

# Ökofunktionelle Aspekte des Artbegriffs bei Großfalken (Gattung *Falco*)

WOLFGANG BAUMGART

**Abstract: Eco-functional aspects of the species concept in large falcons (genus *Falco*).** World-wide field observations of large falcons (*Falco*) spanning several decades, in combination with studies of goshawks (genus *Accipiter*), allow an assessment of the locomotory aspects (physical endurance, speed, self-acceleration and maneuverability) that determine the functional and performance differences in the hunting behavior of these raptors. It is posed that the efficiency of these locomotory aspects played an important role for species maintenance and speciation. In this context, new terms are proposed and characterised: ecofunctional position, alternative performance optimisation, ineffectiveness-gap, instability-gap and others. Derived from these considerations, concepts are developed about the reality of types, and about directed, discontinuous and rapid evolutionary processes and speciation. These concepts have important taxonomic implications, especially for paraspecies. Taking into account their genetic-evolutionary and eco-functional aspect, species are here viewed as optimised and stabilised “performance units” consisting of closely related genetically compatible individuals, which are subject to qualitative self-demarkation.

---

Vortrag auf der Kleinen Sitzung am 21. Oktober 2014

W. Baumgart  
Guhlener Zeile 9a, 13435 Berlin;  
wolfgang.baumgart1@freenet.de  
www.wolfgang-baumgart.com

## Aufgabenstellung

Bei der derzeitigen Dominanz der Genetik sind funktionelle Betrachtungen zur Lösung artkonzeptioneller und evolutionstheoretischer Fragestellungen eher unüblich. Einen wesentlichen Grund für diese Vernachlässigung sehe ich darin, dass funktionelle bzw. ökofunktionelle Betrachtungen stets auch Optimierungsgeschehen offenbaren, die zugleich geradezu zwangsläufig zu Typisierungen führen, was diskontinuierliche Evolutionsabläufe nahelegt. Sie werden deshalb aufgrund früherer Auseinandersetzungen um die Evolutionstheorie zumeist schon im Ansatz als antidarwinistisch abgelehnt (BAUMGART 2000a, 2000b, 2008, 2010b, 2015). Zudem fehlen für durchgängig funktionelle und leistungsmäßige Betrachtungen bisher tragfähige methodische Voraussetzungen.

Funktional- und Leistungsaspekte finden daher meist nur in ökologisch oder ökomorphologisch orientierten Beiträgen Berücksichtigung. Dabei profitiert man vor allem von den in beiden Fachgebieten vorliegenden methodischen Grundlagen. Denn über ihre ökologischen Ansprüche und daraus erwachsende ökomorphologische Anpassungen kann man Arten relativ gut erfassen und so ihrem Wesen recht nahekommen. So charakterisierte WHITE (1996) beispielsweise die Hierofalken als Wüstenfalken (desert falcons) und damit Bewohner offener Landschaften. Zur Ermittlung des Artstatus lässt diese Vorgehensweise aber nur eine auf Indizien beruhende Argumentation zu. Den letzten diesbezüglich grundlegenden Ansatz bot die STRESEMANNsche Revolution der Ornithologie des frühen 20. Jahrhunderts mit ihrem Postulat: Jede Struktur hat eine Funktion und erbringt eine Leistung (HAFFER 2001). Doch schon in den 1920er Jahren stagnierten die Versuche infolge der wachsenden Dominanz der Genetik und der Etablierung des biologischen Artkonzeptes einschließlich des Populationsdenkens.

Aufgrund molekularer Datensätze gelang es in den letzten Jahrzehnten verwandtschaftliche Bezüge zwischen Organismen in vordem nicht für möglich gehaltener Eindeutigkeit abzuklären und auch den zeitlichen Rahmen der zugrunde liegenden Evolutionsabläufe abzustecken. Doch ihre „Motive“ und Kausalitätsbeziehungen sind so kaum zu ermitteln. Dazu liefern erst funktionale Betrachtungen einen entscheidenden Beitrag. Die Genetik schafft dafür aber grundlegende Voraussetzungen, indem sie durch gut begründete Verwandtschaftshypothesen die Trennung zwischen konspezifisch (artgleich) und funktionsanalog (konfunktional, konvergent entstanden) ermöglicht.

Zur Klärung ökofunktioneller Beziehungen sind Greifvögel nicht nur deshalb geeignet, weil sie weit verbreitet und einer breiten Öffentlichkeit wohl vertraut sind, sondern auch, weil ihre artliche Differenzierung als Verfolgungsjäger vor allem im lokomotorischen Bereich erfolgt und so ohne besonderen Aufwand erfassbar wird. Ich bin ihnen, insbesondere den Falken, wohl aufgrund einer frühkindlichen Prägung emotional verbunden. Um meinen entsprechenden Neigungen – materiell abgesichert – folgen zu können, wurde ich Tierarzt. Das Studium vermittelte mir zudem das erforderliche Funktional- und Leistungsdenken. Ich bin also kein Tierarzt, der sich für Ornithologie

interessiert, sondern umgekehrt ein Ornithologe, der sich über den Tierarztberuf materiell für Sonderwege absicherte. Spätere Tätigkeiten als Veterinär- und Sicherheitstoxikologe verhalfen mir zu einem umfassenden interdisziplinär-praxisbezogenen Systemdenken. Da es für meine Betrachtungen an verifizierten methodischen Voraussetzungen ermangelte, waren entsprechende Aussagen nur möglich, wenn sie sich auf einen umfassenden empirischen Datenfundus stützten, den ich – inzwischen nahezu weltweit agierend – in gut sechzig Jahren zusammengetragen habe.

## Einige funktionelle Aspekte der Greifvogel-Evolution

Molekulare Methoden führten in den 1990er Jahren zu einer grundlegenden Revision der Greifvogelssystematik (WINK 2006), was auch meinen funktionell und leistungsmäßig orientierten Betrachtungen neue Ordnungsprinzipien vermittelte. Dabei zeigte sich, dass die ehemals für monophyletisch gehaltenen Greifvögel, wie jüngst von JARVIS et al. (2014) zusammengefasst, innerhalb zwei verschiedener Verwandtschaftsgruppen entstanden sind. Zwischen den beiden jetzt als Falconiformes und Accipitriformes neu gefassten Taxa („Ordnungen“) (s. a. SEIBOLD 1994, WINK & SAUER-GÜRTH 2004, LERNER & MINDEL 2005, KOCUM 2006, HACKET et al. 2008 u. a.), die etwa 65 (Falconiformes) bzw. 265 Arten (Accipitriformes) umfassen (FERGUSON-LEES & CHRISTIE 2009), gibt es eine Vielzahl von Konvergenzen, darunter viele Präzedenzfälle für ökofunktionelle Evolutionsabläufe.

Habichtartige (Accipitriformes) gibt es erst nach der KT-Grenze seit etwa 55 Millionen Jahren. Ursprünglich agierten sie vornehmlich in Waldbereichen eher als „Sammler“ denn als Jäger. Trotz geringer Flugleistungsbefähigung kam es zu einer bemerkenswerten Differenzierung in Bussard-, Milan- und Habichtsweihe sowie Falkenaare (BROWN & AMADON 1968, BAUMGART 2010b). Einige von ihnen haben in den Tropen und Subtropen, so in Australien, bis heute überlebt. Deutliche Änderungen gab es in einer Linie vor rund 20 Mill. Jahren. Damals kam es zu einem Rückgang der Wälder, und es entstanden ausgedehnte, grasbewachsene Steppenlandschaften. Die Arten dieser Linie hin zu den „modernen“ Accipitridae sind in ihrer Flugleistung ausdauernder sowie sprintstärker und somit zum Agieren über weite Entfernungen befähigt. Sie bilden im Vergleich zu den zuvor Genannten typenanaloge Formen und füllen funktionell vergleichbare Umweltpositionen aus. Hier deutet sich zugleich schon ein Erklärungsansatz für die Entstehung von „Typen“ und ihre Beziehung zu bestimmten Funktional- und Leistungskategorien an (BAUMGART 2015).

Die Falkenartigen (Falconiformes) haben ganz andere verwandtschaftliche Beziehungen und stehen in einem Schwestergruppenverhältnis zu Papageien plus Sperlingsvögeln, während basal dazu die Cariamiformes (Seriemas) abzweigen (JARVIS et al. 2014). Schon vor 20 Mill. Jahren existierte ein den heutigen Geierfalken (Karakaras, Caracarinae) ähnlicher Falkenartiger (BECKER 1987). Die Gattung *Falco* ist dagegen erst für das Pleistozän (seit etwa 1,8 Mill. Jahren) belegt (WHITE et al. 1994). Einige rezente Falken gibt es wohl erst seit wenigen Jahrtausenden (s. u.). Gegenüber

den als „Intervallflieger“ geltenden Habichtartigen, die zwischen jagdlichen Aktivitäten Ruhepausen benötigen, weisen sie ein herausragendes Dauerflugvermögen auf, das sie auch zur Jagd im freien Luftraum befähigt. Ihre überproportional entwickelte Brustmuskulatur kann um 20% des Körpergewichtes ausmachen. Das limitiert zugleich ihr Körpergewicht auf annähernd 2 kg (CADE 1982). Dass die rezenten *Falco*-Falken Biss- und nicht Grifftöter sind, könnte auf eine Stammart hinweisen, die – wie die verwandten Karakaras – häufig zu Fuß agierte und daher mit ihren ans Laufen angepassten Fängen nicht zum Tötungsgriff befähigt war. Ihr Dauerflugvermögen haben die Falken möglicherweise, wie die Karakaras, in Sturmregionen der Südhalbkugel erworben (BAUMGART 2007, 2010b).

### **Die Bedeutung der Großfalken für die Entwicklung meines Funktional- und Leistungsverständnisses**

Am Anfang meiner um Funktionalzusammenhänge bemühten Bestrebungen standen Begegnungen mit Wanderfalken im Dresdner Raum. KLEINSCHMIDTS (1934) „Raubvögel und Eulen der Heimat“, das einzige nach dem 2. Weltkrieg verfügbare Bestimmungsbuch mit seinen prächtigen Formenkreis-Tafeln, vertiefte schon früh mein Wissen über Falken, ohne mich aber ins Fahrwasser der KLEINSCHMIDTSchen Formenkreis-Lehre (KLEINSCHMIDT 1926) zu lenken. Dass seine Formenkreise eine reale Grundlage haben, wurde mir dagegen bald klar, ohne dafür aber gleich Erklärungen zu finden.

Auf einer Exkursion der Dresdner Ornithologen sah ich am 13.12.1953 als Dreizehnjähriger auf den Elbwiesen am Staubecken Niederwartha erstmals einen Wanderfalken. Und Begegnungen mit dem Pealsfalken im Juni 2014 an der Küste von Vancouver markieren für mich nun fast 75jährigen einen gewissen Abschluss meiner Bestrebungen, möglichst viele dieser Falken aus eigener Anschauung in Freiheit bei der Jagd kennen zu lernen. Auf einer Indien-Reise im folgenden Jahr kam es dann noch zu Beobachtungen von Laggarfalken und des Rotnackenschahins (*F. peregrinoides babylonicus*), der östlichen Unterart des Wüstenfalken.

## Die Jagdleistungsbefähigungen des Wanderfalken (*Falco peregrinus*)

An der Elbe bei Niederwartha stellte sich bis 1960 alljährlich ein Wanderfalke zum Überwintern ein. Von Hochspannungsmasten aus jagte er überwiegend Rebhühner. Ich suchte den Falken regelmäßig auf und kooperierte mit ihm, indem ich die für ihn am Boden sitzenden Rebhühner zum Auffliegen brachte. Seine Jagdflüge führten bisweilen mit etwa 180-240 km/h nur wenige Meter an mir vorbei. Doch schon geringe Wendungen der Hühner ließen ihn ins Leere stoßen. Seine hohe, unter Nutzung der Fallbeschleunigung erreichte Geschwindigkeit ging auf Kosten der Wendigkeit. Übertreffende Alleskönner waren die Falken folglich nicht, doch sehr wandlungsfähig.

Wenn zum Frühjahr hin Lachmöwen mit ihren hohen „Karussellflügen“ begannen, „schlich“ sich der Falke regelrecht in ihre Zirkel ein und schlug dann in großer Höhe, oft außerhalb meines Sichtbereiches, eine Möwe.

In den folgenden Jahrzehnten, in denen kein Jahr ohne Wanderfalken-Beobachtungen verstrich, habe ich eine Vielzahl von Jagdabläufen erlebt. Zuerst wurde ich mit den aus hohem „Anwarten“ fast senkrecht über weite Entfernungen zustoßenden Falken in unseren bewaldeten Mittelgebirgen vertraut. Bei der Suche nach Geiern in den Gebirgen Bulgariens, den Alpen und im Kaukasus bin ich teilweise in Wolkenhöhe jagenden Wanderfalken begegnet, die dabei regelrecht durch den freien Luftraum schossen, was hochfliegenden Beutevögeln keine Fluchtmöglichkeiten bot. Im Winterhalbjahr flogen mögliche Beutevögel meist nur in geringer Höhe, was die Falken in der Entfaltung ihrer potentiellen Jagdgeschwindigkeit erheblich einschränkte. Die in weiträumig von Großvegetation freien Gebieten ansässigen, im Körperbau mehr langgestreckten Wüsten- und Tundra-Wanderfalken agieren wie unsere „Winterfalken“ mehr horizontal ausgerichtet in Bodennähe mit deutlich geringerer Geschwindigkeit (siehe BAUMGART 2015).

Nach derzeitigem Kenntnisstand erreichen Wanderfalken im Horizontalflug oft nur 45-60 km/h, können sich jedoch auf 100 bis zu 130 km/h steigern. Im erweiterten bodennahen Raum agieren die Falken aus überhöhter Position schwerkraftbeschleunigt mit angelegten Flügeln in Tropfenform mit Geschwindigkeiten bis um 300 km/h. Dabei werden Beutevögel meist nicht gleich geschlagen, sondern im tangierenden Vorbeiflug mit den Fängen verletzt und erst im Nachsetzen ergriffen. Während ihrer gleichfalls gravitationsbeschleunigten Distanz-Verfolgungsflüge in bis zu einigen tausend Meter Höhe können Falken – für Beobachter kaum sichtbar – in „Mumienform“ nahezu risikofrei rund 500 km/h erreichen. Dabei geht es darum, Beutevögel über bisweilen kilometerweite Entfernungen im Luftraum für nachfolgende jagdliche Attacken mit geringerer Geschwindigkeit zu stellen (BAUMGART 2011). Die letzte Stufe wurde an Beizfalken, die Fallschirmspringern aus 3800 m Höhe im freien Fall folgten, dokumentiert. Sie kamen auf 320 km/h, was aber noch nicht das erreichbare Maximum darstellt (FRANKLIN 2000).

## Die Jagdleistungsfähigkeiten des Sakerfalken (*Falco cherrug*)

Mit der Aufnahme eines Studiums der Veterinärmedizin in Bulgarien bestanden für mich reale Chancen, dem Sakerfalken (Saker) zu begegnen. Doch bis zum ersten Brutnachweis vergingen fast vier Jahre. Denn das Land hatte sich seit REISERS (1894) Zeiten vor der Jahrhundertwende kolossal verändert. Durch Bewässerungsmaßnahmen waren die Ödländereien der Niederungen vor allem in der Dobrudzha und Ludogorie weiträumig in fruchtbare Anbauflächen umgewandelt worden. Mit dem Ziesel, ihrem wichtigsten Beutetier, verschwanden auch Saker und Kaiseradler nahezu vollständig.

Erst im Juli 1964 fand ich dann ein Brutvorkommen in der Gipfelzone des Balkan-Gebirges am Botev-Gipfel (2376 m über NN). Die Existenz dieser Saker, die ich später auch im Westbalkan nachweisen konnte, war durch isolierte Zieselvorkommen in den Kammlagen dieses Gebirges abgesichert. Die Bedingungen glichen denen in der Zentralmongolei, wo ich Ende der 1970er Jahre zur Ektoparasiten-Bekämpfung und Gewinnung hormonhaltigen Stutenserums (PMSG) tätig war. Spätere Erfahrungen mit der Arabischen Falknerei während eines Entwicklungshelfer-Einsatzes in Syrien formten mein „Saker-Verständnis“ zusätzlich. Hier kam ich auch in Kontakt mit den Falkenfängern und -händlern in der Syrischen Wüste.

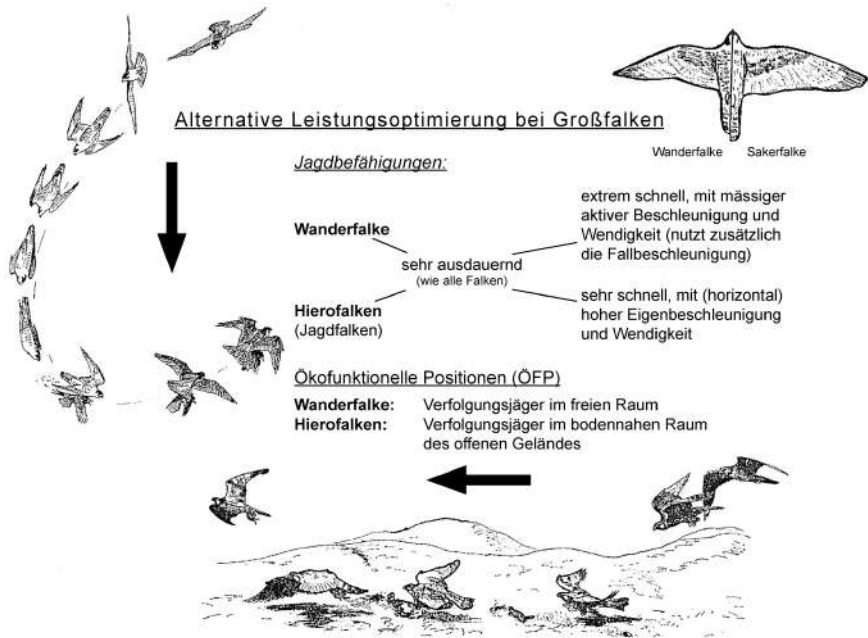
Neben umfassenden Freilandbeobachtungen vermittelte mir ein 1966 aus Bulgarien mitgebrachter Saker-Terzel, der 16 Jahre in der Fasanerie von Moritzburg im Freiflug gehalten wurde, wichtige Details seiner Biologie und unter Nutzung falknerischer Techniken auch grundlegende Erkenntnisse zum Leistungsprofil der Art. Durch die Prägung auf seinen Pfleger gewannen wir auch Einblicke in sein Balzverhalten, das einen seeschwalbenähnlichen Imponierflug zur Art- und Revieranzeige einschloss. Die „Girlandenflüge“ der Habichtartigen sind ja Falkenartigen fremd.

Danach jagen Saker vornehmlich im flachen, sehr wendigen, überwiegend eigenbeschleunigten Flug in Höhen bis zu 50 m, ausnahmsweise auch bis zu 100 m. Sie erreichen dabei Geschwindigkeiten bis zu 150 km/h und sind in der Lage, Kleinsäuger wie Ziesel oder Steppenwühlmäuse im Überfliegen bei 40-50 km/h vom Boden mitzureißen. Das erklärt auch ihre Bindung an steppenähnliche, offene, vegetationsarme Lebensräume mit Vorkommen tagaktiver Kleinsäuger.

## Unterschiede in den Leistungsprofilen und der ökofunktionellen Positionierung der Großfalken

Aus diesen Ergebnissen lässt sich ableiten, was Wander- und Sakerfalken leistungsmäßig gemeinsam ist und was sie unterscheidet. Beide verfügen über die Befähigung zum ausdauernden Jagdflug, und gemäß ihren ökofunktionellen Positionierungen sind sie Verfolgungsjäger im freien Luftraum bzw. im bodennahen Raum des offenen Geländes.

Das schlägt sich noch in weiteren grundlegenden Differenzierungen nieder. Wanderfalken sind extrem schnell, was bei ihren knappen Flügelmaßen nur unter Nutzung der Fallbeschleunigung zu erreichen ist. Wendigkeit und Eigenbeschleunigung unterliegen dadurch Einschränkungen. Sakerfalken (und andere Hierofalken) erweisen sich demgegenüber im bodennahen Raum als weniger schnell, doch in hohem Grade eigenbeschleunigend und wendig. Die zwischen diesen Flugeigenschaften bestehenden Korrelationsbeziehungen werden in den Darlegungen zur Realität des Typs noch näher betrachtet.



**Abb. 1.** Wander- und Sakerfalke sind im Jagdflug beide sehr ausdauernd. Die alternative Leistungsoptimierung zwischen ihnen besteht darin, dass Erstgenannter im Vertikalstoß eine extreme Fluggeschwindigkeit auf Kosten geringer Eigenbeschleunigung und reduzierter Wendigkeit entwickeln kann, während der Sakerfalke im horizontalen Jagdflug weniger schnell, doch in höherem Grade eigenbeschleunigend und wendig ist. Diese systemisch manifestierten Unterschiede in den Leistungskonstellationen entsprechen den ökofunktionellen Positionen beider Großfalken als Verfolgungsjäger im freien Luftraum bzw. im bodennahen Raum des offenen Geländes. Nach BAUMGART (2000a, b). – *Peregrine and Saker falcon show high endurance during hunting flight. The alternative performance optimisations between the two species is the following: The Peregrine falcon displays during vertical attacks extremely high flight velocity, but low self-acceleration and reduced maneuverability. In contrast, the Saker falcon when in horizontal hunting flight, is less fast but more self-accelerating and more maneuverable. These systematic differences in performance profiles correspond to the eco-functional positions of these large falcons as pursuit hunters in free air-space vs. at ground-level in open terrain. After BAUMGART (2000a, b).*

Vorstehende Übersicht (Abb. 1) veranschaulicht die alternativ optimierten Leistungsprofile beider Arten, die auch in ihren Flugbildern (oben rechts) zum Ausdruck kommen. Bei nahezu gleichen Gewichten erscheinen Wanderfalken kompakter, kurzschwänziger und relativ lang- und schmalflüglig. Saker sind langschwänziger sowie breitflügliger und wirken im Fluge geradezu etwas schlaksig. Diese Leistungsdivergenz bildet die eigentliche Grundlage der unterschiedlichen ökofunktionellen Positionen (ÖFP) beider Großfalken (s. u.).

## Ökofunktionelle Positionierungen von Arten in Funktional- und Leistungskategorien

Aus Ernst MAYRS (1998a) Definition der Nische als vieldimensionalem Ressourcenraum einer Art in der Gesamtheit ihrer ökologischen Ansprüche folgt, dass eine Art nur dort existieren (ihre Nische realisieren) kann, wo dies durch die angebotenen Ressourcen lizenziert ist (SUDHAUS 2008). Eigenständige Formen der Ressourcen-Erschließung realisieren sich dabei stets über die entsprechenden Leistungspotentiale der jeweiligen Arten.

Mit der Ausweisung der ökofunktionellen Positionen (ÖFP) von Wander- und Sakerfalken ergeben sich zugleich nicht nur Bezugspunkte für die Ermittlung ihrer artlichen Leistungspotentiale, sondern auch Ansätze für die Erfassung der ÖFPs anderer Greifvögel bzw. Greifvogel-Gruppierungen auf der Grundlage nachfolgender Definition (siehe BAUMGART 1991): Die ökofunktionelle Position (ÖFP) kennzeichnet bei Greifvögeln ohne Berücksichtigung von phyletischen Beziehungen den Platz einer Art im ökologischen Beziehungsgefüge auf der Grundlage ihres komplex optimierten, morphologische, physiologische und Verhaltens-Kriterien einschließenden Leistungsprofils. Dieses ermöglicht ihr die effektive Nutzung eines raum-zeitlich existierenden Nahrungsangebotes, das eigenständige Formen der Erschließung erfordert. Die ÖFP verkörpert damit das „Berufsbild“ einer Art (BAUMGART 1978, 1996, 1998b, 2014).

Zur Komplettierung muss noch auf die Verfolgungsjäger im bodennahen Raum des gedeckten, bewaldeten Geländes verwiesen werden. Diese ÖFP nimmt bei uns der Habicht (*Accipiter gentilis*) ein. Ihm ermangelt es an Ausdauer im Fluge. Dafür sind seine horizontal ausgerichteten Jagdflüge extrem eigenbeschleunigend und wendig. Auch wenn er über Distanzen von meist nicht mehr als 500 m nur etwa 100 km/h erreicht, wird er durch zusätzliche Nutzung des Überraschungsmomentes zu einem effektiven Jäger. Unter den für Verfolgungsjäger bezeichnenden vier Flugleistungsmerkmalen dominieren bei Habichten Beschleunigung und Wendigkeit gegenüber der Geschwindigkeit bei ohnehin nur mäßiger Ausdauer, die aber im gedeckten Gelände – anders als im Luftraum – nicht erforderlich ist. Damit fiel diese ÖFP den Habichten zu. Als Übersicht gestaltet sich das wie folgt:

Alle unsere mittelgroßen Verfolgungsjäger haben einen kleinen Doppelgänger (Tab. 1), der aber in keinem unmittelbaren Verwandtschaftsverhältnis mit ihnen stehen muss. Wie durch den umgekehrten größenmäßigen Geschlechtsdimorphismus (Weibchen größer als Männchen) wird so eine zusätzliche Optimierung der Jagdeffektivität erreicht, so im Brutrevier ein in der Größe abgestuftes Beuteangebot vorliegt. Denn das von der Größe abhängige Gewicht ist mit allen Flugeigenschaften negativ korreliert (s. u.). Hier gilt der Grundsatz: so klein wie möglich, so groß als nötig (BAUMGART 1997b, ANDERSON & NORBERG 1981).

Bei Bodenjägern wie Bussarden, Weihen und Rüttelfalken gelten – vor allem in Abhängigkeit davon, ob von Ansatzwarten oder aus dem Gleitflug heraus gejagt wird – andere Leistungskonstellationen wie Gewichtssituation im Verhältnis zu Gleitflugbefähigung, Wendigkeit und Hungervermögen.



**Tab. 1.** Ökofunktionelle Positionen als Verfolgungsjäger agierender paläarktischer Greifvögel. – *Eco-functional positions of palaeartic raptors that act as pursuit hunters.*

<b>freier Luftraum</b>	
im Flug extrem schnell und ausdauernd, mit geringer aktiver Eigenbeschleunigung (Fallbeschleunigung erforderlich) und geringer Wendigkeit	
Wanderfalke ( <i>Falco peregrinus</i> ) Baumfalke ( <i>F. subbuteo</i> )	
<b>bodennaher Bereich</b>	
<b>offenes Gelände</b>	<b>gedecktes Gelände</b>
sehr schnell und ausdauernd mit hoher Beschleunigung und Wendigkeit	schnell und wendig mit extremer Beschleunigung, doch nur geringer Ausdauer
Sakerfalke ( <i>F. cherrug</i> ) und andere Hierofalken	Habicht ( <i>Accipiter gentilis</i> )
Merlin ( <i>F. columbarius</i> )	Sperber ( <i>A. nisus</i> )

## Die Formenkreis-Problematik

Problemen mit dem Artbegriff wollte KLEINSCHMIDT (1900, 1926) dadurch begegnen, dass er Arten durch Formenkreise ersetzte. Damit knüpfte er bei der Erkenntnis an, dass sich wechselseitig vertretende Formen einer Art in unterschiedlichen Gebieten so verschieden ausfallen können, dass ihre Zusammengehörigkeit bisweilen kaum noch erkennbar ist. Damit begründete er zugleich die Existenz „polytypischer Arten“. Durch akribische morphometrische Untersuchungen erfasste er sich in den Proportionen gleichende und geographisch wechselseitig vertretende Formen bzw. Arten in Formenkreisen und sah in ihnen Verwandtschaftsgruppen (vgl. ECK 1970). Als Realgattungen im Sinne Immanuel KANTS waren solche Formenkreise untereinander übergangslos getrennt, was die gradualistischen Evolutionsvorstellungen des Darwinismus in Frage stellte. In jedem Gebiet konnte es nur einen Vertreter eines Formenkreises geben. Traten zwei davon sympatrisch auf, gehörten sie folglich – wie Wander- und Hierofalken – zu getrennten Formenkreisen. Der im Gefieder auffällige, vordem als Wanderfalken-Verwandter geltende Lannerfalke (*Falco biarmicus*) wurde nun entsprechend den Proportionen zum unauffälligen Saker gestellt. Die künstlerisch ansprechende Darstellung der beiden Großfalken-Formenkreise (KLEINSCHMIDT 1912/27, 1923/37, 1933/37) reflektiert dies. Doch ihrer wissenschaftlichen Aussage schenkte man wegen der angemessenenmaßen antidarwinistischen Grundinhalte kaum Beachtung.

Um die Entstehung von Formenkreisen zu erklären, nutzte ich vor allem die Ergebnisse meiner Beobachtungen des Verhaltens von Wander- und Sakerfalken. Das

war neu, denn selbst KLEINSCHMIDT hatte – wie er eingestand und was auch für viele heute maßgeblich am Falken-Diskurs beteiligte Experten zutreffen dürfte – nie einen Hierofalken in Freiheit gesehen. Für mich erwachsen so zwei Lösungsansätze: (1) Entweder handelte es sich bei Formenkreisen – wie von KLEINSCHMIDT angenommen – um Verwandtschaftsgruppen, was man für die Hierofalken durch den Untergattungsnamen *Hierofalco* kenntlich machen könnte, oder (2) um einen konvergent entstandenen, konfunktionellen Verbund nicht unmittelbar miteinander verwandter Arten ohne taxonomische Relevanz.

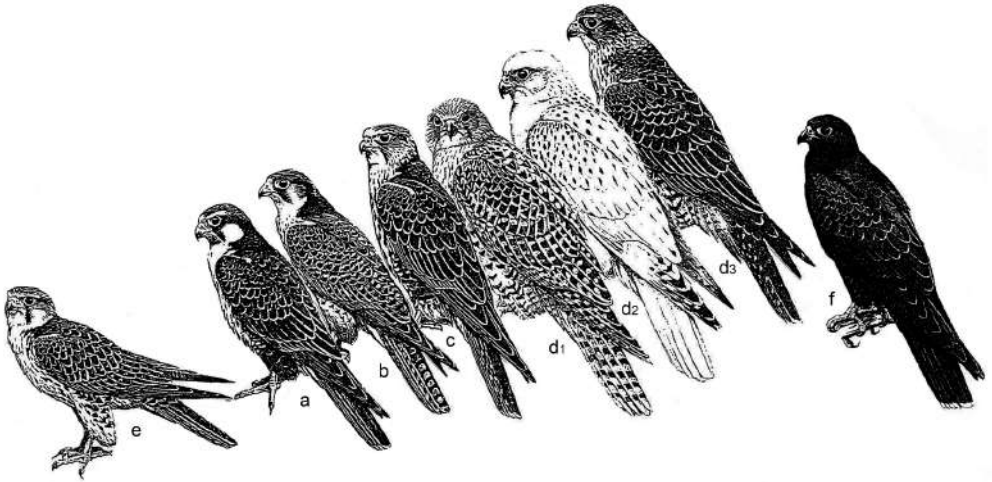
Für die zweite Möglichkeit sprachen neben meinen funktionell orientierten Beobachtungsergebnissen nach DEL HOYO et al. (1994) auch Übereinstimmungen in der Zytogenetik und in Lautäußerungen zwischen Wander- und Präriefalken (*Falco mexicanus*). Letzterer war als Angehöriger der Hierofalken geführt worden, und KLEINSCHMIDT (1934) sah in ihm einen kleinen „Würgfalken“ (synonym Sakerfalke), der einst über die Beringstraße nach Nordamerika eingewandert sei.

Dazu referierte ich auf der Weltkonferenz über Greifvögel und Eulen 1992 in Berlin (BAUMGART 1992/93). Im weiteren Konferenzverlauf unterbreitete dann A. HELBIG (siehe SEIBOLD et al. 1993) erste Untersuchungsergebnisse zur Phylogenie der Falconidae aufgrund molekularer Daten, die zugleich ihre systematische Neuordnung einleiteten, mit der Aufsehen erregenden Feststellung, dass Prärie- und Sakerfalke nicht unmittelbar verwandt sind. Damit war die Formenkreis-Problematik im molekularen Zeitalter angekommen.

Doch auch für andere Formenkreise ließ sich eine Monophylie nicht immer bestätigen. Das soll in der Betrachtung der drei hier behandelten Formenkreise unter Berücksichtigung molekularer Daten eingehender erörtert werden.

## Der Formenkreis „Falco Hierofalco“ (Kleinschmidt, 1901)

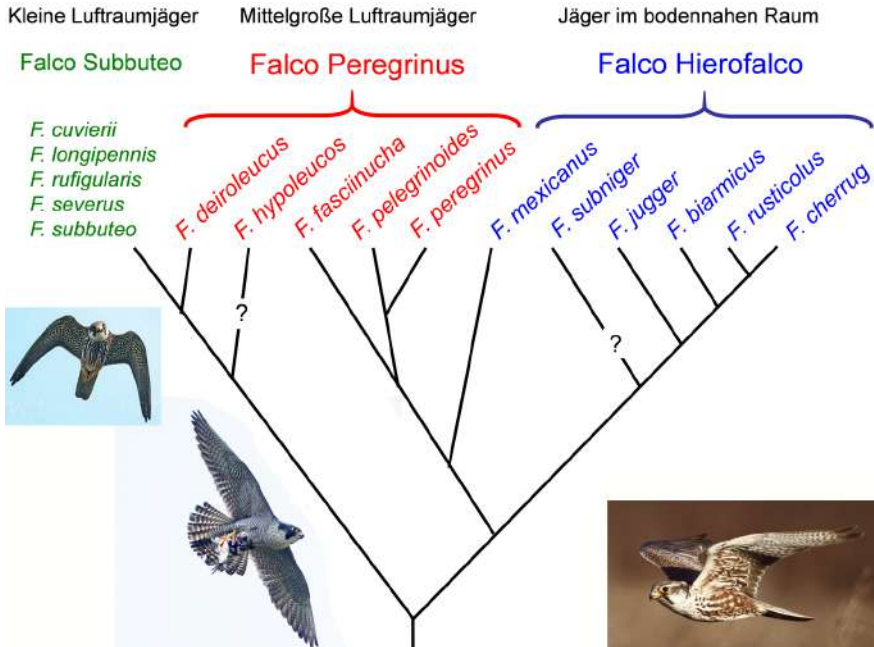
Dieser Formenkreis (Abb. 2) umfasst nach KLEINSCHMIDT die folgenden nahezu weltweit verbreiteten, phänotypisch einander sehr ähnlichen und gegenüber dem Wanderfalken langschwänzigen Jagdfalken, für die er den Begriff Hierofalken nutzte: Gerfalke (*Falco gyrfalco* = *rusticolus*) – circumpolar, Altaifalke (*F. altaicus*) – Altai, Sakerfalke (*F. cherrug*) – Zentralasien bis Donau, Präriefalke (*F. mexicanus*) – Nordamerika, Laggarfalke (*F. jugger*) – Indien, Lannerfalke (*F. biarmicus*) – Afrika, Mittelmeer und (mit Fragezeichen versehen) den Rußfalken (*F. subniger*) – Australien. Eine enge verwandtschaftliche Bindung besteht nur zwischen den altweltlichen Hierofalken. Der Präriefalke gehört nicht dazu (s. o.), und für den Rußfalken ist dies weiterhin ungeklärt (Abb. 3). Der Altaifalke, den KLEINSCHMIDT im Rahmen seiner Formenkreis-Lehre als wichtiges „Bindeglied“ zwischen Ger- und Sakerfalke ansah, erwies sich



**Abb. 2.** Der Formenkreis Falco Hierofalco umfasst folgende Großfalken; (a) Laggar – *Falco jugger*, (b) Lanner – *F. biarmicus*, (c) Saker – *F. cherrug* und (d) Gerfalke – *F. rusticolus* (d1: graue, d2: helle, d3: dunkle Morphe) sowie den (e) Präriefalken – *F. mexicanus* und den (f) Rußfalken – *F. subniger*. Vier oder fünf Arten bilden eine monophyletische Gruppe, während *F. mexicanus* entfernter verwandt ist. Der Formenkreis ist somit keine phyletische, sondern eine Funktional- und Leistungskategorie in Form eines konfunktionellen Artenverbundes mit übereinstimmender ökofunktioneller Position (ÖFP). Die jeweiligen Falken vertreten sich regional als Verfolgungsjäger im bodennahen Raum des offenen Geländes. Abbildungsvorlagen nach DEL HOYO et al. (1994). – *The Formenkreis Falco Hierofalco comprises the following large falcons: (a) Laggar – Falco jugger, (b) Lanner – F. biarmicus, (c) Saker – F. cherrug and (d) Gyr Falcon – F. rusticolus (d1: grey, d2: white, d3: dark morphs) as well as the (e) Prairie Falcon – F. mexicanus and the (f) Black Falcon – F. subniger. Four or five species form a monophyletic group, whereas F. mexicanus is more distantly related. The Formenkreis is thus not a phyletic grouping but a functional and performance category in the sense of a con-functional species complex with a congruent eco-functional position (EFP). The falcons in this group represent regional alternatives of near-ground pursuit hunters in open terrain. Original images after DEL HOYO et al. (1994).*

lediglich als dunkle Morphe des Sakerfalken und verliert so seine Eigenständigkeit im Formenkreis-Rahmen. Taxonomisch geht er heute in der östlichen Unterart des Sakerfalken *F. cherrug milvipes* auf.

Diese als Morphospezies gut unterscheidbaren Hierofalken zeigen alle das für den Sakerfalken typische Grundleistungspotential: sehr schnell und ausdauernd mit hoher Beschleunigung und Wendigkeit (s. o.). Meine Freiland-Beobachtungen an all diesen Arten offenbarten darüber hinaus, dass sie – wie bei Saker- und Lannerfalken – noch weiteren innerartlichen Funktional- und Leistungsdifferenzierungen unterliegen (BAUMGART 1998b, 2014), die jedoch nur unterartliche Aufspaltungen rechtfertigen. Als letzter Art begegnete ich dem Laggarfalken Ende Oktober 2015 bei Jaisalmer am Rande der Wüste Thar (Indien). Sie zeigten im betont horizontal ausge-



**Abb. 3.** Verwandtschaftsdiagramm der Großfalken und kleiner Falken um den Baumfalken (*F. subbuteo*), in Anlehnung an CADE (1982) und DEL HOYO et al. (1994) sowie aufgrund von Sequenzdaten nach WINK et al. (1998), WINK & SAUER-GÜRTH (2004) und WHITE et al. (2013). – *Phylogenetic diagram of large and small falcons of the Falco subbuteo-group based on CADE (1982) and DEL HOYO et al. (1994) and on sequence data by WINK et al. (1998), WINK & SAUER-GÜRTH (2004) and WHITE et al. (2013).*

richteten Jagdflug als „Niederungsfalken“ gegenüber dem Lannerfalken ein geringer ausgeprägtes Steigvermögen und damit auch eine verminderte „Gebirgstauglichkeit“. Damit lässt sich auch unter Berücksichtigung anderer Merkmalskategorien die heute praktizierte artliche Trennung beider Falken zusätzlich bestätigen.

Auf molekularem Niveau ergab sich Folgendes: Innerhalb der Hierofalken bewegt sich die genetische Divergenz zwischen Saker- und Gerfalken um 0,2-0,3% (HELBIG 2000). Zwischen Lanner- und Gerfalken ist sie geringfügig höher. In der control region (CR) – dem variabelsten Abschnitt der mitochondrialen DNA-Moleküle – erreichten die Divergenzen zwischen den vier altweltlichen Hierofalken nach NITTINGER et al. (2005) 0,2-1,9%. Alle diese Falken weisen Haplotypen der anderen Arten auf, was als Ergebnis früherer Hybridisierungen gewertet wird. Gegenüber dem Präriefalken liegen die Divergenzen mit 3,6-5,1% dagegen deutlich höher. Die Datenlage für den Rußfalken ist noch unklar.

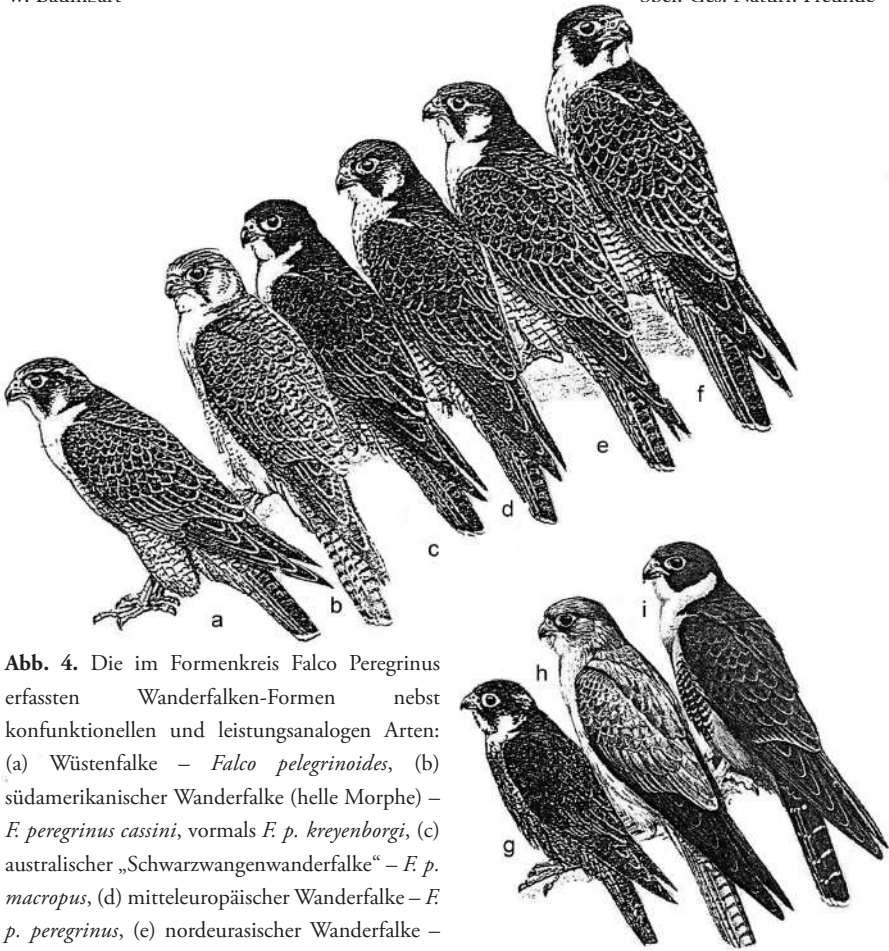
## Der Formenkreis „*Falco Peregrinus*“ (Kleinschmidt, 1901)

Während Hierofalken nach Gefiedermerkmalen klar unterscheidbare Morphospezies bilden, sind sich die weltweit verbreiteten Wanderfalken darin sehr ähnlich (Abb. 4). Sie gelten daher zumeist als Unterarten einer Art, nahe verwandt mit Rotbrust- und Taitafalke. Den proportionsanalogen australischen Silberfalken (*F. hypoleucos*) berücksichtigte KLEINSCHMIDT wohl deshalb nicht, weil er offenbar verwandtschaftlich nicht dazu gehörte. Zum Formenkreis „*Falco Peregrinus*“ zählte er daher nur: Wanderfalke (*F. peregrinus*) – Nordhalbkugel, Wüstenfalke (*F. pelegrioides*) – Sahara bis Mongolei, Kleinschmidtfalke (*F. kreyenborgi*) – Süd-Chile, Rotbrustfalke (*F. deiroleucus*) – Brasilien und Taitafalke (*F. fasciinucha*) – Ost-Afrika. Doch auch der Silberfalke Inneraustraliens gehört aus meiner Sicht aufgrund seiner ökofunktionellen Positionierung dazu (s. u.). Unerwähnt blieben auch die Wanderfalken anderer Kontinente bzw. Subkontinente. Der als Vertreter der Wanderfalken in Südamerika (Süd-Chile) aufgeführte *F. kreyenborgi* erwies sich letztlich als helle Morphe des südamerikanischen Wanderfalken *F. peregrinus cassini* und damit synonym (ELLIS & GARAT 1983).

Im Peregrinus-Komplex liegen die genetischen Distanzen zwischen den Unterarten unter 0,6 % und variieren innerhalb derselben zwischen 0,01 und 0,8 % (WINK et al. 1998). Aufgrund dieser Einheitlichkeit bewerten viele Systematiker nach wie vor auch Wander- und Wüstenfalken (*Falco peregrinus* bzw. *F. pelegrioides*) als Unterarten einer Art. Die Situation zwischen den anderen Wanderfalken-Formen gestaltet sich offenbar differenziert (WINK 2006). Wie schon bei den Hierofalken lassen sich auch hier mehrere Haplotypen-Gruppen ausmachen, die Hinweise auf Vermischungen liefern und zu Mutmaßungen über Evolutionsabläufe anregen. Für den Taitafalken *F. fasciinucha* bezeichnende Haplotypen finden sich auch in der Peregrinus-Klade, was für eine engere Verwandtschaft spricht (WHITE et al. 2013). *Falco deiroleucus* und *F. hypoleucos* gehören dagegen offenbar nicht zur engeren Verwandtschaft von *F. peregrinus*, was aber nur für Erstgenannten als Vertreter der Hobby-Gruppe belegt ist (WINK & SAUER-GÜRTH 2004).

Bei den Beobachtungen der meisten dieser Falken vor Ort (BAUMGART 2014) zeichnete sich jedoch ab, dass den dabei erkennbaren Funktional- und Leistungsdifferenzierungen – analog zu den Hierofalken – durchaus taxonomische Relevanz zukommen und den Status einiger Wanderfalken-Formen als parapatrische Arten stützen könnte (s. u.). Zwar zeigten alle den für „Wanderfalken“ typischen extrem schnellen und ausdauernden Jagdflug mit geringer, die Nutzung der Fallbeschleunigung erfordernder Eigenbeschleunigung und eingeschränkter Wendigkeit, doch je nach den Terrain-Strukturen unter dem freien Luftraum waren Vertikal- und Horizontaljäger zu unterscheiden.

Der Silberfalke (*F. hypoleucos*) agiert als Verfolgungsjäger im freien Luftraum wie *F. pelegrioides*, was seine Zuordnung zum Formenkreis *Falco Peregrinus* auf ökofunk-



**Abb. 4.** Die im Formenkreis *Falco Peregrinus* erfassten Wanderfalken-Formen nebst konfunktionellen und leistungsanalogen Arten: (a) Wüstenfalken – *Falco peregrinoides*, (b) südamerikanischer Wanderfalken (helle Morphe) – *F. peregrinus cassini*, vormals *F. p. kreyenborgi*, (c) australischer „Schwarzwangenvanderfalken“ – *F. p. macropus*, (d) mitteleuropäischer Wanderfalken – *F. p. peregrinus*, (e) nordeurasischer Wanderfalken – *F. p. calidus* und (f) Aleuten-Wanderfalken (Pealsfalken) – *F. peregrinus pealei*. Die folgenden drei

sind selbständige Arten, die z.T. konvergent entstanden und konfunktionell korreliert regional an die Stelle von Wanderfalken als Verfolgungsjäger im freien Luftraum treten: (g) der südafrikanische Taitafalken – *F. fasciinucha*, (h) der ursprünglich nicht zu diesem Formenkreis gezählte australische Silberfalken – *F. hypoleucos* und (i) der süd- und mittelamerikanischen Rotbrustfalken – *F. deiroleucus*. Abbildungsvorlagen nach DEL HOYO et al. (1994). – *The Formenkreis Falco Peregrinus comprises the following peregrine forms and three additional con-functional and performance-analogous species: (a) Barbary Falcon – Falco peregrinoides, (b) light morph of South American Peregrine Falcon – F. peregrinus cassini, formerly F. peregrinus kreyenborgi, (c) Australian Peregrine Falcon – F. p. macropus, (d) Central European Peregrine Falcon – F. p. peregrinus, (e) Northern Eurasian Peregrine Falcon – F. p. calidus and (f) East Pacific Peregrine (Peals Falcon) – F. peregrinus pealei. The following three are separate species that in part evolved convergently and replace Peregrine falcons con-functionally as pursuit hunters in free air space: (g) the South African Taita Falcon – F. fasciinucha, (h) the Australian Grey Falcon, originally not included in this Formenkreis – F. hypoleucos and (i) the South and Central American Orange-breasted Falcon – F. deiroleucus. Original images after DEL HOYO et al. (1994).*

tioneller Grundlage rechtfertigen könnte (BAUMGART & HOLLANDS 1995). Mangels engster Verwandtschaft zu *F. peregrinus* kann der Silberfalke als endemischer australischer „Wüstenfalke“ sogar syntop neben *F. peregrinus macropus* auftreten. Das scheint für *F. peregrinus* und *F. pelegrinoides* wegen ihrer sehr engen Verwandtschaft ausgeschlossen zu sein. Der Rotbrustfalke (*F. deiroleucus*) ist ein ausgesprochener Vertikaljäger, der vornehmlich aus dem Ansitz in den Vorbergen der Anden und in gegliederten Urwaldgebieten Mittel- und Südamerikas agiert. Das ermöglicht auch ihm ein teilweise sympatrisches Vorkommen mit dem nicht engst verwandten Wanderfalken. Vergleichbar gestaltet sich das auch zwischen Wander- und Taitafalken (*F. fasciinucha*), der in ähnlicher Weise vom Ansitz aus überhöhten Positionen anjagt. Gegenüber dem südafrikanischen Wanderfalken erbeutet er bei sympatrischem Vorkommen kleinere Vögel und brütet zeitversetzt etwa um einen Monat später (SPEER 2004).

## Der Formenkreis „Praedator Palumbarius“ (Kleinschmidt, 1917)

Auch wenn KLEINSCHMIDT das noch nicht belegen konnte, zeichnet sich heute ab, dass es weltweit nahezu überall unserem Habicht (*Accipiter gentilis*) in Größe und Jagdweise vergleichbare, konfunktionell agierende „Habichte“ gibt. Ursprünglich umfasste dieser Formenkreis folgende Arten: Habicht (*A. gentilis*) – Nordhalbkugel, Madagaskarhabicht (*A. henstii*) – Madagaskar, Mohrenhabicht (*A. melanoleucus*) – Afrika, Meyershabicht (*A. meyerianus*) – Südsee und Graubauchhabicht (*A. polio-gaster*, vormals *A. pectoralis*) – Süd-Amerika. Nach eigenen Beobachtungen in Thailand und Australien gehören ökofunktionell noch der Schopfhabicht (*A. trivirgatus*) – Indien bis Südsee und der Bänderhabicht (*A. fasciatus*) – Australien dazu (Abb. 5).

Über die Verwandtschaftsbeziehungen besteht noch keine abschließende Klarheit. Molekulardaten belegen eine nahe Verwandtschaft zwischen Habicht, Madagaskar- und Mohrenhabicht. Graubauch- und Bänderhabicht weisen eine andere Einbindung auf, wobei Letztgenannter von den anderen recht isoliert dasteht und sogar enger mit dem australischen Sydneysperber (*A. cirrhocephalus*) verwandt sein könnte (WINK & SAUER-GÜRTH 2004, KOCUM 2006). Über den Schopf- und Meyershabicht ist mir nichts Entsprechendes bekannt. Bei Erstgenanntem fiel mir jedoch ein senkrechter Kehlstrich auf, den sonst vor allem Kurzfangsperber (*A. brevipes*) aufweisen. Die Verwandtschaftsbeziehungen gestalten sich folglich auch in diesem Formenkreis differenziert, und nicht immer scheint Konspezifität vorzuliegen.

Die Jagdweise dieser Habichte kann trotz weitgehender Proportionsanalogie beachtlich variieren. In meiner Jugend kannte ich den Habicht vor allem als überraschend aus dem Hinterhalt agierenden „Startfluggreifer“, der mit hoher Beschleunigung über kurze Entfernungen anjagt. Doch ab den 1970er Jahren fielen mir vor allem in Berlin Habichte bei der Jagd auf Stadtauben auf, die aus dem hohen Pirsch- und Anwarte-

flug heraus zustießen. Diesen Jagdstil verzeichnete ich auch beim Graubauchhabicht (*A. poliogaster*) in Brasilien (Iguazu) und dem Schopfhabicht (*A. trivirgatus*) in Thailand, die über geschlossenen Urwaldbeständen fliegend Beute auszumachen versuchten, nach der sie dann stießen. Bänderhabichte (*A. fasciatus*) sah ich wiederum in nur spärlich, gerade noch zu 10-15 % mit Großvegetation bestandenen Bereichen Inneraustraliens vor allem bei horizontal ausgerichteten Jagdflügen in beachtlicher Schnelligkeit sowie zugleich extremer Beschleunigung und Wendigkeit über nur kurze Distanzen agieren. Morphologisch schlägt sich das – wie bei allen anderen hier betrachteten „Habichten“ – in ihren relativ kurzen, breiten und abgerundeten Flügeln sowie dem langen, Manövrierfähigkeit vermittelnden Schwanz nieder.

## Formenkreise als Funktional- und Leistungskategorien

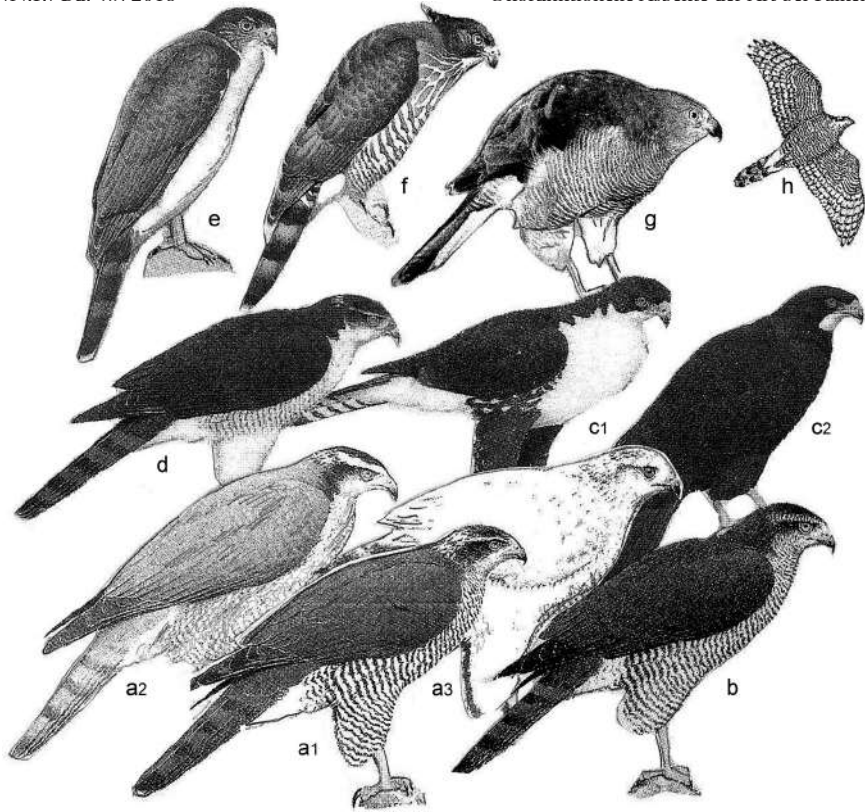
Obwohl typologisch konzipiert, gilt der Formenkreis üblicherweise noch heute als früher superspezifischer Begriff (ECK 1978), der durch adaptive Radiation entstandene, sich geographisch vertretende Arten einschließt. Seit aber nun zu Beginn der 1990er Jahre durch molekulare Methoden zweifelsfrei belegbar wurde, dass Formenkreise auch paraphyletisch sein können, galt es einen neuen Systembezug für Formenkreise und ihre Entstehung zu finden. Dabei rückten die bereits ermittelten Funktional- und Leistungskriterien (siehe obige Betrachtungen zu den Jagdleistungsbefähigungen) in den Fokus der Betrachtungen, und es zeigte sich, dass alle in einem Formenkreis erfassten Arten auf Grund der ermittelten analogen Körperproportionen auch das gleiche Grundleistungspotential aufwiesen.

1) Danach kann *zentrifugal* die von einer Stammart ausgehende adaptive Radiation (Ausfächerung) zur Entstehung weiterer, sich geographisch vertretender Arten führen. Das ist sowohl bei altweltlichen Hierofalken (Lanner-, Saker-, Ger- und Laggarfalke) als auch bei Wander- und Wüstenfalken der Fall, die dann zugleich als Superspezies erfassbar werden.

2) Doch ebenso können *zentripetal* untereinander nicht unmittelbar verwandte Arten – meist regional verteilt – die gleiche ÖFP einnehmen und sich durch konvergente, konfunktionelle Anpassung phänotypisch teilweise so ähnlich werden wie etwa Saker- und Präriefalke. Das trifft auch für den analog proportionierten dunklen australischen Rußfalken zu.

Damit stellen sich Formenkreise primär als Funktional- und Leistungskategorien ohne Bezug zur phylogenetisch (evolutionshistorisch) bestimmten Systematik dar. In Verknennung dessen kam es vielfach zu systematischen Irritationen (BAUMGART 2000b, 2001). Formenkreise werden damit zu Elementen eines zweiten, eigenständigen artlichen Ordnungssystems auf der Grundlage ökofunktioneller Positionen. Diese manifestieren sich im Populationsrahmen in einer hohen phänotypischen Merkmals-Stabilität mit äußerst geringer Variationsbreite von meist nicht mehr als  $\pm 3\%$  (ECK 2001).





**Abb. 5.** Der Formenkreis *Prædator Palumbarius* schließt folgende Arten ein: (a) Habicht – *Accipiter gentilis*; abgebildet sind die (a1) Nominatform *A. g. gentilis* der Paläarktis, (a2) *A. g. atricapillus* der Nearktis und (a3) der sibirische *A. g. albidus*, (b) Madagaskarhabicht – *A. henstii*, (c) afrikanischer Mohrenhabicht – *A. melanoleucus* mit normaler (c1) und melanistischer Morphe (c2), (d) Meyerhabicht – *A. meyerianus* der Südsee, neben der abgebildeten normalen Morphe gibt es auch eine melanistische Morphe, (e) Graubauchhabicht – *A. poliogaster* (vormals *pectoralis*) Südamerikas. Aus ökofunktioneller Sicht wären noch (f) Schopfhabicht – *A. trivirgatus* (Indien bis Südsee) und (g) Bänderhabicht – *A. fasciatus* (Australien) aufzunehmen. Alle diese Habichte sind wie *A. gentilis* (h) Verfolgungsjäger im bodennahen Raum des gedeckten Geländes mit relativ kurzen, abgerundeten, eine hohe Beschleunigung vermittelnden Flügeln und einem langen, die Wendigkeit fördernden Schwanz. Abbildungsvorlagen nach DEL HOYO et al. (1994). – *The Formenkreis Predator Palumbarius includes the following species: (a) Goshawk – Accipiter gentilis, shown are the (a1) nominate A. g. gentilis of the Palearctic, (a2) A. g. atricapillus of the Nearctic and (a3) A. g. albidus from Siberia, (b) Henst's Goshawk – A. henstii of Madagascar, (c) Great Sparrowhawk – A. melanoleucus of Africa with normal (c1) and melanic morphs (c2), (d) Meyer's Goshawk – A. meyerianus of the South Seas, besides of the depicted normal morph, there is also a melanic morph, (e) Grey-bellied Goshawk – A. poliogaster (formerly pectoralis) of South America. Using eco-functional criteria, to be included are also the (f) Crested Goshawk – A. trivirgatus (India to South Seas) and the (g) Brown Goshawk – A. fasciatus (Australia). Like A. gentilis (h), all these hawks are pursuit hunters at ground level and possess relatively short, rounded wings that mediate high acceleration, and a long tail, promoting maneuverability. Original images after DEL HOYO et al. (1994).*

## Zur Realität des Typs

Aus der Sicht der idealistischen Morphologie und Naturphilosophie, deren Grundstein schon in der Antike mit PLATONS „Ideenlehre“ gelegt wurde (JAHN et al. 1982), ging man bei Organismen von der Existenz unveränderlicher Typen aus. Das stand den Auffassungen von der Veränderlichkeit der Arten im Sinne DARWINS geradezu diametral entgegen (MAYR 1998a). Damit wurde auch der typologisch angelegte Formenkreis-Begriff, der zudem auch kreationistisches Denken induzierte, fragwürdig. Was an Arten veränderlich und was konstant ist beschäftigt uns bis heute. „Typologen“ verwiesen darauf, dass die Konstanz auf typologischen (wesentlichen) Merkmalen beruhe, Veränderlichkeit aber nur nicht-typologische (unwesentliche) Merkmale betreffe, ohne sie jedoch benennen zu können (HAFFER 1997, BAUMGART 1997b, 1998b, 2000b).

Betrachtet man unter diesem Aspekt jene das Grundleistungspotential der in Formenkreisen erfassten Funktional- und Flugleistungsmerkmale aktiver Verfolgungsjäger, nämlich Ausdauer, Geschwindigkeit, Beschleunigungsvermögen und Wendigkeit, so offenbart sich, dass sie untereinander einer systemischen Einbindung unterliegen. So sinkt beispielsweise mit sich erhöhender Geschwindigkeit die Wendigkeit, die ihrerseits wiederum mit steigendem Eigenbeschleunigungsvermögen zunimmt. Auch das Gewicht hat maßgeblichen Einfluss. Je schwerer ein Greifvogel ist, umso geringer sind seine Ausdauer, die kurzzeitig erreichbare Geschwindigkeit im Aktivflug, seine Eigenbeschleunigung und seine Wendigkeit.

Ändert sich eines dieser als „typologisch“ identifizierbaren Merkmale, so ändert sich – folgt man KROHS & TOEPFER (2005) – zugleich das ganze System. Diese Systeme existieren daher nur im Rahmen fest umrissener Konstellationen unter Betonung eines oder weniger dominanter Merkmale. Ihre Optimierung führt zu einer hohen phänotypischen Merkmals-Stabilität (s. o.), die sich als qualitative Typisierung manifestiert und eine Selbstabgrenzung sowie Selbstkategorisierung zur Folge hat. Ein Wandel des Grundleistungspotentials erfolgt stets durch alternative Leistungs-optimierung, zumeist mehr oder weniger sprunghaft. Nicht-typologische Merkmale unterliegen keiner Systemeinbindung und sind daher auch graduell relativ frei veränderlich. Auf ihnen beruht die teilweise hochgradige innerartliche Variabilität in der Gefiederfärbung (in Relation zur Terrainfärbung) und -zeichnung (mit signalwirksamen Merkmalen je nach Sozialverhalten), Gefiederkonsistenz (Härte und Feuchtigkeitsabweisung) oder dem Bau von Schnäbeln und Fängen (in Abhängigkeit vom Beutespektrum).

Daraus leitet sich folgende Definition für Tiere ab (siehe BAUMGART 2000b):  
 Typen im Sinne von Phänotypen sind Ausdruck der morphologischen Manifestation eines effektivitätsbezogenen und komplex optimierten lokomotorischen Grundleistungspotentials von Modulcharakter. Sie reflektieren so in morphologischer Form ökofunktionelle Bedingungen und Leistungsanforderungen. Mit dem Hinweis auf den Modulcharakter wird die Eigenständigkeit der Lokomotorik umrissen. Nach McLAUGHLIN (2005) beinhaltet der Typusbegriff selbst eine technische Normativität.

Wenn nach Meinung führender Evolutionsbiologen (vgl. MAYR 1998a) Typen schon deshalb nicht existieren können, weil sie in ihrer Konstanz das Ende der Evolution markieren würden, kann dem unter Hinweis auf die ihnen zugrundeliegenden Optimierungsprozesse widersprochen werden. Denn im Falle der Umkehr oder Umorientierung führen diese zur Auflösung eines Typs. Dazu kommt es, wenn ein Typ in mehrere Untertypen aufgespalten wird (etwa im Falle der paläarktischen Hierofalken), die ökofunktionelle Position gewechselt wird (was beim Übergang von Hiero- in Wanderfalken abließ) oder eine Universalisierung erfolgt, zu der es bei Inseln besiedelnden Arten (wie etwa bei dem Maorifalken – *Falco novaeseelandiae*) kam. Dessen große Weibchen nehmen zugleich die ÖFPs von Habicht und Großfalken ein, während die kleinen Männchen wie Sperber und Merline agieren (Fox 1977).

## Zur Selbstabgrenzung im Ökofunktionalbereich – die Instabilitäts- bzw. Ineffektivitätslücke

Als Qualitäten im Sinne der Dialektik müssen Arten auch der Selbstabgrenzung unterliegen. Solche Grenzen, deren Wirkung vor allem bei der Reproduktionsisolation untersucht worden sind, zeigen sich auch im ökofunktionellen Bereich. Die so ermittelbaren Grenzziehungen zeigen, dass sich Arealgrenzen von Großfalken zugleich als Leistungsgrenzen darstellen. Besonderes Interesse verdient dabei die auch morphologisch als Lücke erfassbare Abgrenzung zwischen Wander- und Hierofalken. Bei Hierofalken liegt die Schwanzlänge über, bei Wanderfalken stets unter 50 % der Flügellänge (vgl. BAUMGART 1991).

Im Funktional- und Leistungsbereich manifestiert sich diese Lücke zwischen Hiero- und Wanderfalken in Form einer Ineffektivitäts- und Instabilitätslücke im Höhenbereich zwischen 50-100 m, durch die sie als eigenständige Leistungseinheiten und Jagdraumbindungen in unterschiedlichen ÖFPs übergangslos voneinander getrennt sind. Im darunter liegenden Bereich sind Wanderfalken gemäßiger Breiten als extrem schnelle Luftraumjäger aufgrund von Wendigkeitsdefiziten ineffektiv. Eben solches gilt für Saker- und andere Hierofalken als Jäger des bodennahen Raumes wegen zu geringer Fluggeschwindigkeit im darüber liegenden Bereich (entsprechend bei Habichten). Beide könnten zwar auf selektiver Grundlage in den jeweilig anderen Jagdraum wechseln, verlören dabei aber alternativ die Effektivität im bisherigen.

Die so durch alternative Leistungsoptimierung bedingte Ineffektivitäts- und Instabilitätslücke lässt sich auch am Beispiel der Milane (*Milvus*) bezogen auf ihr unterschiedliches Beutetransportvermögen gut darstellen. Sie erlangt im Prozess der Speziation und Erhaltung der artlichen Integrität entscheidende Bedeutung (siehe BAUMGART 1978, 1998b, 2004, 2014).

Bei Hierofalken erlangen zudem horizontal erwachsende Leistungsgrenzen als Arealgrenzen maßgebliche Bedeutung. Steppenbewohnenden Sakerfalken setzt der nördliche Waldgürtel Barrieren. Wo Steppen im Süden in Wüsten übergehen, werden

Kleinsäuger meist hitzebedingt nachtaktiv, was diesen Falken die Existenzgrundlage entzieht. Dann tritt oft der Lannerfalke als Vogel- und auch Echsenjäger an ihre Stelle. Und innerhalb ihres Areals fehlen sie auch dort, wo die Höhe der Bodenvegetation 20-30 cm übersteigt und sie Kleinsäuger nicht im Überfliegen mitreißen können. Hier nehmen dann große Freilandbussarde wie Adler- oder Hochlandbussard (*Buteo rufinus* bzw. *B. hemilasius*) ihren Platz ein.

Wanderfalken können als Luftraumjäger an sich überall vorkommen, sofern ein ausreichendes Beuteangebot vorliegt. Doch die Nutzung der Fallbeschleunigung erfordert für vertikal zustoßende Falken der gemäßigten Breiten eine über 100 m liegende Flughöhe. Der nördliche Waldgürtel wird – im Gegensatz zum Saker – für sie teilweise sogar zur jagdbegünstigenden Struktur, denn eine Reihe von Vögeln wie Haustauben, Limikolen, Möwen u. a. scheuen den Wald und suchen in diesem bei Angriffen des Falken keinen Schutz. Sie bleiben daher für ihn beim Überflug geschlossener Waldflächen länger bejagdbar. Bei den im Jagdflug mehr horizontal orientierten Wüsten- und Tundra-Wanderfalken stellt sich das etwas anders dar (s. o.).

Habichte sind als wenig ausdauernde Überraschungsjäger mit einer maximalen Jagdfluggeschwindigkeit von kaum mehr als 100 km/h dagegen an Deckung bietende Großvegetationsbereiche gebunden. In der Paläarktis gehen sie über den nördlichen Waldgürtel nicht hinaus (BAUMGART 2015).

Die Ermittlung von Leistungsgrenzen zwischen artlichen Leistungseinheiten und ökofunktionellen Positionierungen, die sich auch maßgeblich auf den Verlauf von Arealgrenzen auswirken, bieten zugleich einen neuen Ansatz zur Erklärung evolutiver Prozesse im Ökofunktionalbereich.

## Die Besonderheiten von Artenbildungs-Prozessen im Funktionalbereich

Die Aufklärung von Artenbildungsprozessen (Speziationen) im Ökofunktionalbereich, die vor allem von einem qualitativen Wandel im artlichen Grundleistungspotential zur Ressourcen-Erschließung bei anfangs zumeist geringgradigen genetischen Differenzierungen und wenig auffälligen morphologischen Veränderungen ausgehen, bietet für Falken weiterführende Lösungsansätze. Gegenüber der ihr Grundleistungspotential im bisherigen Areal nicht verändernden Schwesterart kommt es zur alternativen Leistungsoptimierung. Dazu bedarf es der geographischen Separation.

Die räumliche Trennung kann zwar auch Folge eines Zufallsgeschehens sein. Doch meist tritt sie ein, wenn – in Anlehnung an entsprechende Darlegungen von ELTON (1958) zur Erklärung von Arealerweiterungen und Neuansiedlungen – präadaptierte Individuen dem „Sog“ ungenutzter Ressourcen folgend die für die Art nach wie vor als Leistungsgrenze wirkende bisherige Arealgrenze aktiv überschreiten und sich im neu besetzten Areal den veränderten Bedingungen entsprechen anders differenzieren

bzw. leistungsmäßig profilieren. Damit offenbart die Speziation auf funktioneller Grundlage eine Prozess-Dynamik mit eher sprunghaftem statt graduellem Ablauf. Die von mir dazu entwickelten Modellvorstellungen (BAUMGART 1980, 1992) basieren wie folgt auf einem in vier Stufen ablaufenden divergierenden Evolutionsgeschehen (Cladogenese):

- 1) Die für neue Bedingungen der Ressourcen-Erschließung außerhalb des Areals leistungsmäßig am besten präadaptierten Individuen können – angezogen von diesem „Sog“ – die als Arealgrenze fixierte Leistungsgrenze überwinden und sich unter den neuen Bedingungen in meist begrenzter Zahl ansiedeln.
- 2) Derart aktiv separiert bleiben die in übereinstimmender Form alternativ leistungsprofilierten Individuen unter sich, was zu assortativen Verpaarungen und einer schnellen Kumulation und Optimierung der hier erforderlichen, veränderten Leistungsmerkmale führt.
- 3) Rückverpaarungen mit Individuen der Ausgangspopulation führen zu leistungsintermediären Nachkommen, die – in keiner der beiden Richtungen optimiert – in die Ineffektivitäts- und Instabilitäts-Lücke fallen und somit eher der Selektion unterliegen. Das führt zur fortschreitenden Abgrenzung in getrennten Arealen.
- 4) Bei sekundärer Überlappung der Areale beider Arten bedarf es zur Aufrechterhaltung ihrer ökologischen Trennung noch isolierender Faktoren, welche Rückverpaarungen einschränken. Oft werden hier abgewandelte Signalstrukturen – nach Änderung entsprechender Präferenzen – wirksam.

Parapatrische Arten (s. u.) durchlaufen diesen Prozess nur bis zur dritten Stufe, und eine Ausbildung von isolierend wirkenden Partnererkennungsmechanismen unterbleibt zumeist.

Dieser Ablauf wurde für die Speziation des Schreiadlers (*Aquila pomarina*) konzipiert (BAUMGART 1980), der sich als Fernzieher vom Schelladler (*A. clanga*) absetzte und durch Entwicklung eines obligaten Kainismus nur einen Jungvogel aufzieht, dem dann die erforderliche Kondition für den Flug zu Winterquartieren in Südafrika „angefüttert“ wird.

Für die hier betrachteten Arten bzw. Artengruppen ergeben sich folgende konkreten Speziations-Abläufe:

- Entsprechend voradaptierte Hierofalken (zu denken wäre an dem Lanner ähnliche Formen) setzen sich durch alternative Leistungsoptimierung und eine enorme Steigerung der Jagdfluggeschwindigkeit von an den bodennahen Raum gebundenen Stammformen ab. Sie können so nach Überwinden der Großvegetationsgrenze – wie der Wanderfalke – als Luftraumjäger auch über Wäldern jagen. Der umgekehrte Weg erscheint gleichfalls möglich, etwa bei der Ableitung des Präriefalken von einem im weiträumigen Freiland wenig effektiven Typ des Wanderfalken. Vielleicht ist er einst beschritten worden.
- Durch Entwicklung einer überragenden Gleitflugbefähigung konnten sich Individuen vom Lebensformtyp Habicht aus dem Großvegetationsbereich lösen und als

den Weihen ähnliche Formen ins freie Gelände ohne Ansitzwarten vorrücken, wo sie durch assortative Verpaarungen weiteren artlichen Differenzierungen unterliegen. Ansätze des „Weihen-Fluges“ zeigen Kurzfangsperber während der Eidechsenjagd im Ödland und Habichte bei der Balz. Auch in diesem Fall erscheint der umgekehrte Weg möglich. Eine dereinst nach Hawaii gelangte Weihe (*Circus* sp.) drang hier in Waldbereiche vor und wurde habichtähnlich (SLIKAS 2003). Als „habichtartig“ wenig gleitflugbefähigt hätte die Weihe den etwa 4000 km vom Festland entfernten Archipel wohl nie erreicht.

Diese divergierende Form der Evolution – neuerdings oft als „Turbo-Evolution“ bezeichnet – kann offenbar sehr schnell unter klaren, durch Ressourcen bestimmten Richtungsvorgaben über wenige Tausend Generationen ablaufen. DEL HOYO et al. (1994) veranschlagen für die Entwicklung der modernen Falken lediglich einen Zeitraum von einigen zehntausend Jahren zum Ende des Pleistozäns. KIRMSE (2010) geht davon aus, dass sich in dieser relativ kurzen Zeitspanne Baum-, Eleonoren- und Schieferfalken (*Falco subbuteo*, *F. eleonora* und *F. concolor*) in Korrelation zur Herausbildung ziehender Kleinvogel-Populationen von einem standorttreuen Falken ähnlich dem afrikanischen Baumfalken (*F. cuvierii*) abgesetzt haben. Und CADE (2011) diskutiert die möglicherweise erst vor 10.000 Jahren erfolgte Spaltung in Ger- und Sakerfalken.

Die Polyfunktionalität von Strukturen und sonstiger Veranlagungen, auf die schon DOHRN (1875) und in jüngerer Zeit PAWELZIG (1985) hinwies, begünstigt offenbar diese schnellen Abläufe. Denn dadurch sind für evolutive Neuerungen vielfach kaum Zeit beanspruchende grundlegende Umstrukturierungen möglich. Und durch einen Funktionaltransfer vom horizontal ausgerichteten Verfolgungsflug zum ausdauernden Rüttelflug konnten sich einige *Falco*-Falken auch forciert als Bodenjäger etablieren (BAUMGART 2010b), wie wir es von Turm- und Rötelfalken kennen.

## Die Problematik parapatrischer Arten

Die Klassifizierung (Taxonomie) der Großfalken gestaltet sich seit jeher schwierig, weil dabei oft undifferenziert sowohl phyletische als auch funktionelle Kriterien zugrunde gelegt werden (BAUMGART 2015). Oft stützt man sich nur auf Färbungs- und Zeichnungsmerkmale. Da diese bei den geographischen Formen der Hierofalken recht unterschiedlich sind, billigt man ihnen meist Artstatus zu, den diesbezüglich recht einheitlichen Wanderfalken-Formen jedoch nur Unterartstatus. Lediglich die Wüstenfalken werden in letzter Zeit meist als *F. pelegrinoides* artlich vom Wanderfalken (*F. peregrinus*) abgegrenzt (FERGUSON-LEES & CHRISTIE 2009). Da die molekularen Divergenzen in diesen Fällen unter dem „Richtwert“ für artliche Abgrenzung von 2% liegen (s. o.), bieten sie keine wirkliche Entscheidungshilfe.

Dabei gelten sowohl Wander- und Wüstenfalken als auch Saker- und Lannerfalken als parapatrische Arten. Diese entstehen, so die Erklärungsansätze von MAYR (1967)

und HAFER (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. Aus ökofunktioneller Sicht erscheint es aber auch möglich, dass parapatrische Arten – wie im vorstehenden Abschnitt aufgezeigt – unter Beibehaltung eines gemeinsamen Grundleistungspotentials entstehen. Es kommt lediglich auf nachgeordnetem Leistungs- und Effektivitätsniveau zu qualitativen Umstellungen, die aber bei einem sympatrischen Vorkommen für eine Selbstabgrenzung nicht ausreichen würden. Eine Ausbildung isolierender Mechanismen unterbleibt (s. o.).

Parapatrische Arten (Paraspezies) sind dann keine Zwischen- oder Übergangskategorien, etwa im Sinne der bisweilen bemühten Semispezies, sondern durch Selbstabgrenzung etablierte reguläre Arten, deren leistungsmäßige Absetzung von der Ausgangsart nur bis zur dritten Stufe des oben aufgezeigten divergierenden Evolutionsgeschehens verläuft. Die Selbstabgrenzung wird damit zum maßgeblichen Kriterium qualitativer artlicher Eigenständigkeit. Daraus ergibt sich für die Taxonomie der Wander- (doch weniger der Hierofalken) teilweise eine andere Sicht. Für letztere bleibt es wie bisher bei sechs Arten, während bei Wanderfalken einigen der bisher als Unterarten geltenden Lokalformen der Rang parapatrischer Arten zugebilligt werden dürfte (BAUMGART 2014). Zugleich kann das als Bestätigung dafür gewertet werden, dass die Evolutionsabläufe im ökofunktionellen Bereich geradezu sprunghaft schnell, im Genotyp aber deutlich langsamer ablaufen und unter alleinigem Bezug auf diesen keine Aussage über den taxonomischen Status zulassen. Genetische Divergenzen ermöglichen daher offenbar vielfach nur ein Urteil darüber, wie lange artliche Umprofilierungen im ökofunktionellen Bereich nach den Regulativen der „Molekularen Uhr“ (WILSON et al. 1987) zurückliegen.

## Der duale Charakter artlicher Realität

Am Beispiel der Großfalken offenbart sich zugleich, dass Arten im ökofunktionellen Bereich leistungs- und effektivitätsbezogen Gesetzmäßigkeiten unterliegen, die mit rein genetisch orientierten Bewertungsmaßstäben nicht erfassbar sind. Das legt eine weitgehende Unabhängigkeit zwischen dem ökofunktionellen und genetisch-evolutionären Bereich nahe und spricht dafür, dass Arten einen dualen Charakter haben (BAUMGART 1997a, 1998a, 1998b, 2000b). Ihre Abgrenzung vollzieht sich folglich nicht nur auf der Grundlage genetischer Divergenzen, sondern auch durch funktionelle Inkompatibilitäten.

Die Aufarbeitung dieses Dualismus, der auch noch andere Fragen wie die nach dem Rang supraspezifischer Gruppen oder von Konspezifität und Konfunktionalität in Verbindung mit taxonomischen und ökofunktionellen Positionierungen aufwirft, erfordert ein vorurteilsfreies Herangehen. Die Integration der Genetik in unser

Evolutionsdenken war das Anliegen der zweiten darwinschen Revolution (JUNKER 2004). Die Rolle von Leistungs- und Effektivitätskriterien im ökofunktionellen Zusammenhang könnte nach meinem Dafürhalten (BAUMGART 2010a, 2015) Gegenstand einer dritten darwinschen Revolution werden und damit einen maßgeblichen Beitrag zur Lösung des nach wie vor offenen Artproblems (vgl. MAYR 1998b, HELBIG 2000) leisten.

Unter gleichberechtigter Berücksichtigung ihres ökofunktionellen und genetisch-evolutionären Kompartimentes sowie der leistungsmäßig orientierten Erschließung existenzsichernder Umweltressourcen im ÖFP-Rahmen lassen sich Arten als duale Systeme wie folgt charakterisieren (BAUMGART 1998b, 2014, 2015): *Arten sind optimierte und stabilisierte biologische Leistungs- und Effektivitätseinheiten, die evolutiv entstanden und aus eng verwandten, genetisch kompatiblen Organismen geformt den eigenständigen Erschließungsanforderungen eines Ressourcenbereichs im Rahmen ihrer ÖFP adäquat und effektiv gerecht werden und so ihre Existenz absichern. Sie unterliegen als Qualitäten im biologischen Evolutionsprozess der Selbstabgrenzung.*

Diese Definition berücksichtigt sowohl den ökofunktionellen als auch den genetisch-evolutionären Bereich artlicher Realität sowie die umweltseitige Einbindung von Arten und ihren Status in einem dialektischen Weltverständnis. Im genetisch-evolutionären Bereich sind sie Abläufe kontinuierlich und ungerichtet, im ökofunktionellen dagegen gerichtet und diskontinuierlich.

### Nachtrag

In Verbindung mit meinen obigen Ausführungen sei noch auf die mir erst nach meinem Vortrag zur Kenntnis gelangten im Wissenschaftsjournal „Nature“ durch LALAND et al. (2014) angestoßene kontroverse Diskussion: „Does evolutionary theory need a rethink?“ (Ist in der Evolutionstheorie ein Umdenken erforderlich?) verwiesen. Sie offenbart, dass man auch an anderer Stelle darüber nachzudenken beginnt, ob in unserem Evolutionsverständnis wirklich alles stimmig ist. Die gleich im Titelbereich abgedruckte Skizze von zwei konvergent im Tanganjika- bzw. Malawisee entstandenen, doch phänotypisch analog geformten und offenbar konfunktionellen Buntbarsch-Arten lässt vermuten, in welche wohl funktionell orientierte Richtung die Intuitionen der „Rethinker“ weisen. Doch klare Vorstellungen fehlen offenbar noch. Dafür werden Aussagen verschiedener Autoritäten gegenübergestellt und diskutiert. Erwähnung finden Untersuchungen an Fischen und Insekten. An Vögel wird dabei vorerst wohl kaum gedacht und wirklich Neues lässt sich nicht erkennen. Der sich abzeichnende Klärungsbedarf ist jedoch nicht allein durch Umsortierung einiger Sachbezüge zu erreichen. Auch Grundsatzfragen bedürfen der Erörterung, etwa die nach dem Einfluss der von Herbert SPENCER maßgeblich evolutionistisch geprägten Philosophie der 2. Hälfte des 19. Jh., die quantitative Veränderungen verabsolutierte und qualitative, sprunghafte Abläufe über Qualitäten negierte (BAUMGART 2015). Zum diesbezüglich aus dialektischer Sicht bestehenden Korrekturbedarf gibt es folglich offenbar auch noch keine Vorstellungen.

Hier sind wir durch die Typendiskussion in der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft in der ersten Hälfte des 20. Jh. in gewissem Vorteil, der allein schon darin besteht, zu wissen, dass sie einmal stattgefunden hat. Denn



- KLEINSCHMIDTS Formenkreise, die ja nicht nur Vögel berücksichtigten, vermögen uns – uninterpretiert – schon ansatzweise ein Verständnis von Funktional- und Leistungskategorien zu vermitteln,
- und Studien an Greifvögeln bieten durch deren relativ einfach zu erfassende lokomotorische Modellhaftigkeit gut verallgemeinerbare Vorstellungen von der Leistungsorientierung artlicher Existenz.

Wir haben in der nächsten Runde des Evolutionsdiskurses somit eine Erfolg verheißende Pole-Position. Die Erkenntnis, dass die Qualität von Arten im ökofunktionellen Bereich in ihrem Grundleistungspotential zur Ressourcen-Erschließung manifestiert ist, bildet dabei offensichtlich einen maßgeblichen Schritt zur Verifizierung der Evolutionstheorie und Lösung des Artproblems.

### **Zusammenfassung**

Über Jahrzehnte weltweit durchgeführte Freilandbeobachtungen an Großfalken (*Falco*) ermöglichen nunmehr unter zusätzlicher Einbeziehung der Habichte (*Accipiter*) eine vergleichende Bewertung der ihr Jagdverhalten bestimmenden Funktional- und Leistungsdifferenzierungen im lokomotorischen Bereich (in Ausdauer, Geschwindigkeit, Eigenbeschleunigung und Wendigkeit). In diesem Kontext erlangen Effektivitätskriterien eine entscheidende Rolle für artliche Existenz und Artenbildung. In diesem Zusammenhang kreierte neue Begriffsbilder (Ökofunktionelle Position, Alternative Leistungsoptimierung, Ineffektivitäts- und Instabilitätslücke sowie die über sie realisierte artliche Selbstabgrenzung u. a.) werden charakterisiert und interpretiert. Aus diesen Betrachtungen leiten sich auch Modellvorstellungen zur Realität von Typen und zum Zustandekommen gerichteter, diskontinuierlicher und zudem oft sehr schnell ablaufender Evolutions- und Artenbildungs-Prozesse ab. Ihre taxonomischen Konsequenzen sind vor allem für Paraspezies richtungsweisend. Unter Berücksichtigung ihres dualen Charakters und der jeweiligen Eigenständigkeit ihrer genetisch-evolutionären und ökofunktionellen Kompartimente sind Arten als optimierte und stabilisierte Leistungseinheiten, bestehend aus eng verwandten, genetisch kompatiblen Individuen zu erkennen, die gegenüber anderen Populationen der qualitativen Selbstabgrenzung unterliegen.

## Literatur

- ANDERSON, M. & NORBERG, R. A. 1981. Evolution of reversed sexual dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. *The Biological Journal of the Linnean Society* 15: 105-130.
- BAUMGART, W. 1978. Funktionelle Aspekte des Artbegriffes bei Greifvögeln. *Falke* 25: 185-202.
- 1980. Steht der Schreiadler unter Zeitdruck. *Falke* 27: 6-17.
- 1991. *Der Sakerfalke*. Neue Brehm-Bücherei. Bd. 514, 3. Aufl., Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.
- 1992. Die Arealgrenzen als Leistungsgrenzen und ihre Rolle im Artbildungsprozeß bei Vögeln (Modellvorstellungen). *Falke* 39: 294-302.

- BAUMGART, W. 1992/93. Die taxonomischen Beziehungen zwischen den Großfalken der Untergattung *Hierofalco*. *Der Falkner* 42/43: 24-31.
- 1996. Functional aspects in the taxonomy of large falcons. *Proceedings of the Specialist Workshop, Abu Dhabi (United Arab Emirates)*, 14th-16th Nov. 1995: 93-110.
- 1997a. Funktionelle Positionen und Taxonomie der Eigentlichen Falken (Gattung *Falco*). *Annalen für Ornithologie* 21: 103-129.
- 1997b. Der adaptive Charakter morphologischer Merkmale bei Greifvögeln und ihre taxonomische Relevanz. *Greifvögel und Falkneri* 1995: 54-69.
- 1998a. Kleinschmidt's Postulate und einige Aspekte funktioneller Realität der Art bei Falken (Gattung *Falco*). *Journal für Ornithologie* 139: 214.
- 1998b. Leistungsdifferenzierungen bei Greifvögeln und ihre Bedeutung für artliche Existenz und Artbildung. *Zoologische Abhandlungen des Staatlichen Museums für Tierkunde Dresden*, Suppl. 11: 125-137.
- 2000a. Kleinschmidts greifvogelkundliches Werk und seine Bedeutung für neue Entwicklungen in der Arttheorie. *Blätter aus dem Naumann-Museum* 19: 94-102.
- 2000b. Zur Realität des Typs, Otto Kleinschmidt und konzeptionelle Trugschlüsse im arttheoretischen Denken des 20. Jahrhunderts aus greifvogelkundlicher Sicht. *Greifvögel und Falkneri* 1999: 143-170.
- 2001. Reflections on Kleinschmidt's raptor work. *Falco* 18: 4-6.
- 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.
- 2007. Die Karakaras oder Geierfalken (Polyborinae) als funktionelle Vertreter von Krähenvögeln im südlichen Südamerika – nebst Anmerkungen zu anderen greifvogelkundlichen Besonderheiten dieses Subkontinents. *Greifvögel und Falkneri* 2005/2006: 174-192.
- 2008. Was macht den Präriefalken *Falco mexicanus* zum Hierofalken? *Greifvögel und Falkneri* 2007: 154-192.
- 2010a. Gedanken zum Darwin-Jahr 2009. *Greifvögel und Falkneri* 2009/2010: 23-38.
- 2010b. Grundzüge einer Funktional-Evolution der Greifvögel (Accipitriformes und Falconiformes). *Greifvögel und Falkneri* 2009/2010: 150-199.
- 2011. Im „Distanz-Verfolgungsflug“ sind 400–500 km/h für viele Wanderfalken *Falco peregrinus* Normalität. *Ornithologische Mitteilungen* 63: 208-226.
- 2014. Zur Funktional- und Leistungsdifferenzierung innerhalb der Hiero-, Wander- und Baumfalken-Gruppe – artkonzeptionelle Realitäten außerhalb des genetischen Bereichs. *Greifvögel und Falkneri* 2014: 160-214.
- 2015. *Greifvögel, Artproblem und Evolutionstheorie – ökofunktionell betrachtet*. Neumann-Neudamm, Melsungen.
- & HOLLANDS, D. 1995. Ruß- und Bleifalke (*Falco subniger* bzw. *F. hypoleucos*) – zwei wenig bekannte Falken Australiens. *Falkner* 44/45: 11-17.
- BECKER, J. J. 1987. Revision of „*Falco*“ *ramenta* Wetmore and the neogene evolution of the Falconidae. *Auk* 104: 270-276.
- BROWN, L. & AMADON, D. 1968. *Eagles, Hawks and Falcons of the World*. Feltham, Middlesex (UK).

- CADE, T. J. 1982. *The Falcons of the World*. Collins, London.
- 2011. Biological traits of the Gyrfalcon (*Falco rusticolus*) in relation to climate change. In: WATSON, R. T.; CADE, T. J.; FULLER, M.; HUNT, G. & POTAPOV, E. (eds). *Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World. Vol. I*. The Peregrine Fund, Boise, Idaho, USA: 33-44.
- DEL HOYO, J.; ELLIOT, A. & SARGATAL, J. (eds) 1994. *Handbook of the Birds of the World. Vol. 2*. New World Vultures to Guineafowl. Lynx, Barcelona.
- DOHRN, A. F. 1875. *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Funktionswechsels*. Engelmann, Leipzig.
- ECK, S. 1970. Verzeichnis der Formenkreis-Namen Otto Kleinschmidts mit Bemerkungen zur Formenkreis-Nomenklatur. *Zoologische Abhandlungen des Staatlichen Museums für Tierkunde Dresden* 31: 85-137.
- 1978. Die Entwicklung superspezifischer Begriffe in der zoologischen Taxonomie seit der Jahrhundertwende. *Biologische Rundschau* 16: 98-103.
- 2001. Otto Kleinschmidts zweite ornithologische Sammlung im Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden. *Zoologische Abhandlungen des Staatlichen Museums für Tierkunde Dresden* 51: 119-132.
- ELLIS, D. H. & GARAT, C. P. 1983. The Pallid Falcon, *Falco kreyenborgi*, is a color phase of the austral Peregrine Falcon (*Falco peregrinus cassini*). *Auk* 100: 269-271.
- ELTON, C. S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London.
- FERGUSON-LEES, J. & CHRISTIE, D. 2009. *Die Greifvögel der Welt*. Franckh-Kosmos, Stuttgart.
- FOX, N. C. 1977. *The biology of the New Zealand Falcon (Falco novaeseelandiae Gmelin 1788)*. Ph.D. dissertation, University of Canterbury.
- FRANKLIN, K. 2000. Fliegen in der Vertikalen. *Greifvögel und Falknerei* 1999: 112-119.
- HACKETT, S. J.; KIMBALL, R. T.; REDDY, S. *et al.* (15 weitere Autoren) 2008. A phylogenetic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320: 1763-1768.
- HAFFER, J. 1989. Parapatrische Vogelarten der paläarktischen Region. *Journal für Ornithologie* 130: 475-512.
- 1992. Parapatric species of birds. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, Centenary Suppl. 112A: 107-158.
- 1997. Vogelarten und ihre Entstehung: Ansichten Otto Kleinschmidts und Erwin Stresemanns. *Annalen für Ornithologie* 21: 59-96.
- 2001. Die Stresemann'sche Revolution in der Ornithologie des frühen 20. Jahrhunderts. *Journal für Ornithologie* 142: 381-389.
- 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.
- JAHN, I.; LÖTHER, R. & SENGLAUB, K. (Hrsg.) 1982. *Geschichte der Biologie*. Fischer, Jena.
- JARVIS, E. D.; MIRARAB, S.; ABERER, A. J. *et al.* (101 weitere Autoren) 2014. Whole-genome analyses resolve the early branches in the tree of life of modern birds. *Science* 346: 1320-1331.
- JUNKER, T. 2004. *Die zweite darwinsche Revolution: Geschichte des Synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924 bis 1950*. Basiliken-Presse, Marburg.
- KIRMSE, W. 2010. Schnelle Evolution differenter Arten durch morpho-funktionelle Spezialisierung nach der letzten Eiszeit am Beispiel von Baumfalke (*Falco subbuteo*), Eleonorenfalke (*Falco eleonorae*) und Schieferfalke (*Falco concolor*). *Greifvögel und Falknerei* 2009/2010: 200-202.

- KLEINSCHMIDT, O. 1900. Arten oder Formenkreise? *Journal für Ornithologie* 48: 134-139.
- 1901. Der Formenkreis *Falco Hierofalco* und die Stellung der ungarischen Würgfalken in demselben. *Aquila* 8: 1-49.
- 1912/27. *Falco Peregrinus*. Berajah, Zoographia infinita. Schlüter, Halle.
- 1917. Praedator *Palumbarius* (Kl., 1917). *Ornis Germanica*, Beilage zu *Falco*: 6 (zitiert nach ECK 1970).
- 1923/37. *Falco Hierofalco* (Kl.). Berajah, Zoographia infinita. Schlüter, Halle.
- 1926. *Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens*. Gebauer-Schwetschke, Halle.
- 1933/37. *Falco Peregrinus II*. Berajah, Zoographia infinita. Schlüter, Halle.
- 1934. *Die Raubvögel und Eulen der Heimat*. Quelle & Meyer, Leipzig.
- KOCUM, A. 2006. *Phylogenie der Accipitriformes (Greifvögel) anhand verschiedener nuklearer und mitochondrialer DNA-Sequenzen*. Dissertation Universität Greifswald. Kurzfassung: *Vogelwarte* 46 (2008): 141-143.
- KROHS, U. & TOEPFER, G. (Hrsg.) 2005. *Philosophie der Biologie*. Suhrkamp, Frankfurt a. M.
- LALAND, K.; ULLER, T.; FELDMAN, M.; STERELNY, K.; MÜLLER, G. B.; MOCZEK, A.; JABLONKA, E.; ODLING-SMEE, J.; WRAY, G. A.; HOEKSTRA, H. E.; FUTUYMA, D. J.; LENSKI, R. E.; MACKAY, T. F.; SCHLUTER, D. & STRASSMANN, J. E. 2014. Does evolutionary theory need a rethink? *Nature* 514: 161-164.
- LERNER, H. R. L. & MINDEL, D. P. 2005. Phylogeny of eagles, Old World vultures, and other Accipitridae based on nuclear and mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 327-346.
- MAYR, E. 1967. *Artbegriff und Evolution*. Parey, Hamburg, Berlin.
- 1998a. *Das ist Biologie*. Spektrum, Heidelberg, Berlin.
- 1998b. Gedanken zum Art-Problem. *Zoologische Abhandlungen des Staatlichen Museums für Tierkunde Dresden*, Suppl. 11: 6-8.
- MCLAUGHLIN, P. 2005. Funktion. In: KROHS, U. & TOEPFER, G. (Hrsg.). *Philosophie der Biologie*. Suhrkamp, Frankfurt a. M.: 19-35.
- NITTINGER, F.; HARING, E.; PINSKER, W.; WINK, M. & GAMAUF, A. 2005. Out of Africa? Phylogenetic relationship between *Falco biarmicus* and the other hierofalcons (Aves: Falconidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 43: 321-331.
- PAWELZIG, G. 1985. Polyfunctionality of structures – a fundamental condition for development and evolution. In: MLIKOVSKÝ, J. & NOVÁK, V. J. A. (eds). *Evolution and Morphogenesis*. Academia, Praha: 247-251.
- REISER, O. 1894. *Materialien einer Ornis Balcanica. 2. Bulgarien*. Carl Gerold's Sohn, Wien.
- SEIBOLD, I. 1994. *Untersuchungen zur molekularen Phylogenie der Greifvögel anhand von DNA-Sequenzen des mitochondrialen Cytochrom b Gens*. Dissertation Universität Heidelberg.
- ; HELBIG, A. J. & WINK, M. 1993. Molecularsystematics of Falcons (Family Falconidae). *Naturwissenschaften* 80: 87-90.
- SLIKAS, B. 2003. Hawaiian Birds: Lessons from a rediscovered Avifauna. *Auk* 120: 953-960.
- SPEER, G. 2004. Ein seltener Falke in Afrika: Der Taitafalke. *Greifvögel und Falknerei* 2003: 111-116.
- SUDHAUS, W. 2008. Von der Evolutionsmorphologie zur Evolutionsökologie. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 16: 451-466.

- WHITE, C. M. 1996. On the taxonomy of the desert falcons. *Proceedings of the Specialist Workshop, Abu Dhabi (United Arab Emirates)*, 14th-16th Nov. 1995: 76-85.
- ; OLSEN, P. D. & KIFF, L. F. 1994. Family Falconidae (Falcons and Caracaras). In: DEL HOYO, J.; ELLIOT, A. & SARGATAL, J. (eds). *Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. New World Vultures to Guinea-fowl*. Lynx, Barcelona: 216-247.
- ; SONSTHAGEN, S. A.; SAGE, G. K.; ANDERSON, C. & TALBOT, S. L. 2013. Genetic relationships among some subspecies of the Peregrine Falcon (*Falco peregrinus* L.), inferred from mitochondrial DNA control-region sequences. *Auk* 130: 78-87.
- WILSON, A. C., OCHMANN, H. & PRAGER, E. M. 1987. Molecular timescale for evolution. *Trends Genetics* 3: 241-247.
- WINK, M. 2006. Schriftzeichen im Logbuch des Lebens: Molekulare Evolutionsforschung. *Biologie in unserer Zeit* 36: 26-37.
- & H. SAUER-GÜRTH 2004. Phylogenetic relationships in diurnal raptors based on nucleotide sequences of mitochondrial and nuclear marker genes. In: CHANCELLOR, R. D. & MEYBURG, B.-U. (eds). *Raptors Worldwide*. WWGBP/MME, Berlin, Budapest: 483-498.
- ; SEIBOLD, I.; LOTFIKHAH, F. & BEDNAREK, W. 1998. Molecular systematics of holarctic raptors (order Falconiformes). In: CHANCELLOR, R. D.; MEYBURG, B.-U. & FERRERO, J. J. (eds). *Holarctic Birds of Prey*. ADENEX-WWGBP, Berlin, Mérida: 29-48.