenzug ausführenden Schikrasperbern parapatrisch getrennt. Dabei ist die verwandtschaftliche Beziehung zum asiatischen *badius* weniger eng als zum afrikanischen *sphenurus*, dem teilweise auch ein Artstatus zugebilligt wird und in dessen Nordareal ja Kurzfangsperber überwintern. Der Froschspesber gehört wie andere Bodensperber nur konfunktionell, nicht aber konspezifisch dazu.

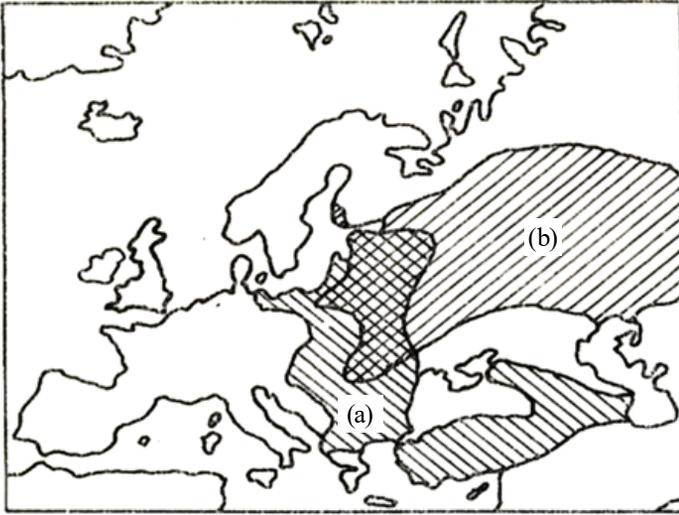
- Bussarde

Bei den Bussarden läßt sich mangels unmittelbarer Verwandtschaft eine Parapatric zwischen **Adler- und Hochlandbussard** nicht bestätigen. Und auch zwischen letzterem und dem Rauhußbussard ist das nicht der Fall. Demgegenüber sind Rauhuß- und Königsbussard parapatrische Arten. Doch alle großen Freilandbussarde weisen, da konvergent entstanden, ein hohes Maß an Übereinstimmung auf, bilden somit in ihrer Gesamtheit einen konfunktionellen Artenverbund, doch keine konspezifisch begründete Superspezies.

Zwischen **Mäuse- und Falkenbussard** besteht, da molekular nicht trennbar, eine enge verwandtschaftliche Bindung. Demgegenüber sind die Unterschiede im Migrationsverhalten sowie offenbar nachgeordnet auch im Körperbau von grundsätzlicher Natur. Auch in ihren sich überlappenden Brutgebieten sind sie offenbar syntop separiert. Somit erscheint ihr Verhältnis beispielhaft für funktionell primär im Migrationsverhalten separierte Arten, deren Trennung wohl erst postglazial erfolgte.

- Schell- und Schreiadler

Auch die Unterschiede zwischen beiden Waldadlern sind in unterschiedlichen Zugstrategien begründet, wodurch es dem Schreiadler möglich wird, auch nördlich des Mittelmeeres als Brutvogel weit nach Westen vorzustoßen. Das Zugverhalten ist zugleich aber der Schwachpunkt in der Überlebensstrategie des Schreiadlers, denn von der Optimalroute abweichende Jungvögel



37. Die Brutverbreitung des Schreiadlers (b) endet in nördlicher Projektion des östlichen Mittelmeeres, durch das für ihn Überwinterungsmöglichkeiten entfallen. Der Schreiadler vermag jedoch dank seines ihn bis ins südafrikanische Winterquartier führenden Fernzuges und seines obligaten Kainismus noch weiter im Westen (a) zu brüten. Für junge Schreiadler ist die richtige Wahl der südöstlichen Zugrichtung überlebenswichtig, da ihnen, so MEYBURG (pers. Mitt.) die Überquerung des Mittelmeeres nur in Ausnahmefällen glückt (aus BAUMGART 1980).



38. Dieser junge Schreiadler – kenntlich am goldgelben Nackenfleck und der Fleckenreihe auf den Oberflügeln – ist von der optimalen Zugroute abgekommen und schlägt sich in Konkurrenz zu Steppen-, Kaiser- und Schreiadlern auf einer Kadaverdeponie bei Muscat (Oman) mit ungewissem Schicksal durch. Foto: T. PRÖHL fokus-natur

fallen in der Regel der Selektion zum Opfer, wodurch sich die erreichte Trennung beider Arten, die jedoch nie vollständig war, erhält.

- Weitere im Zugverhalten differenzierte parapatrische Arten

Bei ihnen wird die artliche Trennung primär durch manifestierte Unterschiede im Migrationsverhalten und die Besiedlung dem Kerngebiet anliegender oder gar erweiterter Teilareale möglich. Ihre Grundleistungspotentiale bleiben dabei unverändert.

Zwischen:

- Schmutzgeier und Gelbschnabelschmutzgeier,
- den Schwarzmilanen,
- Rohr- und Mangrovenweihe sowie
- Rotfuß- und Amurfalke

bestehen daher auch im Vergleich zum Verhältnis von Schell- und Schreiadler prinzipielle Übereinstimmungen.

- Gänse- und Schneegeier

Die vertikale Parapatrie zwischen beiden *Gyps*-Geiern ist ihrem Wesen nach wohl vor allem physiologisch begründet, wobei dem höhenkorreliert steigenden Sauerstoffbindungsvermögen unterschiedlicher Hämoglobine offenbar eine Schlüsselrolle zukommt. Um diese differenzierten Leistungsprofile zu erhalten, ist eine artliche Trennung erforderlich. In ihren Grundleistungspotentialen stimmen beide Geier aber offenbar nahezu überein, was auch immer wieder zu Fehlbestimmungen führt.

Aus diesen bei den betrachteten Arten aus unterschiedlichen Gegebenheiten erfolgten parapatrischen Aufspaltungen ergeben sich verallgemeinert auch weiterführende Ansätze zur systematischen Verifizierung des Paraspezies-Status die nachfolgend noch zu erörtern sind.

5. Zur systematischen Neubewertung parapatrischer Arten im Ökofunktional-Kontext

Indem parapatrische Arten nicht nur durch sekundäre Kontakte längere Zeit getrennter und

genetisch differenzierter Arten, sondern auch durch funktional-evolutive Artbildungs-Prozesse (s. Ablaufschema 1) direkt entstehen, stellt sich die Frage, wie das systematisch erschlossen und taxonomisch genutzt werden kann?

Bei allen hier betrachteten parapatrischen Greifvogelarten zeigt sich, daß sie das gleiche qualitätsbestimmende Grundleistungspotential behalten. Dieses kann dann aber durch Korrelations-Verschiebungen in den Jagdflugeigenschaften, wie bei den Verfolgungsjägern (z. B. den Großfalken), Änderungen im Migrationsverhalten, wodurch Arten auch zeitlichen Differenzierungen unterliegen (BAUMGART 1991), oder noch andere, etwa physiologische Umstellungen, wie beiden *Gyps*-Geiern, modifiziert werden. Ob damit der Rang qualitativer, eine Artbildung einleitender Abstufungen erreicht wird, zeigt sich auf zweierlei Weise:

1. wenn die Differenzierungen des Grundleistungspotentials konkret erfaßbar werden und sich dann funktionelle Inkompatibilitäten abzeichnen und/oder
2. sich zwischen den zu bewertenden Formen Selbstabgrenzungsmechanismen ermitteln lassen, die nicht kinal verlaufende, abrupte Grenzziehungen bedingen.

Die Selbstabgrenzung wird so zum wichtigen Kriterium artlicher Realität. Parapatrische Arten erinnern mich dabei mit ihren übereinstimmenden Grundleistungspotentialen und nachgeordnet abweichenden, gleichfall qualitätsvermittelten zusätzlichen Leistungskriterien an Nebengruppen-Elemente des Periodensystems, die die gleichen Kernladungen wie die zugehörigen Hauptgruppenelemente aufweisen, deren Elektronen sich aber nicht nur auf der Außenbahn, sondern teilweise auch auf weiteren, untergeordnet kernnahen Bahnen bewegen und durch diese Besonderheit zu eigenständigen Elementen aufsteigen. Neben Arten (Elementen) und Unterarten (Isotopen) bilden sie somit die dritte verifizierbare ökofunktionelle Grundkategorie der Systematik.

Nun mögen diese von mir immer wieder bemühten Interdisziplinärvergleiche mit Physik,

Chemie, Gesellschaftswissenschaften und anderen Fachbereichen, was Qualitäts- und Quantitätsrelationen, Entwicklungs- und Evolutionsabläufe, Dualismen und Ordnungsprinzipien u. a. anbelangt, manchem etwas befremdlich erscheinen. Denn Analogien sind keine Beweise. Doch sie vermitteln im Sinne der allgemeinen Systemtheorie (VON BERTALANFFY 1949) wichtige Denkanstöße und Rahmenbedingungen für oft überraschend neuartige Lösungen. Trotz der immer wieder betonten Autonomie der Biologie (MAYR 2002) und aller Komplexizität muß der Rahmen eines allgemeinen Weltverständnisses gewahrt bleiben, das – so HERMANN (1984) – zusammen mit Wirklichkeitserfassung und Gedankenexperimenten die Grundlage jeglicher Wissenschaftlichkeit bildet. In meiner beruflichen Tätigkeit als Veterinär- und Sicherheitstoxikologe, Arzneimittelspezialist und Havarie-Manager waren solche übergreifenden Ansätze zwingend erforderlich. Ein Schadensfallgeschehen konnte zwar vergiftungsbedingt sein, doch stets mußten auch Infektionen, genetische Defekte sowie Haltung- und Fütterungsfehler oder Fehlmanipulationen berücksichtigt und ausgeschlossen werden. Das erforderte ein ergebnisoffenes Herangehen und alternatives Denken, was sich auch auf andere Tätigkeitsbereiche übertrug.

Zur Urteilsfindung über den taxonomischen Status parapatrischer Arten bzw. Gruppierungen wird heute zumeist auch auf molekulare Divergenzen zurückgegriffen. Um 2 % gelten sie als wahrscheinliches, um 4 % als recht sicheres Kriterium artlicher Trennung (PÄCKERT et. al. 2006, MARTENS 2012). Dabei wird aber zumeist übersehen, daß durch diese Methodik nur ein Ablaufgeschehen nicht aber die artliche Qualität zu erfassen ist, die Methodik gibt das einfach nicht her. Diese Grundsatzfrage wurde bisher aber, da das Augenmerk vor allem auf die Anhebung des methodischen Niveaus gerichtet war, offenbar nie so recht gestellt. Artliche Eigenständigkeit kann anagenetisch auf diesem Wege wohl erst nach Jahrmillionen während der Trennung durch genetische

Inkompatibilität erreicht werden. Da diese in den hier erörterten Fällen, etwa bei den Hiero- und Wanderfalken im unteren einstelligen Bereich liegen, lassen sich diesbezüglich keine Schlüsse ziehen.

Trotzdem sind die so erzielten Aussagen bedeutsam. Denn sie veranschaulichen unter Bezug auf die Molekulare Uhr (s. o.) nicht nur, wie lange Artbildungsprozesse im Ökofunktionalbereich zurückliegen, sondern dokumentieren auch die Evolutionsabläufe, tragen zur Abklärung von Verwandtschaftsbeziehungen bei und ermöglichen sichere Verwandtschaftsaus-schlüsse als Grundlage zur weiterführenden Abklärung von Konvergenz- und Konfunktionalgeschehen. Je höher die Divergenzen ausfallen umso wahrscheinlicher ist von einer Eigenständigkeit der betrachteten Taxa auszugehen, was weiterführende Recherchen im aufgezeigten Sinne zur Klärung der Kausalbezüge veranlassen sollte. Ohne diesen Schritt gerät Evolutionstheorie lediglich zur Abstammungskunde.

Damit erübrigen sich beispielsweise auch Spekulationen zum Status der altweltlichen Hierofalken, an deren parapatrischem Artstatus trotz geringer Divergenzen (0,2–2,0 %) kein Zweifel besteht. Ebenso ist es unbegründet, den Tundrawanderfalken Nordamerikas, die zeitlich bedingt molekular nicht vom weiter südlich verbreiteten *anatum* zu trennen sind, den Unterartstatus abzuerkennen. Allein die seinen Fernzug nach Südamerika ermöglichenden Leistungsveränderungen gegenüber *anatum* in Morphologie, Phänologie und Physiologie müssen durch reproduktive Isolation bewahrt werden, was einen Artstatus nahelegt. Das trifft auch für den paläarktischen *calidus* als ausgesprochenen Fernzieher (DIXON et al. 2012) zu, der sich aber gegenüber *peregrinus* molekular differenzierter darstellt (WINK et al. 2000). Neben anderen Parallelen fällt auf, daß auch dieser Falke seinen Fernzug mit einer Lücke an der 7. Handschwinge antritt (GALLAGHER & QUADE 2010) und erst im Winterquartier abschließend mausert, was subtile konvergente Optimierungsprozesse nahelegt.



46. Tundrawanderfalke auf dem Herbstzug auf Padre Island zeigt die Mauserlücke an der Stelle der 7. Handschwinge (HS 8, 9 und 10 sind noch alt). Diese Unterbrechung der Mauser (sie wird im Winterquartier abgeschlossen) ist nicht nur für *tundrius*, sondern auch für den paläarktischen *calidus* bezeichnend. Beide Fernzieher haben diesen übergreifend optimierten Mausermodus offenbar unabhängig voneinander auch zeitlich versetzt (s. Text) entwickelt, denn *tundrius* leitet sich vom neuweltlichen *anatum* und *calidus* vom altweltlichen *peregrinus* ab.

FOTO: H. QUADE

Und wenn unter den Bussarden *buteo* und *vulpinus* trotz klarer phänotypischer und phänologischer Unterschiede im Grundleistungspotential übereinstimmen, molekular aber nicht eindeutig zu trennen sind, so weist das gleichfalls auf eine noch nicht lange zurückliegende postglaziale Speziation hin. Das wäre auch bei *Falco tundrius*, *F. calidus* und ebenso *F. pealei* der Fall, so man sich entschliesse, sie wie die Wüstenfalken zu behandeln.

Diese Probleme einer angestrebten Neuordnung sind auch unter Einbeziehung von Artkonzepten nicht einfacher lösbar, da diese nur unterschiedliche Aspekte artlicher Realität reflektieren. Das phyletische Artkonzept ist, wie schon sein Name zum Ausdruck bringt, ablauforientiert und kann die Phasen artlicher Konstanz nicht system-, sondern nur merkmalsbezogen erfassen. Das Biospezieskonzept hätte dafür gute Chancen, vertut sie aber in Verknennung und kompromißloser Ablehnung von Leistungs- und Optimierungsbezügen als Grundlage typologischer Realitäten.

Wie parapatriische Arten sind sich allopatrische Arten (Allospesies) gleichfalls oft sehr ähnlich, ohne daß aber ihre Verbreitungsgebiete in

direktem Kontakt stehen. Auch bei ihnen wird in der Regel von engen Verwandtschaftsbeziehungen ausgegangen. Doch molekulare Untersuchungsergebnisse stellen das nicht selten in Frage. Als Beispiele für Allospesies gelten Kaiseradler und Spanischer Kaiseradler (*Aquila heliaca* bzw. *A. adalberti*), nearktische Hudsonweihen (*Circus hudsonius*) und Merline im Vergleich zu paläarktischen Gegenstücken (Kornweihen *C. cyaneus* und Merlinien) sowie der nahezu weltweit verbreitete Fischadler.

Bei den Kaiseradlern (SEIBOLD et al. 1996) und den Weihen (WINK et al. 1998, WINK & SAUER-GÜRTH 2004) wird auf Grund phänotypischer und auch molekularer Divergenzen ein Artstatus überwiegend akzeptiert. Die Hudsonweihe ist zudem die einzige Weihe Nordamerikas, was eine leistungsmäßig intermediäre Positionierung in Vertretung anderer Weihentypen (vgl. BAUMGART 2015) vermuten läßt. Bei den Merlinien liegen vergleichbare Divergenzen vor. Doch bestehen zwischen ihnen im Phänotyp klinale Übergänge sowie eine beachtliche konvergente phänotypische Variabilität, etwa zwischen den „Steppenmerlinien“ von *aesolon* und „Präriemerlinien“ von *columbarius*, was



39. Die Kornweihen (*Circus cyaneus*) der nördlichen Paläarktis – hier ein nahezu zeichnungsloses, helles altes Männchen – können aus dem Gleitflug in offenem Gelände als Überraschungsjäger auch Sprintflugpassagen starten, was den Jagderfolg erheblich steigert.

FOTO: T. PRÖHL fokus-natur



40. & 41. Die nearktische Hudsonweihe (*C. hudsonius*) sah ich auf vergleichbare Weise in der Strauchtundra Alaskas und im Winterquartier an der texanischen Atlantikküste jagen. Obwohl ihre Gefiedermerkmale (l. Weibchen, r. Männchen) mit denen der Kornweihe prinzipiell übereinstimmen, wirken Hudsonweihen auf Grund ihrer markanter ausgebildeten, wohl signalwirksamen Fleckenzeichnungen dunkler. Sie vertreten möglicherweise andere in Nordamerika fehlende Weihentypen (wie z. B. Rohr- und Wiesenweihe) leistungsübergreifend mit.

FOTO: A. JOHNSON CC BY 2.0 bzw. RUSS CC BY 2.0

Grenzziehungen erschwert, so daß sie nach wie vor nur als Unterarten angesehen werden (vgl. FERGUSON-LEES & CHRISTIE 2009).

Bei den bisher gleichfalls zumeist nur unterartlich getrennten Fischadlern erscheint dagegen in Übereinstimmung mit WINK et al. (2004) eine artliche Aufspaltung, trotz in Grundzügen übereinstimmender Jagd- und Lebensweise

nicht nur wegen der etwas höheren molekularen Divergenzen (1,9-3,8%) und den, wenn auch geringen, so doch konstanten phänotypischen Merkmalsunterschieden, sondern auch aufgrund ihres Zugverhaltens begründet. Die Fischadler der nördlichen Paläarktis und Nearktis (*Pandion haliaetus* und *P. carolinensis*) sind Zug-, die des karibischen Raumes sowie Australiens



42. Gefiedermerkmale von Merlingen (*Falco columbarius*) aus unterschiedlichen Regionen ihrer Verbreitung: a. „Präriemerlin“ (*richardsonii*) aus Edmonton (Canada), b. Merlin (*columbarius*) aus dem NO der USA (Herbst-durchzügler bei Warwick, NY), c. Merlin aus Norwegen (*aesalon*), d. Steppenmerlin (*pallidus*) aus Kasachstan.

FOTOS: R. BOORA CC BY 2.0, USFWS Public Domain, M. BERNTSEN CC BY-Sa 4.0 & T. PRÖHL fokus-natur



44. Der nordamerikanische Fischadler (*carolinensis*) – hier ein Exemplar im Fluge – gleicht ihm phänotypisch weitgehend und ist auch ein Zugvogel.
FOTO: G. RASBERRY CC BY-SA 3.0.

43. Fischadler (*Pandion haliaetus*) der paläarktischen Nominatform (*haliaetus*), der überwiegend als Zugvogel lebt.

FOTO: Y. S. KISHNAPPA CC BY-SA 3.0

und einiger Melanesischer Inseln (*P. ridgwayi* und *P. cristatus*) Standvögel. In Australien bewohnt der Fischadler zudem nur Meeresküsten.

Para- und Allospesies werden oft unter der Annahme einer engen Verwandtschaftsbeziehung in Superspezifischen Begriffsbildern (Formen- und Artenkreis, Superspezies, bzw. Zoogeographische Arten/Geospesies u. a.) vereint. Dabei verkennt man aber leider oft, daß ihre Analogie nicht nur auf Konspezifität, sondern auch auf Konfunktionalität beruhen kann. Sie stellen nicht nur durch adaptative Radiation entstandene Zwischen- bzw. Durchgangsstationen auf dem Wege zur artlichen Eigenständigkeit dar (vgl. HAFFER 1987, ECK 1996), sondern können sich ebenso zentripetal orientiert und paraphyletisch entwickelt haben (BAUMGART 2015). In letzterem Falle liegt daher kein „Spezies-Modus“ vor und es ist zu bezweifeln, daß dann, wenn keine Konspezifität vorliegt, berechtigt von Superspezies gesprochen werden kann. Auch ergibt es keinen Sinn, proportionsanaloge Falken Untergattungen wie etwa *Hierofalco* oder

Rhynchodon, zuzuordnen (vgl. CADE 1982). Bei vielen heute als solche gehandhabten Einheiten handelt es sich um konfunktionelle Artenverbunde, die verkürzt als „Konfunktional-Arten“ bezeichnet werden sollten. Dieses Begriffsbild schließt sowohl verwandtschaftlich als auch nicht verwandtschaftlich verbundene Arten ein und verdeutlicht die Unverzichtbarkeit funktionaler Aspekte im Evolutionsdiskurs.

Auch der Begriff der Semispesies ist fragwürdig. Er wird meist ins Spiel gebracht, wenn unklar ist ob es sich bei einem Taxon unter der Voraussetzung, daß Unterarten Vorstufen von Arten sind (MAUERSBERGER 1976, HAFFER 1992, 1994) um eine Unterart oder Art handelt. Doch Unterart- und Artbildung sind unterschiedliche Prozesse (s. 1.). Dagegen spricht auch das Begriffsbild an sich, so man Arten als Qualitäten der Evolution betrachtet. Denn Qualitäten sind von ihrer klassischen Definition her unteilbar, nicht berechenbar und unterliegen der Selbstabgrenzung. Bei der Semispesies würde es sich folglich um eine Halbqualität handeln,



45. Die Fischadler Australiens (*cristatus*) sind etwas kleiner und am Kopf und Halsbereich ohne markant abgesetzte Zeichnungsmerkmale.

FOTO: PSYLEXIC CCC-B Sa-2.5

die es nicht gibt, was immer wieder gebrauchte traditionelle Beispiele belegen: vor Gericht ist ein Beschuldigter schuldig oder nicht, ein wenig schuldig im Sinne der Anklage gibt es nicht und eine Frau kann nicht ein bisschen schwanger sein, sie ist es oder sie ist es nicht. Folglich wäre auch, vor allem im Sinne einer ökofunktionellen Evolutionsbetrachtung, die kladogenetisch über alternative Leistungsoptimierungen verläuft, darüber nachzudenken, ob die „Semispezies“ überhaupt Sinn macht.

Solche Betrachtungen sind zur weiteren Verifizierung unseres artkonzeptionellen und evolutionstheoretischen Denkens zwar unverzichtbar, stoßen aber in der Evolutionsbiologie auf wenig Gegenliebe, denn durch sie relativiert sich die Wertigkeit einiger bisher getroffener Grundaussagen etwa zur Ablehnung der Realität von Typen, den Modalitäten von Evolutionsabläufen, der Lückenproblematik u. a. Zudem erwachsen so neue zeitliche Rahmenvorstellungen für Evolutionsabläufe. Das würde die Dominanz der

Molekularphyletik im Evolutionsdiskurs erheblich beschneiden, was allein schon massiven Widerstand ihrer etablierten Vertreter auslöst und eine Umsetzung von Anregungen zum Überdenken der Evolutionstheorie (LALAND et al. 2014, BAUMGART 2018) gegenwärtig kaum zulässt.

Zusammenfassung

Die Entstehung parapatrischer Arten, die eng verwandt und phänotypisch sehr ähnlich, trotzdem, ohne wesentliche Arealüberlappung und kaum zu verzeichnender Hybridisierungen, klar getrennt bleiben, wird zumeist auf Sekundärkontakte nach vorangegangener, lange getrennter Entwicklung zurückgeführt. Sie können aber auch, was Betrachtungen zur Ökofunktional-Evolution an Greifvögeln zeigten, durch Kladogenese entstehen. Die dabei über assortative Paarungen beschleunigt ablaufenden Speziationsprozesse vermitteln unserem Evolutionsverständnis zudem neue zeitliche Relationen und Rahmenvorstellungen.

Dabei bleiben die Grundleistungspotentiale der Ausgangsart erhalten. Leistungsmäßige Umprofilierungen erfolgen nur auf nachgeordneten Ebenen, etwa durch beuteseitige oder terrainabhängige Modulation der Jagdflugeigenschaften (Großfalken), Umstellungen im Migrationsverhalten (Bodensperber, Bussarde, Milane u. a.) oder physiologische Abwandlungen (*Gyps*-Geier). Das ermöglicht Arealerweiterungen und ein Vordringen in bisher nicht besiedelte Teilareale unter Beibehaltung derselben Ökofunktionellen Position.

Die Trennung von Paraspezies gegenüber anderen Taxa läßt sich nicht direkt über molekulare Divergenzen ermitteln, die nur indizienhaft signalisieren, wie lange eine Artbildung durch alternative Leistungsoptimierung im Ökofunktional-Bereich zurückliegt. Vielmehr ist es dazu erforderlich, qualitative Leistungsdifferenzen sowie Prozeßelemente der Selbstabgrenzung zu ermitteln. Dabei sind ökofunktionell folgende systematischen Kategorien verifizierbar: Arten (Elemente), Paraspezies (Nebengruppenelemente) und Unterarten (Isotope). Superspezies, bei denen es sich oft um konvergent entstandene konfunktionelle Artenverbunde (Konfunktionale-Arten) ohne direkte phyletische Beziehung handelt, und Semispezies als „Halbqualitäten“ sind so nicht definierbar.

Summary

Parapatric species - functional subgroup elements of the systematics of birds of prey

The emergence of parapatric species, which are closely related and phenotypically very similar, yet clearly separated without substantial overlap of the area and barely noticeable hybridization, is mostly attributed to secondary contacts after a previous, long separate development. However, they may also be the result of cladogenesis, as has been shown by considerations of ecofunctional evolution in birds of prey. The speciation processes accelerated by assortative pairings also add new temporal relations and frame ideas to our understanding of evolution.

The basic performance potentials of the output species are retained. Performance-related re-profiling only occurs on subordinate levels, e.g. by prey-dependent or terrain-dependent modulation of hunting flight characteristics (large falcons), conversions in migration behaviour (ground hunting sparrow hawks, buzzards, black kites, etc.) or physiological modifications (*Gyps* vulture). This allows area extensions and advancing into previously uninhabited subareas while maintaining the same ecofunctional position.

A separation of paraspecies from other taxa cannot be directly determined by molecular divergences, which only indicatively show how long a speciation has to be dated back due to alternative performance optimization in the ecofunctional sphere. It is necessary to determine qualitative performance differences and process elements of self-demarkation. Ecofunctionally, the following systematic categories are verifiable: species (elements), paraspecies (subgroup elements) and subspecies (isotopes). Superspecies, which are often convergently formed confunctional species with no direct phyletic relationship, and semispecies as “semi-qualities” are not definable that way.

LITERATUR

- ALDERFER, J. ed. (2006): Complete Birds of North America. National Geographic Society. Washington, D. C.
- BAUMGART, W. (1978): Funktionelle Aspekte des Artbegriffes bei Greifvögeln. Falke 25: 185–202.
- BAUMGART, W. (1980): Steht der Schreiadler unter Zeitdruck? Falke 27: 6–17.
- 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. (1991): 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. & D. HOLLANDS (1995): Ruß- und Bleifalke (*Falco subniger* bzw. *F. hypoleucos*) – zwei wenig bekannte Falken Australiens. Falkner 44/45: 11–17.
- BAUMGART, W., M. KASPAREK & B. STEPHAN (1995): Die Vögel Syriens: Eine Übersicht. Heidelberg.
- BAUMGART, W. (1998): 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., M. KASPAREK & B. STEPHAN (2003): Birds of Syria. – English version published by OSME (Ornithological Society of the Middle East), Bedfordshire, UK.
- BAUMGART, W. (2004): Zum Funktionsbezug von Merkmalsdifferenzen zwischen Schwarz- und Rotmilan (*Milvus m. migrans* bzw. *M. m. milvus*) – Wie sich das sympatrische Vorkommen beider Schwesterarten in der Westpaläarktis erklären läßt. Greifvögel und Falkneri 2003: 148–169.
- BAUMGART, W. (2006b): *Accipiter*-Studien zur funktionellen Charakteristik von Kurzfangsperber und Sperber, *Accipiter brevipes* und *A. nisus*. Ornithol. Mitt. 58: 83–90.
- BAUMGART, W. (2014): Zur Funktional- und Leistungsdifferenzierung innerhalb der Hiero-, Wander- und Baumfalken-Gruppe – artkonzeptionelle Realitäten außerhalb des genetischen Bereichs. Greifvögel und Falkneri 2014: 161–214.
- BAUMGART, W. (2015): Greifvögel, Artproblem und Evolutionstheorie – ökofunktionell betrachtet. Melsungen.
- BAUMGART, W. (2018): Ökofunktionelle Aspekte des Artbegriffs bei Großfalken (Gattung *Falco*). – Sber. Ges. Naturf. Freund (N.F.) Bd. 53: 107–135.
- BAUMGART, W. (2018): Indiens Schmutzgeier: *Neophron percnopterus ginginianus* oder *N. ginginianus*? Ornithol. Mitt. (im Druck).
- BHATT, N., & P. GANPULE (2017): The identification of the Red-naped Shaheen *Falco peregrinus babylonicus*, its separation from *F. p. calidus*, in the field, and its status and distribution in north-western India. Indian BIRDS 13 (4): 85–92.
- BERTALANFFY, L. VON (1949): „Zu einer allgemeinen Systemlehre“. Biologia Generalis, 195, 114–129.
- BROWN, J.W., P. J. VAN COEVERDEN 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. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- CADE, T. (2011): Biological traits of the Gyrfalcon in relation to climate change. The Peregrine Fund, Boise, Idaho, USA: 33–44.
- CIESIELSKI, L. (2007): Der Gerfalke *Falco rusticolus*. NBB 264, Hohenwarsleben.
- COSEWIC (2007): Assessment and Update Status Report on the Peregrine Falcon *Falco peregrinus* in Canada: Ottawa, 45 pp.
- DEMENTIEW, G. P. & V. D. ILJITSCHEW (1961): Bemerkungen über die Morphologie der Wüsten-Wanderfalken. Falke 8: 147–154.
- DEL HOYO, J., A. ELLIOT & J. SARGATAL (eds) (1994): Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. New World Vultures to Guineafowl. Lynx, Barcelona.
- DENTON, G. H. & J. T. HUGHES (1981): The last Great ice shells. John Wiley, New York.
- DIXON, A., A. SOKOLOV & V. SOKOLOV (2012): The subspecies and migration of breeding Peregrines in northern Eurasia. Falco – Newsletter of the Middle East Falcon Research Group 39: 4–9.
- DONAZAR, J. A., J. J. NEGRO, C. J. PALACHOS, L. GANGOSO, J. A. GODOY, O. CEBALLOS, F. HIRALDO & N. CAPOTE (2002): Description of a new Subspecies of the Egyptian Vulture

- (Accipitridae: *Neophron percnopterus*) from the Canary Islands. *J. Raptor Res.* 36 (1): 17–23.
- ECK, S. (1970): Verzeichnis der Formenkreis-Namen Otto Kleinschmidts mit Bemerkungen zur Formenkreis-Nomenklatur. *Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden*, 31, Nr. 8: 85–137.
- ECK, S. (1991): Die Zoogeographische Art der Adlerbussarde *Buteo [lagopus]* (Accipitridae). *Ann. Orn.* 15: 137–146.
- ECK, S. (Hrsg.) (1998): 100 Jahre Art-Konzepte in der Zoologie. *Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden, Suppl. zu Bd.31*.
- ECK, S. (2000): OTTO KLEINSCHMIDTS zweite ornithologische Sammlung im Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden. *Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden* 51, Nr. 10: 119–132.
- ELTON, C. S. (1958): *The ecology of invasions by animals and plants*. London.
- FERGUSON-LEES, J. & D. CHRISTIE (2009): Die Greifvögel der Welt. Kosmos Stuttgart.
- FEPELOV, 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.
- FEPELOV, I. V. (2008): Comparative breeding ecology and hybridization of Eastern and Western Marsh Harriers *Circus spilonotus* and *C. aeruginosus* in the Baikal region of Eastern Siberia. *Ibis* 143: 587–592.
- FISCHER, E. P. (2001): Die andere Bildung. Was man von den Naturwissenschaften wissen sollte. Abschnitt: Der würfelnde Gott. Ullstein, Berlin.
- FORSMANN, D. (1999): *The Raptors of Europe and the Middle East*. London.
- GALLAGHER, T. & H. QUADE (2010): Zurück an den Strand – Eine Bildgeschichte. Greifvögel und Falkneri 2009/2010: 9-117.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (Hrsg.) (1971): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Bd. 4, Falconiformes. Frankfurt a. M.
- GREENE, B. (2004): *Das elegante Universum. Superstrings, verborgene Dimensionen und die Suche nach der Weltformel*. Berlin, 3. Aufl.
- GURNEY, J. H. (1875): Notes on a Catalogue of the Accipitres in the British Museum by R. Bowdler Sharpe (1874). *Ibis* XVII: 353–370.
- HAFER, J. (1989): Parapatrische Vogelarten der paläarktischen Region. *J. Orn.* 130: 475–512.
- HAFER, J. (1992): The history of species concepts and species limits in ornithology. *Bull. B.O.C. Centenary Suppl.* 112A: 107–158.
- HAFER, J. (1992): Parapatric species of birds. *Bull. B.O.C.* 112 (4): 250–264.
- HAFER, J. (1998): Artkonzepte in der heutigen Zoologie. *Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden* 50. Suppl. 11 (100 Jahre Art-Konzepte in der Zoologie): 9–19.
- HARTERT, E. (1912/21): *Die Vögel der paläarktischen Fauna*. Bd. 2. Berlin.
- 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, A. KOCUM, D. LIEBERS, J. IRWIN, U. BERGMANIS, B.-U. MEYBURG, W. SCHELLER, M. STUBBE & S. BENSCH (2005): Genetic differentiation and hybridisation between greater and lesser spotted eagles (Accipitridae: *Aquila clanga*, *A. pomarina*). *J. Ornithol.* 146: 226–234.
- HERMANN, A. (1984): *Wie die Wissenschaft ihre Unschuld verlor*. Frankfurt/M, Berlin, Wien.
- HIEBL, I., R. E. WEBER, D. SCHNEEGANSS, J. KOSTERS & G. BRAUNITZER (1988): Structural adaptations in the major and minor hemoglobin components of adult Rüppell's Griffon (*Gyps ruepellii*, *Aegyptiinae*): a new molecular pattern for hypoxic tolerance. *Biol. Chem. Hoppe-Seyler* 369: 217–232.
- HOLLOM, P. A. D., R. F. PORTER, S. CHRISTENSEN & I. WILLIS (1988): *Birds of the Middle East and North Africa*. Calton.
- JAHN, I. (Hrsg.) (2004): *Geschichte der Biologie*. Hamburg, Sonderausgabe der 3. Aufl.

- KEMP, A. & T. CROWE (1993): A morphometric analysis of *Falco* species. In: M. K. NICHOLS & R. CLARKE: The Biology and conservation of small Falcons. The Hawks and Owl Trust, London: 223–232.
- KLEINSCHMIDT, O. (1923/37): *Falco Hierofalco* (KL.). Berajah. Zoographia infinita. Halle.
- KLEINSCHMIDT, O. (1912/27): *Falco Peregrinus*. Berajah. Zoographia infinita. Halle.
- KOCUM, A. (2006): Phylogeny der Accipitri-formes (Greifvögel) anhand verschiedener nuklearer und mitochondrialer DNA-Sequenzen. Diss. Univ. Greifswald.
- KRUCKENHAUSER, L., E. HARING, W. PINSKER, M. J. RIESING, H. WINKLER, M. WINK & A. GAMAUF (2004): Genetic vs. Morphological differentiation of Old World bussards (genus *Buteo*, Accipitridae). Zoologica Scripta 33, 3: 197–211.
- LALAND, K., T. ULLER, M. FELDMAN, K. STERELNY, G. B. MÜLLER, A. MOCZEK, E. JABLONKA, J. ODLING-SMEE, G. A. WRAY, H. E. HOEKSTRA, D. J. FUTUYMA, R. E. LENSKI, T. F. MACKAY, D. SCHLUTER & J. E. STRASSMANN (2014): Does evolutionary theory need a rethink? Nature 514: 161–164.
- LERNER, H. R. L. & D. P. MINDELL (2005): Phylogeny of eagles, Old World vultures, and other Accipitridae based on nuclear and mitochondrial DNA. Mol. Phyl. Evol. 37: 327–346.
- LERNER, H. R. L., M. C. KLAVER & D. P. MINDELL (2008): Molecular phylogenetics of the Buteonine birds of Prey (Accipitridae). Auk 304 (2): 304–315.
- MARTENS, J. (2012): Arten und Unterarten im Spannungsfeld aktueller ornithologischer Systematik. Anz. Ver. Thür. 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. (1942): Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg und Berlin.
- MAYR, E. (1998): Gedanken zum Art-Problem. Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden Bd. 50/Suppl., Nr. 11: 6–8.
- MAYR, E. (2002): Die Autonomie der Biologie. Naturwiss. Rdsch. 55: 23–29.
- MEYBURG, B.-U. & C. MEYBURG (2007): Post-fledging behaviour and outward migration of a Hybrid Greater x Lesser Spotted Eagle (*Aquila clanga* x *A. pomarina*). J. Raptor Res. 41 (2): 165–170.
- MEYBURG, B.-U., C. MEYBURG, P. HOWEY & R. PRETORIUS (2016): The Amur Falcon (*Falco amurensis*) satellite tracking project. <https://www.researchgate.net/project/The-Amur-Falcon-Falco-amurensis-satellite-tracking-project>
- MUNDY, P., D. BUTCHART, J. LEDGER & S. PIPER (1992): The Vultures of Africa. London.
- NAOROJI, R. (2008): Birds of Prey of the Indian Subcontinent. OM Book Service, India, New Delhi, ISBN: 9788187107699, 8187107693, Edition: 01.
- OSCHE, G. (1984): Artbegriff und Artbildung in zoologischer, botanischer und paläontologischer Sicht – Einleitung. Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung 22(3): 1644–168.
- PÄCKERT M., J. MARTENS, M. WINK & L. KVIST (2006): Die mitochondriale molekulare Uhr – die magischen 2%. Vogelwarte 44: 245.
- PLATE, L. (1913): Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Leipzig, Berlin 4. Aufl.
- PRINZINGER, R., B. NAGEL, O. BAHAT, R. BOEGEL & C. WALZER (1997): Energiehaushalt beim Gänsegeier *Gyps fulvus*. Poster, 130. Jahresversammlung der DO-G in Neubrandenburg, J. Orn. 139: 230–231.
- PRÖHL, T. & W. BAUMGART (2012): An Überwinterungsplätzen des Steppenadlers (*Aquila nipalensis*) und anderer großer aasverwertender

- Greifvögel im Oman. Greifvögel und Falkneri 2012: 47–72.
- RODRIGUEZ, B., F. SIVERIO, M. SIVERIO & A. RODRIGUEZ (2011): Variable plumage coloration of breeding Barbary Falcons *Falco peregrinus pelegrinoides* in the Canary Islands: do other Peregrine Falcon subspecies also occur in the archipelago? Bull. B.O.C. 131 (3): 140–153.
- SCHNEIDER, J., M. WINK, M. STUBBE, S. HILLE & W. WILTSCHKO (2004): Phylogeographic Relationships of the Black Kite *Milvus migrans*. In: R. D. CHANCELLOR & B.-U. MEYBURG (eds.): Raptors Worldwide. WWGBP/MME Berlin & Budapest: 467–472.
- SEIBOLD, I., A. J. HELBIG & M. WINK (1993): Molecular Systematics of Falcons (Family Falconidae). Naturwissenschaften 80: 87–90.
- SEIBOLD, I., A. J. HELBIG, B.-U. MEYBURG, J. J. NEGRO & M. WINK (1996): Genetic Differentiation and Molecular Phylogeny of European *Aquila* Eagles according to cytochrome b Nucleotide Sequences. In: B.-U. MEYBURG & R. D. CHANCELLOR (eds.): Eagle Studies. WWGBP Berlin, London & Paris: 1–15.
- 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.
- SIMEONOV, S. D. (1984): Materiali vurchu chranitelnija spektur i tshislenosta na Jastrebite (pod *Accipiter*) v Bulgaria. Ekologija 13: 83–95 (Bulgarisch).
- STEPHAN, B. (1990): Artkonzept und objektive Realität. Falke 37: 112–114.
- WATTEL, J. (1973): Geographical Differentiation in the Genus *Accipiter*. Publ. Nuttall Ornithol. Club 13: 1–231.
- WEICK, F. (1980): Die Greifvögel der Erde. Hamburg & Berlin.
- WHITE, C. M. (1968): Diagnosis and relationship of the North American Tundra Inhabiting Peregrine Falcons. The Auk. 85: 179–191.
- WHITE, C. M., S. A. SONSTHAGEN, G. K. SAGE, C. ANDERSON & S. L. TALBOT (2013): Genetic relationships among some subspecies of the Peregrine Falcon (*Falco peregrinus* L.), inferred from mitochondrial DNA control-region sequences. The Auk. 130: 78–87.
- WILSON, A. C., H. OCHMAN & E. M. PRAGER (1987): Molecular time scale for evolution. Trends Genetics 3: 241–247.
- WINK, M., I. SEIBOLD, F. LOTFIKHAH & W. BEDNAREK (1998): Molecular Systematics of Holarctic Raptors (Order Falconiformes). In: R. D. CHANCELLOR, B.-U. MEYBURG & J. J. FERRERO (eds.): Holarctic Birds of Prey. ADENEX-WWGBP Berlin & Mérida: 29–48.
- WINK, M., H. DÖTTLINGER, M. K. NICHOLLS & H. SAUER-GÜRTH (2000): Phylogenetic relationships between Black Shaheen *Falco peregrinus peregrinator*, Red-naped Shaheen *F. pelegrinoides babylonicus* and Peregrines *F. peregrinus*. In: R. D. CHANCELLOR & B.-U. MEYBURG (eds.) Raptors at Risk. WWGBP/Hancock House: 853–857.
- 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 (eds.): Raptors Worldwide. WWGBP/MME Berlin & Budapest: 483–498.
- WINK, M., H. SAUER-GÜRTH & H.-H. WITT (2004): Phylogenetic Differentiation of the Osprey *Pandion haliaetus* inferred of the mitochondrial cytochrome b gene. In: R. D. CHANCELLOR & B.-U. MEYBURG (eds.): Raptors Worldwide. WWGBP/MME Berlin & Budapest: 511–516.
- WINK, M., M. PREUSCH & J. GERLACH (2006): Genetische Charakterisierung südwestdeutscher Wanderfalken. Greifvögel und Falkneri 2004: 37–47.