Bl. Naumann-Mus.-19 **Beiträge** 2000: 94-120

KLEINSCHMIDTs greifvogelkundliches Werk und seine Bedeutung für neue Entwicklungen in der Arttheorie

von WOLFGANG BAUMGART, Berlin

1. Einführung

OTTO KLEINSCHMIDT (1870-1954) leistete als einer der aktivsten deutschen Ornithologen ausgangs des 19. und in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts einen nachhaltigen Beitrag zur Entwicklung der Vogelkunde seiner Zeit. Neben einem scharfen Blick für Subtiles (STRESEMANN 1954), Formen und Proportionen ist seine künstlerische Begabung hervorzuheben. Als einer der besten Vogelmaler seiner Zeit versah er seine Publikationen mit hervorragenden Illustrationen. Die zahlreichen, häufig in eigenen Zeitschriften, wie „Falco" und „Berajah", abgedruckten Beiträge, wie auch seine Bücher, darunter „Raubvögel und Eulen der Heimat" (KLEINSCHMIDT 1934), erreichten eine weit gefächerte Leserschaft, der er so auch seine Ideen zu vermitteln verstand (KLEINSCHMIDT 1950, ECK 1988, HAFFER 1994, BELEITES 1996 u.a.).

Abb. 1: OTTO KLEINSCHMIDT (1870-1954) im Alter (aus *Syllegomena Biologica* 1950).

KLEINSCHMIDT gilt als einer der letzten Vertreter der typologischen „PALLAS-SCHLEGEL-Schule" in der europäischen Ornithologie (HAFFER 1994, 1997a), der mit seiner systematischen Betrachtungsweise jedoch auch neue Lösungsansätze vermittelte. Unter „Arten" verstand er nicht mehr nur diagnostizierbare Einzelformen, sondern alle geographischen Vertreter „eines Tieres", die er in „Formenkreisen" (KLEINSCHMIDT 1900) erfasste. Damit trug er, was heute noch als historisches Verdienst gilt, zur anfänglichen Formierung des Biologischen Artbegriffes und der Anbahnung populationsbezogenen Denkens bei (ECK 1988, MAYR 1998b). Doch seine hierauf aufbauende Formenkreislehre (KLEINSCHMIDT 1926), die eine generelle Deszendenz ablehnte, stieß als eigenständiges Theorien-Gebäude (BELEITES 1996, ECK 1994) zunehmend auf Widerspruch jüngerer Vertreter der „SEEBOHM-HARTERT-Schule" (STRESEMANN, RENSCH, MAYR). In seinen auch als „Arten" bzw. „Realgattungen" bezeichneten Formenkreisen sah er in sich geschlossene, unveränderliche und

übergangslose Einheiten mit einem hinter der äußeren Erscheinung von Färbung und Form verborgenen Wesen (einer „Essenz"). Dies, seine wiederholt geäußerten klaren antidarwinistischen Positionierungen (KLEINSCHMIDT 1915-1918), die als die eines protestantischen Pfarrers auch der weltanschaulichen Wertung unterlagen, und der Umstand, dass sich seine teilweise als mystisch betrachteten Postulate (BAUMGART 1997c) damals noch einer plausiblen logischen Erklärung entzogen, bedingten seine zunehmende Isolation. Gleichwohl betonte er immer wieder zu Recht, sich nur an Tatsachen zu halten. Darin bestätigten ihn in einer Vielzahl von Fällen praktisch verwertbare Ergebnisse (ECK 1988, HAFFER 1995), und vor allem auf greifvogelkundlichem Gebiet bot er neue Klärungsansätze (ENGELMANN 1928).

Heute erinnert man sich an KLEINSCHMIDT international vor allem noch in Verbindung mit dem „Kleinschmidtfalken" (vormals *F. kreyenborgi* Kleinschmidt, 1929), bei dem es sich aber nach ELLIS & GARAT (1983) nicht um eine selbständige Art, sondern lediglich um die helle Morphe des südamerikanischen Wanderfalken (*Falco peregrinus cassini*) handelt (BAUMGART 1990). Die Grundlagen des für sein Werk bezeichnenden Formenkreis-Denkens, vor 100 Jahren mit dem Beitrag „Arten oder Formenkreise" begründet (KLEINSCHMIDT 1900), sind heute kaum noch bekannt.

Neben seiner „Formenkreislehre" gerieten jedoch zugleich auch wesentliche sie stützende Feststellungen und Erkenntnisse, wie die von der „Brückenlosigkeit" zwischen Formenkreisen (insbesondere denen von *Falco Hierofalco* und *F. Peregrinus*), nahezu völlig in Vergessenheit (ECK 1988).

Der Kenntnisstand über die objektive Realität der Art ist noch immer unbefriedigend (STEPHAN 1990) und das Artproblem widersetzt sich weiter einer Lösung (MAYR 1998b). Wenn eine Problematik dieser Relevanz über Jahrzehnte nicht gelöst werden kann, liegt die Ursache dafür oft in konzeptionellen Fehlorientierungen. Statt einer Ausweitung der Untersuchungen auf immer neue Details gebührt daher jetzt der Frage nach der Tragfähigkeit unserer konzeptionellen Grundlagen erst einmal Vorrang.

Aus Anlass des 100. Jubiläums der Formenkreis-Definition ist es daher angezeigt, die zu KLEINSCHMIDTS Theoriebildung führenden Tatsachen und Erscheinungen - aktualisiert auf den derzeitigen Wissensstand – erneut zu erörtern und auf verwertbare Ansätze hin zu prüfen. Dabei möchte ich mich aus noch aufzuzeigenden Gründen auf das besonders aussagekräftige greifvogelkundliche Werk von KLEINSCHMIDT beschränken.

Abb. 2: Der Kleinschmidtfalke (formals *Falco kreyenborgi*) erwies sich inzwischen zwar lediglich als helle Morphe des südamerikanischen Wanderfalken (*F. peregrinus cassini*), erinnert jedoch noch heute an den Wittenberger Ornithologen (Foto: D. ELLIS).

2. KLEINSCHMIDTS Greifvogel-Formenkreise

Die Erkenntnis, dass in getrennten geographischen Regionen einander phänotypisch ähnliche Formen bzw. Arten auftreten und sich gegenseitig vertreten, geht nicht erst auf KLEINSCHMIDT zurück. Bereits dem weitgereisten ALEXANDER VON HUMBOLDT (1769-1859) war das aufgefallen, wie KOEPCKE (1971-1974) in seinen Darlegungen zur gleichen Problematik ausführt. Doch KLEINSCHMIDT spitzte die Diskussion hierüber zu, indem er vom bisherigen Art-Begriff abrückte und gedachte, statt seiner den Formenkreis-Begriff einzuführen, was tiefgreifende inhaltliche und nomenklatorische Konsequenzen zur Folge gehabt hätte (ECK 1970). Alle geographischen Vertreter einer solchen „Realgattung" oder „Art" (nach seinem Verständnis) wiesen einen gemeinsamen, unveränderlichen, in den Körperproportionen zum Ausdruck kommenden „Typ" auf. Färbung und Zeichnung konnten dagegen, was sich vor allem am Beispiel der Jagd- oder Hierofalken aufzeigen ließ, in Abhängigkeit von den konkreten Umweltbedingungen (weiß und grau in der Arktis, braun in der Steppe, auffällig bunt im Süden etc.) erheblich variieren (KLEINSCHMIDT 1901, 1923-1937).

Da es bisher nicht gelungen ist, diese „Essenz" mit Blick auf die Evolutionstheorie zu erklären, führten so orientierte typologische Betrachtungsweisen meist fast zwangsläufig zu kreationistischen und antievolutionären Interpretationen (HAFFER 1997a, BAUMGART 1998c). Damit wurde die Existenz von Typen bis in die Gegenwart immer wieder generell in Abrede gestellt (MAYR 1998a), ohne dass diesbezüglich das von KLEINSCHMIDT mit seinen Formenkreisen angebotene Material auch nur ansatzweise berücksichtigt bzw. gewürdigt worden wäre.

Eine Zusammenstellung der von KLEINSCHMIDT geklärten bzw. einer Klärung zugeführten Formenkreise gibt ECK (1970). Davon gilt es nachfolgend einige verbreitete europäische Greifvogelarten einschließlich ihrer geographischen Vertreter zur Veranschaulichung des Formenkreisdenkens zu betrachten (Abb. 3, 5 und 6). Auf die von KLEINSCHMIDT benutzte Formenkreisnomenklatur (in der man beide Anfangsbuchstaben stets groß schreibt) kann dabei nicht näher eingegangen werden, würde dies doch zu umfangreiche Erläuterungen erfordern (MEUNIER 1958, ECK 1970):

- Habicht - *Praedator Palumbarius* - mit den Formen *gentilis* (Nordhalbkugel), *hensti* (Madagaskar), *melanoleucus* (Afrika), *meyerianus* und (mit „?" versehen) *pectoralis* (Südamerika),
- Sperber - *Praedator Nisus* - mit *nisus* (Eurasien), *rufiventris* (Afrika), *madagascariensis* (Madagaskar), *striatus* (Nordamerika) und *erythrocnemius* (Südamerika),
- Mäusebussard - *Praedator Vulgaris* - mit *buteo* (Europa, atlant. Inseln), *vulpinus* (Osteuropa, Westsibirien), *burmanicus* (Ostasien) und *jamaicensis* (Nordamerika),
- Steinadler - *Praedator Aquila* - mit *chrysaetos* (Nord-Halbkugel), *verreauxi* (Afrika) und *audax* (Australien),
- Hiero- bzw. Jagdfalke - *Falco Hierofalco* - mit *gyrfalco* (zirkumpolar), *altaicus* (Altai), *cherrug* (Zentralasien bis zur Donau), *mexicanus* (Nordamerika), *jugger* (Indien), *biarmicus* (Afrika) und (mit „?") *subniger* (Australien),
- Wanderfalke - *Falco Peregrinus* - mit *peregrinus* (Nordhalbkugel), *pelegrinoides* (Sahara bis Mongolei) sowie (jeweils mit „?" versehen) *deiroleucus* (Südamerika), *kreyenborgi* (südl. Südamerika) und *fasciinucha* (Ostafrika),
- Baumfalke - *Falco Subbuteo* - mit *subbuteo* (Eurasien, Nordafrika), (?) *rufigularis* (Südamerika), *severus* (Südostasien bis Neuguinea), (?) *longipennis* (Australien) und *cuvieri* (Afrika) und

- Turmfalke - *Falco Tinnunculus* - mit *tinnunculus* (Eurasien, Afrika) und *moluccensis* (Inseln Südostasiens).

Die aufgeführten geographischen Formen werden nach den derzeit gültigen phylogenetischen Nomenklatur-Prinzipien meist als Arten, teilweise auch als Unterarten angesehen.

HARTERT, der zwar KLEINSCHMIDTS Auffassungen in vielen Punkten teilte, nutzte jedoch in seinem Werk „Die Vögel der paläarktischen Fauna" (1912-1921) mit gutem Grund weiter den Artbegriff (was einer Etablierung von Formenkreis-Denken und –Nomenklatur entgegen wirkte). Die paläarktischen Jagdfalken betrachtete er beispielsweise weiter als Arten (und nicht als Formen oder Unterarten), räumte aber die Möglichkeit ein (HARTERT 1923), sie mit einem eigenen Subgenusnamen zu belegen (entsprechend CADES 1982 Subgenus *Hierofalco*; 1982). Zugleich verwies er noch darauf, dass KLEINSCHMIDT offenbar sowohl genealogische als auch (in Verbindung mit seinen Formenkreisen) morphologische Benennungen nutzte.

Auch der Rang einiger Formen änderte sich, wie beim Kleinschmidtfalken (s.o.), später. So erwies sich der „Altaifalke", dem KLEINSCHMIDT als Bindeglied zwischen Ger- und Sakerfalke größte Bedeutung beigemessen hatte, als nicht immer klar definierbare Gefieder-Morphe des zentralasiatischen Sakers *F. cherrug milvipes* (DEMENTIEV & SHAGDARSUREN 1964, BAUMGART 1978b). Die Realität der Formenkreise offenbart sich auch darin, dass sie vom Umfang her in der Regel mit heute in den gleichen Fällen üblicherweise genutzten superspezifischen Begriffen (vgl. ECK 1978) übereinstimmen.

3. Analogien zwischen Formenkreis und später genutzten superspezifischen Begriffen

Die Großfalken, geradezu exemplarisch von KLEINSCHMIDT in Formenkreisen zusammengeschlossen, spielen dabei eine analoge Rolle. Als Superspezies – nach der Definition von MAYR (1975) eine monophyletische Gruppe nahe verwandter und weitgehend bis völlig allopatrischer Arten – erfassten AMADON (in STRESEMANN & AMADON 1979) sowie später auch CADE (1982) und WHITE et al. (1994) die Hierofalken (mit *Falco mexicanus, F. jugger, F. biarmicus, F. cherrug und F. rusticolus*) analog zu KLEINSCHMIDTS Formenkreis. Dabei bleibt der Rußfalke (*F. subniger*) aber stets unberücksichtigt. Die Formenkreise von Wander-, Baum- und Turmfalke entsprechen heute, teils in eingeengtem, teils erweitertem Rahmen, gleichfalls analogen Superspezies (AMADON in STRESEMANN & AMADON 1979, WHITE et al. 1994).

Die „Zoogeographische Art" - von ECK (1992, 1996) verkürzt (im Gegensatz zur „Biospezies") als „Geospezies" bezeichnet – ist ein weiterer, heute oft gebrauchter superspezifischer Begriff. Sie umfasst in der Definition von MAYR & SHORT (1970) sämtliche sich räumlich vertretende Populationsgruppen, die sich als Umformung einer gemeinsamen Ausgangsform erweisen. Auch hier sind die Hierofalken als *Falco* [*rusticolus*] wiederum ein Paradespiel.

Anhand der Geospezies der Adlerbussarde *Buteo* [*lagopus*] mit Hochland-, Rauhfuß-, Adler- und Königsbussard (*Buteo hemilasius, B. lagopus, B. rufinus* bzw. *B. regalis*) legt

Abb. 3: (S. 98): Der Steinadler (*Aquila chrysaetos*) und seine geographischen Vertreter, der Kaffernadler (*A. verreauxi*) in Afrika und der Keilschwanzadler (*A. audax*) in Australien in einer Darstellung von KLEINSCHMIDT (*Falco Aquila*, Berajah.- Halle 1934) als Beispiel für einen nur drei Arten (Formen) einschließenden und damit gut überschaubaren Formenkreis.

1. *F. A. chrysaëtos* (L.).

2. *F. A. verreauxi* (Less.).

3. *F. A. audax* (Lath.)

ECK (1991) dar, dass solche empirischen Abstammungsgemeinschaften Arten umfassen, die

- einander geographisch ausschließen,
- sich in ihren ökologischen Ansprüchen weitgehend gleichen und
- deren morphologische Unterschiede relativierbar sind.

Sie gelten als intermediäre Stadien im Artbildungsprozess mit abgestufter Differenzierung vor allem im ökologischen und genetischen Bereich (HAFFER 1987). Nach BOCK & FARRAND (1980) verkörpert die Geospezies als „polytypische Superspezies" die letzte Klammer für auseinanderstrebende Populationsgruppen.

Bei KLEINSCHMIDT findet man zwar keine Erklärung dafür, wie seine Formenkreise entstanden sind (PEUS 1970), doch ist davon auszugehen, dass auch er sie als stammesgeschichtliche Einheiten - wofür der Begriff „empirische Abstammungsgemeinschaft" steht - ansah (MEUNIER 1958, ECK 1988). Erklärungsbedarf erwuchs in der Vergangenheit auch dann (und damit hatte bereits KLEINSCHMIDT seine Schwierigkeiten), wenn vom Typ her sehr ähnliche Arten, wie etwa Turm- und Rötelfalke in der Paläarktis oder Wander- und Taitafalke in Ostafrika, sympatrisch vorkommen.

4. KLEINSCHMIDTs Formenkreise aus ökofunktioneller und molekulargenetischer Sicht

Relativierbar wurde die Sicht auf Formenkreise als stammesgeschichtliche Einheiten in den letzten Jahren im Ergebnis ökofunktioneller Betrachtungen an Großfalken. Indem morphologische Merkmale fest umrissenen Funktionalbezügen zuzuordnen waren, ließ sich nicht mehr ausschließen, dass analoge Umweltbedingungen auch bei nicht unmittelbar miteinander verwandten Arten zu einer Verwandtschaft vortäuschenden phänotypischen Ähnlichkeit führen. Folglich konnte es sich bei diesen als „empirische Abstammungsgemeinschaften" bzw. Verwandtschaftsgruppen, ganz gleich ob als Formenkreise, Superspezies oder zoogeographische Arten definiert, auch um Leistungs- oder Funktionalverbände polyphyletischer Abstammung handeln (BAUMGART et al. 1974, BAUMGART 1975, 1978a, 1989, 1991a, 1992, 1992/93, 1996, 1997a). Diese sind nicht genealogisch (und damit in einem phylogenetischen System ohne taxonomische Relevanz), sondern funktionell determiniert.

Diesen Konzeptionsansatz stützen nunmehr auch die Befunde molekulargenetischer Untersuchungen (SEIBOLD et al. 1993, SEIBOLD 1994, HELBIG et al. 1994, WINK 1994, 1996, WINK et al. 1998). Dadurch konnten die bisherigen Ansichten der morphologischen Systematik in teilweise spektakulärer Form korrigiert werden, zumal vordem angenommene Verwandtschaftsbindungen nicht belegbar waren.

Unter den Rüttelfalken (Turmfalken-Gruppe *Tinnunculus*) erwies sich der amerikanische Buntfalke (*F. sparverius*) als nicht mit seinen altweltlichen und australischen Gegenstücken (wie *F. tinnunculus*, *F. moluccensis* oder *F. cenchroides*) verwandt und bildet folglich mit ihnen keine superspezifische Einheit. Die bemerkenswerte phänotypische Übereinstimmung dieser Falken beruht auf Konvergenz. Der Rötelfalke gehört zwar zur *Tinnunculus*-Gruppe, hat sich aber (wie der Mauritiusfalke *F. punctatus*) früh von diesen getrennt.

In der Baumfalken-Gruppe (*Hipotriorchis*) sind Baumfalke (*F. subbuteo*), Eleonoren- und Schieferfalke (*F. eleonorae* bzw. *F. concolor*) verwandt, was für andere Gruppenvertreter, so Afrika- (*F. cuvierii*), Indien- (*Falco severus*), Australienbaumfalke (*F. longi-*

pennis), sowie insbesondere aber für Fledermaus- (*F. rufigularis*) und Aplomadofalke (*F. femoralis*) noch der Bestätigung bedarf. Alle gehören zu den Gondwanaland und seinen Bruchschollen entstammenden „Südfalken" (BAUMGART 1997a).

In der Hierofalken-Gruppe (*Hierofalco*) bestehen zwischen Ger- (*F. rusticolus*), Laggar- (*F. jugger*), Lanner- (*F. biarmicus*) und Sakerfalken (*F. cherrug*) enge verwandtschaftliche Bindungen. Aufsehen erregt die enge Beziehung eines Genotyps des Sakers, wie auch des Präriefalken (*F. mexicanus*), zum Wanderfalken. Der Präriefalke steht daher (wie auch der Rußfalke *F. subniger*) außerhalb einer superspezifischen Einheit (womit ein gemeinsamer Subgenus-Name entfiele). Die Ähnlichkeit dieser Falken wird ökofunktionell erklärbar.

In der Wanderfalken-Gruppe (*Peregrinus/Rhynchodon*) sind Wander- und Wüstenfalke (*F. pelegrinoides*) genetisch identisch (was einen Unterart-Status nahelegt). Für Rotbrust- (*F. deiroleucus*) und Taitafalken (*F. fasciinucha*) ist eine rein funktionelle Zuordnung, die dann auch für den australischen Silberfalken (*F. hypoleucos*) zuträfe, wahrscheinlich (Abb. 4).

Abb. 4a und 4b: Der australische Silberfalke (*Falco hypoleucos*) gleicht in Habitus und Körperproportionen weitgehend einem Wanderfalken vom „Wüstenfalken-Typ" (4a: im Fluge, 4b: sitzend), ohne dass zwischen ihnen eine engere verwandtschaftliche Beziehung besteht (Fotos: D. HOLLANDS).

Indem nach molekularphyletischen Befunden in einer Vielzahl von Fällen phänotypische Übereinstimmungen nicht mehr als sichere Belege für verwandtschaftliche Beziehungen angesehen werden können, sind weitere, vor allem ökofunktionell orientierte Erklärungsansätze gefordert. Hierfür bieten die Großfalken in den beiden von KLEINSCHMIDT erfassten Formenkreisen *Falco Hierofalco* und *F. Peregrinus* mit dem über sie vorliegenden reichen Wissen (morphologische und molekulargenetische Taxonomie, Ökologie, Funktionsbezüge morphologischer Merkmale etc.) eine geradezu ideale Bezugsgrundlage.

5. Die Großfalken-Formenkreise als Modellfälle für Funktional-, Leistungs- und Effektivitätsbezüge

Die nach KLEINSCHMIDT brückenlos getrennten Formenkreise der Jagd- und Wanderfalken wurden mit zunehmendem Kenntnisstand immer wieder auf unterschiedlichen Ebenen untersucht. Dabei bestätigte sich jedoch stets ihre klare Trennung.

5.1. Morphologische Merkmale

KLEINSCHMIDT (1901, 1912-27, 1923-37, 1933-37) trennte beide Großfalken-Formenkreise nur rein morphologisch, primär auf der Grundlage der Körperproportionen (Schwanz/Flügel-Relationen). Der Schwanz-Flügel-Index liegt bei den schlankeren, mehr spindelförmigen Jagd- oder Hierofalken stets über 50%, bei den meist wesentlich gedrungener wirkenden, kurzschwänzigen Wanderfalken immer darunter (JUDIN 1950). Weitere grundlegende Unterschiede gibt es im Bau des Skelettes, der Gefiederstruktur und Beschaffenheit, dem Mauserablauf u.a. (BAUMGART 1991a). Beide schließen sich im Vorkommen nicht wechselseitig aus. Treten in einer Region zwei Großfalken sympatrisch auf, muss einer von ihnen ein Wanderfalke und der andere ein „Hierofalke" (nach *hieros*, gr. = kräftig, fürstlich, heilig) sein (Abb. 5 und 6, folgende Seiten).

5.2. Ökologie

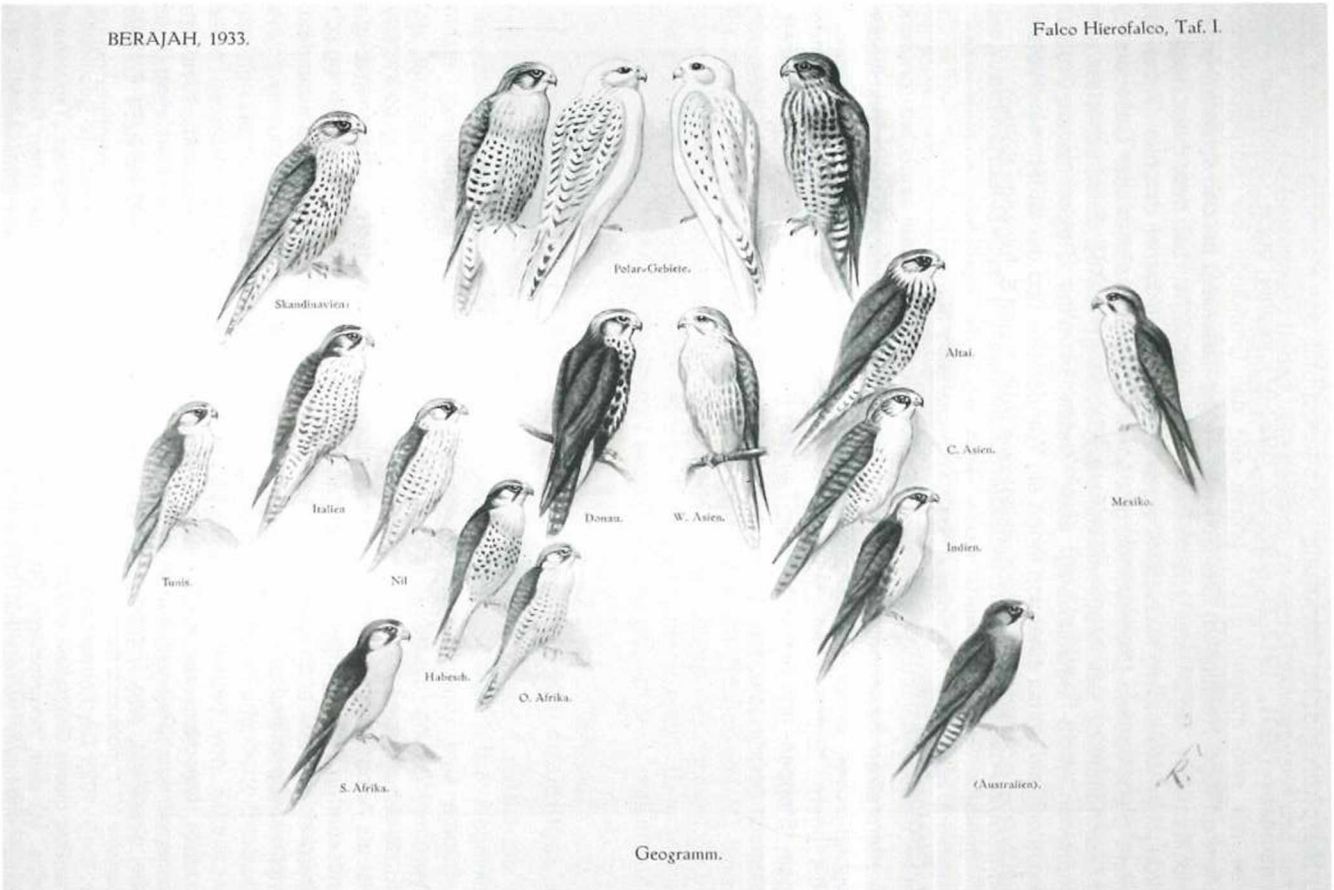
Alle Hierofalken bewohnen in mehreren Arten offene Landschaften unterschiedlicher geographischer Breite (Tundra, Steppe, Wüste) und ernähren sich zumeist von Kleinsäugern (Erdhörnchen, Wühlmäuse, Pfeifhasen u.a.) und bodengebundenen Vögeln (Steppen- und Schneehühner, Tauben) (BAUMGART 1991a). Daraus resultiert der ökologisch begründete, für sie in neuerer Zeit zunehmend verwendete Name „desert falcons" („Wüstenfalken") (KEMP & CROWE 1993, WHITE 1996, EASTHAM & NICHOLIS 1998). Eine ökologische Einordnung des Wanderfalken nach konkreten Landschaftsformen ist kaum möglich. Nahezu ausschließlich fliegende Vögel jagend, wird für ihn aber als „Luftraumjäger" eine nahezu kosmopolitische Verbreitung erklärlich (BAUMGART 1997b).

5.3. Jagdräume und ökofunktionelle Positionen

Als die bisher höchste Abstraktionsstufe für die ökofunktionelle Separierung von Greifvögeln kann ihre leistungsorientierte Einordnung nach Jagdräumen gelten. Jagdräume sind Umweltsegmente von „Nischencharakter" mit komplexer leistungsplastischer Wirkung (BAUMGART 1998a). Als „Leistung" bzw. „Leistungsmerkmale" stellen sich dabei funktionell alle zur Ressourcenerschließung und Arterhaltung beitragenden, meist als Anpassung bezeichneten morphologisch, physiologisch, verhaltensmäßig u.a. manifestierten Befähigungen einer Art dar. Sie unterliegen sowohl in ihrer (ökologischen) Außenwirkung als auch organismenseitig in ihren Beziehungen untereinander der komplexen Optimierung.

Abb. 5 (4. Umschlagseite): KLEINSCHMIDTS Formenkreis *Falco Peregrinus* wird, indem er den südamerikanischen Rotbrustfalken (*F. deiroleucus*) und den ostafrikanischen Taitafalken (*F. fasciinucha*) einschließt, zum „Funktionalverbund". Auf dieser Grundlage gehört auch der australische Silberfalke (*F. hypoleucos*) dazu.

Abb. 6: (S. 102): Der Formenkreis *Falco Hierofalco* demonstriert eindrucksvoll die geographische Variabilität dieser Großfalken in Färbung und Zeichnung bei übereinstimmender „Typisierung" im Habitus. Mit dem zirkumpolaren Gerfalken (*Falco rusticolus*), dem eurasischen Sakerfalken (*F. cherrug*) und dem vornehmlich afrikanischen Lannerfalken (*F. biarmicus*) enthält er eine superspezifische Verwandtschaftsgruppe, die sich unter Einschluß des amerikanischen Präriefalken (*F. mexicanus*) und des australischen Rußfalken (*F. subniger*) jedoch zum Funktionalverbund erweitert. Der Präriefalke ist ein Wanderfalken-Verwandter, der Rußfalke gehört zu den Südfalken. Foto: T. KAUFMANN)


BERAJAH, 1933.
Falco Hierofalco, Taf. I.
Skandinavien.
Polar-Gebiete.
Altai.
C. Asien.
Mexiko.
Italien
Donau.
W. Asien.
Indien.
Tunis.
Nil
Habesch.
O. Afrika.
S. Afrika.
(Australien).
Geogramm.

Für aktiv attackierend jagende Greifvögel wie die Großfalken sind dabei die grundlegenden Flugeigenschaften Ausdauer, Schnelligkeit, Eigenbeschleunigung und Wendigkeit entscheidend (ANDERSON & NORBERG 1981, BAUMGART 1997b). Je nach Jagdraum unterliegen sie einer differenzierten Betonung, was unterschiedliche Jagdweisen bedingt und damit zugleich auch leistungs- und effektivitätsbezogen die ökofunktionelle Positionierung von Arten bzw. Artengruppen im Umweltgefüge umreißt.

Nach ihrer ökofunktionellen Position, die sich im Gegensatz zur systematischen Position unabhängig von genealogischen Beziehungen ermitteln lässt, sind:

- **Wanderfalke** und ihm vom Typ (den Körperproportionen) her analoge Formen bzw. Arten (wie *Falco deiroleucus, F. fasciinucha* and *F. hypoleucos*) [entsprechend KLEINSCHMIDTS *Falco Peregrinus*] **Verfolgungsjäger im freien Luftraum.**
  Sie erweisen sich im Jagdflug als ausdauernd und extrem schnell, jedoch von nur mäßiger Eigenbeschleunigung (was zur zusätzlichen Nutzung der Fallbeschleunigung zwingt) und beschränkter Wendigkeit.

- **Hierofalken** (*Falco rusticolus, F. cherrug, F. biarmicus, F. jugger, F. mexicanus* und *F. subniger*) [*Falco Hierofalco*] präsentieren sich dagegen als **Verfolgungsjäger im bodennahen Raum des offenen Geländes.**
  Im ausdauernden Jagdflug erweisen sie sich zwar als weniger schnell, dafür aber bei ihren horizontal ausgerichteten Attacken stärker eigenbeschleunigend und wendiger.

Die ökofunktionellen Positionen paläarktischer Greifvögel, einschließlich der zwischen ihnen bestehenden größenkorrelierten Doppelgängerverhältnisse, zeigt das Schema 1:

Schema 1: Ökofunktionelle Positionen paläarktischer Greifvögel (Arten bis zur mittleren Größe)

Verfolgungsjäger im freien Luftraum
Im Flug extrem schnell und ausdauernd, mit geringer aktiver Eigenbeschleunigung (Fallbeschleunigung erforderlich) und Wendigkeit

Wanderfalke *Falco peregrinus*

Baumfalke *Falco subbuteo*

Verfolgungsjäger im bodennahen Bereich

offenes Gelände **Sehr schnell und ausdauernd mit hoher Eigenbeschleunigung und Wendigkeit**		**gedecktes (bewaldetes Gelände)** **Sehr schnell und wendig mit extremer Eigenbeschleunigung, doch nur geringer Ausdauer**
Hierofalken	*F. cherrug* *F. rusticolus* *F. biarmicus*	**Habicht** *Accipiter gentilis*
Merlin	*F. columbarius*	**Sperber** *Accipiter nisus*

Bodenjäger

Gelände mit Ansitzwarten In allen Flugeigenschaften durchschnittlich angepasst (ohne Gewichtslimitierung)		**Gelände ohne Ansitzwarten** Extrem gute Gleitflieger mit ansonsten durchschnittlichen Flugeigenschaften (mit Gewichtslimitierung)
Mäusebussard	*Buteo buteo*	**Weihen** *Circus spec.*
Turmfalke	*F. tinnunculus*	

5.4. Superspezifische Einheiten als Funktional- und Leistungsverbunde

Überregionale Vergleiche (durch molekulargenetische Untersuchungen oft zusätzlich belegt) bestätigen, dass gleiche umweltseitige Leistungsanforderungen im Rahmen ökofunktioneller Positionen konvergente Entwicklungen leistungsanalog profilierter, geradezu typisierter Formen auslösen. Arten sind so kausalmorphologisch zugleich als Leistungsträger sowie in sich optimierte und stabilisierte Leistungseinheiten zu erfassen (BAUMGART 1978a, 1998a).

Allein mit Hinweis auf Verwandtschaftsverhältnisse lassen sich diese Sachverhalte nicht durchgängig erklären. Vielmehr spielen Funktional-, Leistungs- und Effektivitätsbezüge dabei eine entscheidende Rolle. Wird dies nicht erkannt oder akzeptiert - MAYR (1998b) erklärt beispielsweise Parallelophylie, die Potenz naher Taxa, gleiche Phänotypen hervorzubringen, vor allem mit der Ähnlichkeit ihres Genotyps - so sind folgenschwere konzeptionelle Trugschlüsse regelrecht vorprogrammiert.

Bei superspezifischen Einheiten, die bisher als auseinanderstrebende monophyletische „Verwandtschaftsgruppen" konspezifischer Arten verstanden werden, kann es sich folglich auch um einen Zusammenschluss polyphyletischer, rein konfunktioneller (und nicht konspezifischer) Arten in „Funktional- bzw. Leistungsverbunde" handeln (was nur durch molekulargenetischen Verwandtschaftsausschluss zweifelsfrei belegbar ist). Die Strukturierung dieser Gruppierungen erlaubt keinerlei Aussagen über den Evolutionshergang, verdeutlicht lediglich den rezenten Existenzrahmen von Arten.

Der Phänotyp, insbesondere aber die Körperproportionen, stehen dabei für klar funktionsorientierte Leistungsmerkmale (z. B. lange schmale Flügel weisen auf extrem schnelle, doch nur gering beschleunigungsfähige, kurze breite Flügel auf enorm beschleunigungsfähige, doch wenig ausdauernde Jäger hin, die Schwanzlänge ist ein Indiz für Wendigkeit u.a.). Der Phänotyp stellt sich damit zugleich als „Leistungstyp" dar. Seine strukturelle (morphologische) Konstanz in nunmehr als Funktionalverbunde definierbaren Gruppen ist primär in überregional übereinstimmenden Funktionsanforderungen an die Lokomotorik (Jagdflugbefähigung) begründet. Bei deren komplexer Optimierung spielen auch interne Korrelationsbeziehungen eine entscheidende Rolle. Wendigkeit und Eigenbeschleunigung beeinflussen sich beispielsweise wechselseitig positiv, Geschwindigkeit und Wendigkeit negativ. Das Gewicht wirkt sich negativ auf alle Jagdflugeigenschaften aus (ANDERSON & NORBERG 1981, BAUMGART 1997b).

Andere Merkmale wie die Grundfärbung des Gefieders (in Beziehung zur Umweltfärbung), besondere Färbungs- und Zeichnungsmerkmale (als Signalstrukturen mit dem Sozialverhalten korreliert), der Bau von Schnabel und Fängen (je nach Beutebeschaffenheit) oder die Größe sind in Anpassung an konkrete lokale Umweltbedingungen erstaunlich variabel und nicht mit dem Typ korreliert. Die Hierofalken (im entsprechenden Geogramm von KLEINSCHMIDT, s. Abb. 5) liefern dafür besonders anschauliche Beispiele. Funktionsorientiert finden KLEINSCHMIDTS Postulate somit plausible Erklärungen.

6. Die Funktionsbezogenheit KLEINSCHMIDTscher Postulate

Allein die Tatsache, dass in KLEINSCHMIDTS Formenkreisen nicht nur monophyletische, sondern auch regelmäßig leistungsanaloge polyphyletische Arten zusammengefasst werden, belegt, wie wenig es sich dabei um Arten in unserem derzeitigen Verständnis von Fortpflanzungsgemeinschaften handelt. Zwischen ihnen besteht dann keine

konspezifische sondern vielmehr eine konfunktionelle Beziehung, womit sie in einem phylogenetischen System keine systematische Relevanz haben. **Der Formenkreis ist dementsprechend, da oft (wenigstens partiell) nur ein Funktionalverbund, nicht mehr als erweiterter Artbegriff zu bewerten**. Damit werden KLEINSCHMIDTS Postulate - wenn auch auf anderer Ebene - einer logischen Interpretation zuführbar.

Greifvögel, insbesondere aber die ausschließlich aus dem Fluge attackierend jagenden Arten, sind für entsprechende Betrachtungen besonders geeignet, weil sich ihre Lokomotorik nahezu rein „eindimensional" im Fluge vollzieht. Typenausformung und -differenzierung fallen bei ihnen daher ohne Interferenzen mit anderen Fortbewegungsformen besonders klar aus und unterliegen einer strengen Optimierung über die Jagdeffektivität (BAUMGART 1997b).

6.1. Die Rolle des Typs in der Greifvogel-Morphologie

Typenanaloge Greifvogelarten unterschiedlicher Regionen verfügen - unabhängig von ihren Verwandtschaftsbeziehungen – stets über vergleichbare Jagdflugbefähigungen. **Der Typ ist daher Ausdruck der morphologischen Manifestation eines komplex optimierten lokomotorischen Leistungspotentials von Modulcharakter und steht damit weder mit genealogischen Einheiten noch systematischen Gruppen in Beziehung.**

Der Modulcharakter beruht darauf, dass es sich bei der Lokomotorik um eine in sich geschlossene Funktionseinheit handelt. Direkte Korrelationsbeziehungen bestehen im konkreten Falle - unabhängig von anderen Leistungsprofilen im Artgefüge - nur zwischen den entsprechenden vier Grundleistungsmerkmalen (Ausdauer, Schnelligkeit, Eigenbeschleunigung und Wendigkeit) und damit auch den morphologischen Strukturen über die sie verwirklicht werden. Dies verdeutlicht bezogen auf Großfalken nebenstehende, in Schema 2 dargestellte „Verständnisformel", die die unterschiedlichen Beziehungen (Leistungs-Relationen) zwischen den einzelnen Leistungsmerkmalen mit Hinblick auf ihre morphologische Manifestation veranschaulicht (nach BAUMGART 1998a, 2000).

Schema 2: „Verständnisformel"

$$\textbf{Leistungs-Relationen} = \frac{(a \times v \times s \times w)}{m} + F + Z + SF + G \text{ etc.}$$

Typologische Merkmale (Leistungstyp) — **Additive Merkmale**

Symbole: **a** - Ausdauer, **v** - Geschwindigkeit, **s** - Aktivbeschleunigung, **w** - Wendigkeit, **m** - Masse, **F** - Färbung (mit Bezug zur Umwelt), **Z** - Besondere Färbungs- und Zeichnungsmerkmale (Signal-Funktion), **SF** - Bau von Schnabel und Fängen (mit Bezug zur Beutebeschaffenheit) und **G** - Gefiederbeschaffenheit (Härte).

Die den Typ formenden, sich als entscheidend für die Qualität des Jagdfluges (auch unter Einbeziehung der zu allen bezeichneten Flugeigenschaften negativ korrelierten Masse) erweisenden Merkmale sind untereinander in wechselseitiger Variabilität proportional, teils negativ (z.B. Geschwindigkeit - **v** zu Wendigkeit - **w**), teils positiv (wie Wendigkeit - **w** zu Aktivbeschleunigung - **s**) korreliert (was in der Formel aber nicht

detailliert darstellbar ist). Die anderen Merkmale stehen im Gegensatz hierzu wechselseitig nur in additiver Interaktion. Sie können sowohl von den Typ-Merkmalen als auch untereinander unabhängig variieren.

Damit gewinnt eine Reihe oft als „typologisch" diskreditierter Merkmalsbezüge (HAFFER 1998) neue Relevanz. Während die das lokomotorische Grundleistungspotential zum Ausdruck bringenden Körperproportionen (als typologisches Merkmal) überregional eine hohe Konstanz aufweisen, variieren Färbung und Zeichnung (**F + Z**) als additiv zugeordnete Merkmale in Anpassung an die Umweltfärbung und in Verbindung mit einem lokal differenzierten Sozial- und Migrationsverhalten (als soziale Auslöser) teilweise erheblich. Dies ist bei Hierofalken als Jäger im bodennahen Raum wiederum stärker als bei im Luftraum jagenden Wanderfalken ausgeprägt. Letztere zeigen dagegen stets eine klar von der Oberseite abgesetzte Unterseite.

Auch der Bau von Schnabel und Fängen (SF) und die Gefiederbeschaffenheit (G) variieren geographisch (wie auch andere additive Merkmale) in Abhängigkeit von der jeweilig vorherrschenden Beutebeschaffenheit (Reptilien, Vögel oder Säuger) bzw. dem Bodenkontakt im Jagdflug (ein weiches Gefieder nutzt sich dabei weniger ab) recht unabhängig von den typologischen Merkmalen.

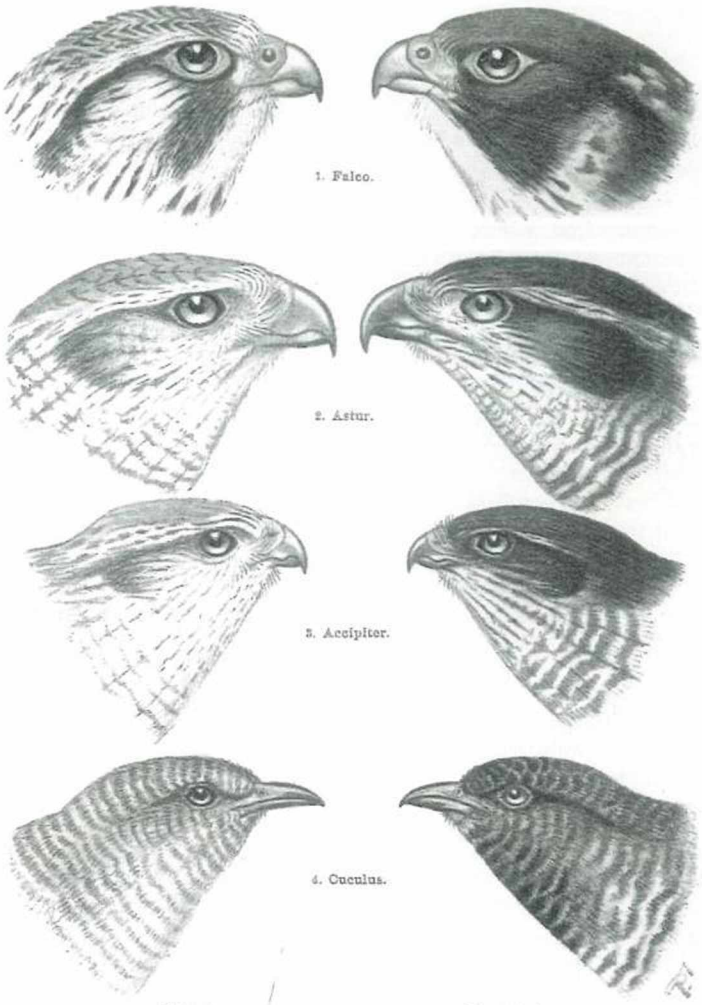
Besondere Bedeutung erlangt die zu allen Flugeigenschaften (mit Ausnahme der Sturzflugbeschleunigung) negativ korrelierte Körpermasse. Sie unterliegt daher einer äußerst differenzierten Optimierung, was sowohl im Größensplitting typenanaloger Greifvögel (in kleine, mittelgroße und große „Doppelgänger-Arten") als auch im größenmäßigen Geschlechtsdimorphismus (♂ < ♀) seinen Niederschlag findet (Abb. 8), der bei attackierend jagenden Arten besonders klar ausgebildet ist (BAUMGART 1997b).

6.2 KLEINSCHMIDTS Postulate funktionell interpretiert

Indem sich am Typ die Funktionalität morphologischer Ausformungen in Abhängigkeit von Leistungs- und Effektivitätsbezügen überraschend eindeutig demonstrieren lässt, ergeben sich auf dieser Grundlage auch Neuinterpretationen KLEINSCHMIDTscher Postulate.

Das „geheime Wesen einer jeden Art" stellt sich, anknüpfend an obige Darlegungen zum Typ, als das die Jagdflugbefähigung bestimmende lokomotorische Grundleistungspotential der einzelnen Funktionalverbunde bzw. Isospezies dar, das zur morphologischen Ausformung bestimmter Körperproportionen führt. Zu KLEINSCHMIDTS Zeiten war dies nur durch morphologischen Vergleich, nicht aber direkt (etwa über die Leistungsparameter im Jagdflug unter Nutzung falknerischer Techniken) ermittelbar. Mangels Anschaulichkeit erschienen derartige Aussagen vielen nahezu ausschließlich morphologisch orientiert forschenden Zeitgenossen geradezu mystisch (HARTERT nach HAFFER 1995).
Die „Unveränderlichkeit von Arten und Typen" beruht bei Greifvögeln analog begründet in der streng effektivitätsbezogenen Optimierung der Jagdflugbefähigungen in Anpassung

Abb. 7 (S. 107): Mit geographischer Variabilität und Morphenausbildung hat sich KLEINSCHMIDT, wie diese Gegenüberstellung von Wanderfalke, Habicht, Sperber und Kuckuck aus Sibirien und Sardinien zeigt, stets intensiv beschäftigt. Die zur kausalen Erklärung dieser Phänomene erforderlichen Funktionalbezüge waren zu seiner Zeit jedoch noch nicht bekannt.



Steinzeichn. v. O. Kleinschmidt. Buntdruck v. Fr. Eugen Köhler.

an entsprechende, sich überregional ausdehnende Jagdräume und ökofunktionelle Positionen. Die geographischen Vertreter von Wander- und Baumfalke, Hierofalken und Merlin oder Habicht und Sperber sind sich daher, unabhängig von ihren Verwandtschaftsbeziehungen, weltweit in ihren grundlegenden Körperproportionen ähnlich (FISCHER 1980, BAUMGART 1991a, 1997c) und werden vor allem hieran erkannt. Erklärt wurde dies bisher fast ausschließlich mit verwandtschaftlichen Beziehungen.

Probleme erwachsen nunmehr mit der zunehmenden Fülle molekulargenetischer Untersuchungsergebnisse, da immer wieder phänotypische und molekulare Merkmale unterschiedliche Evolutionsverläufe nahelegen. **Ähnlichkeit ist nicht mehr gleich Verwandtschaft.** Die Suche nach einem „total evidence approach" zur Zusammenführung von Systemen, die auf phänotypischen (Wetmore-Systematik) und molekularen Merkmalen (Sibley-Ahlquist-Systematik) beruhen (HELBIG 1998), wird daher zwangsläufig erfolglos bleiben. Das wahre phylogenetische System kann nur auf molekularer Grundlage erstellt werden. Die auf Funktionalbezügen beruhende, immer wiederkehrende Ausbildung analoger Formen (festumrissenen Phänotyps) lässt sich dagegen rein genetisch nicht erklären. Hier handelt es um komplex optimierte und effektive Leistungstypen, was KLEINSCHMIDT in dieser Form selbstverständlich noch nicht erkennen konnte.

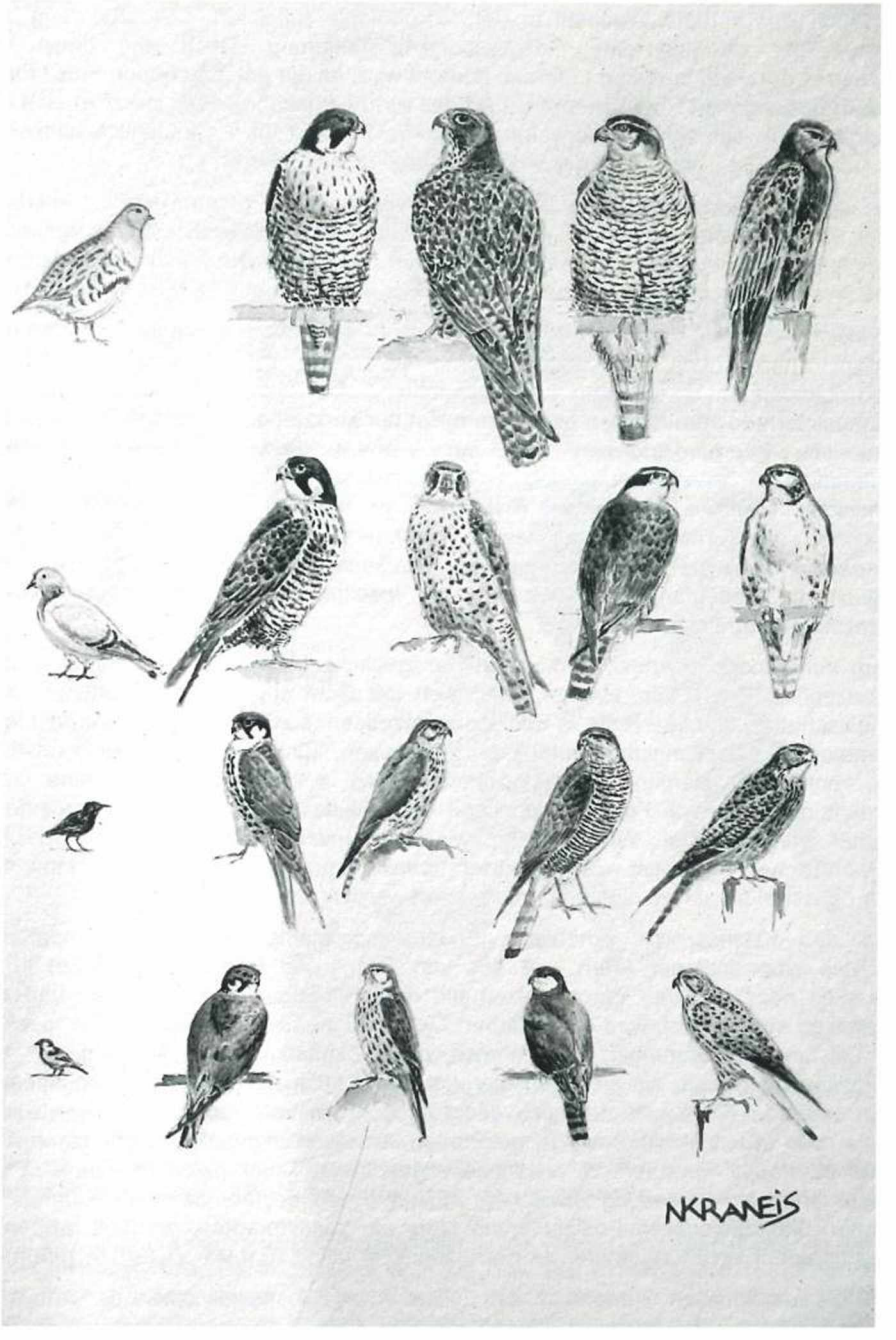
Auf dieser Grundlage wird auch die „Brückenlosigkeit" zwischen Arten, das eigentliche Element in der antidarwinistischen Argumentation KLEINSCHMIDTS, erklärbar. Hiero- und Wanderfalken, die diese Lücke anschaulich demonstrieren, liefern mit ihren unterschiedlichen Funktional-, Leistungs- und Effektivitätsbezügen wiederum tragfähige Erklärungsansätze. Dabei ist davon auszugehen, dass die Jagdeffektivität durch komplexe Optimierung im Kernbereich von Jagdräumen jeweils am höchsten ist, zur Peripherie hin aber abnimmt.

Wanderfalken können als Verfolgungsjäger im freien Luftraum wegen ihrer extremen Schnelligkeit und beschränkten Wendigkeit (zur Beschleunigung nutzen sie in hohem Maße die Schwerkraft) ihre Jagdflugbefähigung erst oberhalb 100 m gefahrlos entfalten und dreidimensional fluchtbefähigte Vögel effektiv erbeuten. In geringerer Höhe ist ihr Jagderfolg gering, wenn sie vornehmlich auf linear flüchtende Beutevögel (wie etwa Rebhühner) angewiesen sind.

Hierofalken jagen selten höher als 100 m und am effektivsten im bodennahen Raum bis 30 m Höhe. Dabei können sie kaum die Schwerkraft nutzen, müssen Geschwindigkeit bei hoher Wendigkeit durch Eigenbeschleunigung gewinnen, was klare, leistungsdeterminierte morphologische Unterschiede zwischen den Vertretern beider Gruppen bedingt. Dementsprechend klafft allein umweltseitig im Bereich zwischen 30 und 100 m eine erstaunlich klar umrissene „Jagdflug-Lücke", die über alternative Leistungsoptimierung grundlegende, morphologisch erfassbare Unterschiede bedingt.

Daraus resultiert ein funktionelles "Evolutionsproblem". Wenn sich aus einem Hierofalken ein Wanderfalke oder umgekehrt entwickeln würde, ist dies wegen der damit verbundenen alternativen Leistungsoptimierung (BAUMGART 1998a) nicht fließend möglich,

Abb. 8 (S. 109): Dimensionsreihe der im freien Luftraum (Wander- und Baumfalke), bodennahen Raum im offenen (Hierofalke und Merlin) und gedeckten Gelände (Habicht und Sperber) sowie am Boden im Gelände mit Ansitzwarten (Mäusebussard und Turmfalke) jagenden Greifvögel (nach BAUMGART 1993) mit den der jeweiligen Dimensionsstufe optimal angemessenen Beutetieren (z.B. Rebhuhn: 350-500 g. Taube: 250-300 g, Star/Drossel: 80-120 g und Sperling: ca. 30 g). Zeichnung: N. KRANEIS.


NKRANEIS

was auch der abrupte Wechsel in der Morphologie reflektiert. Der Übergang zum Luftraumjäger erfordert eine Geschwindigkeitssteigerung. Doch ehe diese dem Erfordernis der Jagd im freien Luftraum gerecht wird, ist der entsprechende Falke für die Jagd im bodennahen Raum bereits zu schnell (und umgekehrt). Hier zeichnet sich eine scheinbar nur sprunghaft überwindbare „Ineffektivitäts-" bzw. „Instabilitätslücke" ab (BAUMGART 1978a), die anders genommen werden muss (Schema 3).

Dass dies entgegen KLEINSCHMIDTS Vorstellung von dauerhaft getrennten Formenkreisen in der Vergangenheit wiederholt erfolgt ist, belegt sowohl die sich molekulargenetisch abzeichnende enge Verwandtschaft von Wander- und Präriefalke als auch das Auftreten eines „Wanderfalken-Genotyps" beim Sakerfalken (HELBIG et al. 1994, SEIBOLD 1994).

In Wirklichkeit laufen derartige Prozesse aber wohl nicht durch sprunghaften Umschlag, sondern zuerst über eine Jagdraumuniversalisierung mit Merkmalswandel unter Effektivitätsverlust in beiden Kernbereichen ab. Die sich dann bildenden leistungsintermediären Formen existieren meist nur kurzzeitig. Als Belege für dauerhafte funktionelle Intermediärformen sind der Wander- und Hierofalken vertretende Aleutenfalke (*F. peregrinus pealei*), einige Lannerfalken-Formen und evtl. auch der isländische Gerfalke anzusehen (BAUMGART in Vorber.). Mehrere ökofunktionelle Positionen deckt, mit allerdings jeweils geringerer Effektivität, der Maorifalke (*F. novaeseelandiae*) als „Universalgreifvogel" Neuseelands ab (BAUMGART 1998b), was zugleich die Bedeutung von isolierten und Inselformen für den Ablauf derartiger Prozesse unterstreicht.

Indem zunehmend offenbar wird, dass massgebliche Kritikpunkte am „typologischen Artkonzept" (MAYR 1998a, HAFFER 1998) sich gar nicht auf Arten als Fortpflanzungsgemeinschaften und ihre Rolle in Evolutionsprozessen, sondern lediglich auf bestimmte lokomotorische Leistungsparameter beziehen lassen, können diese zugleich relativiert bzw. entkräftet werden. Damit eröffnen sich Möglichkeiten für eine neue Betrachtungsweise von Funktionalbezügen und auf das ökofunktionelle Kompartiment artlicher Realität. Der Widerspruch zwischen Unveränderlichkeit des Typs und geographischer Variabilität wird dialektisch überwindbar. „Typologisch" kann damit nicht mehr pauschal als „antievolutionär" interpretiert werden.

Auch das KLEINSCHMIDT erhebliche Erklärungsprobleme bereitende sympatrische Auftreten typenanaloger Arten, wie das von Turm- und Rötelfalke (Abb. 9) in der Paläarktis oder das des Wanderfalken mit dem Silberfalken in Australien und dem Taitafalken in Ostafrika, wird so erklärbar. Ökofunktionell kann es lokal zur Abdeckung der Leistungsanforderungen im Rahmen einer ökofunktionellen Position nur eine Optimallösung geben, die sich rein morphologisch auch nur in einer Art manifestiert. Entsprechende Arten vertreten sich geographisch. Im Falle von Doppelbesetzungen haben sich offenbar die anfangs getrennten Areale konvergent entstandener Arten später überlappt. Eine vordem erwachsene genetische Differenzierung garantiert eine sichere artliche Abgrenzung. Zwischen solchen Arten besteht dann im Rahmen der gleichen ökofunktionellen Positionierung stets ein zeitdifferentes, graduell größenmäßiges und/oder verteilungdifferentes Korrelationsverhältnis (BAUMGART 1991b, 1998a).

Auch die funktionellen Grundlagen der Existenz von Allospezies sowie der Artbildung, infolge der Ausbildung artisolierender Mechanismen und artlichen Abgrenzung (als Weg zur Wahrung der Integrität differenziert optimierter Leistungseinheiten) wird so erfassbar (BAUMGART 1992, 1998a). Damit eröffnet sich über die funktionellen Betrachtungen zu KLEINSCHMIDTS Formenkreiskonzept sowohl ein neuer Zugang zum Verständnis des

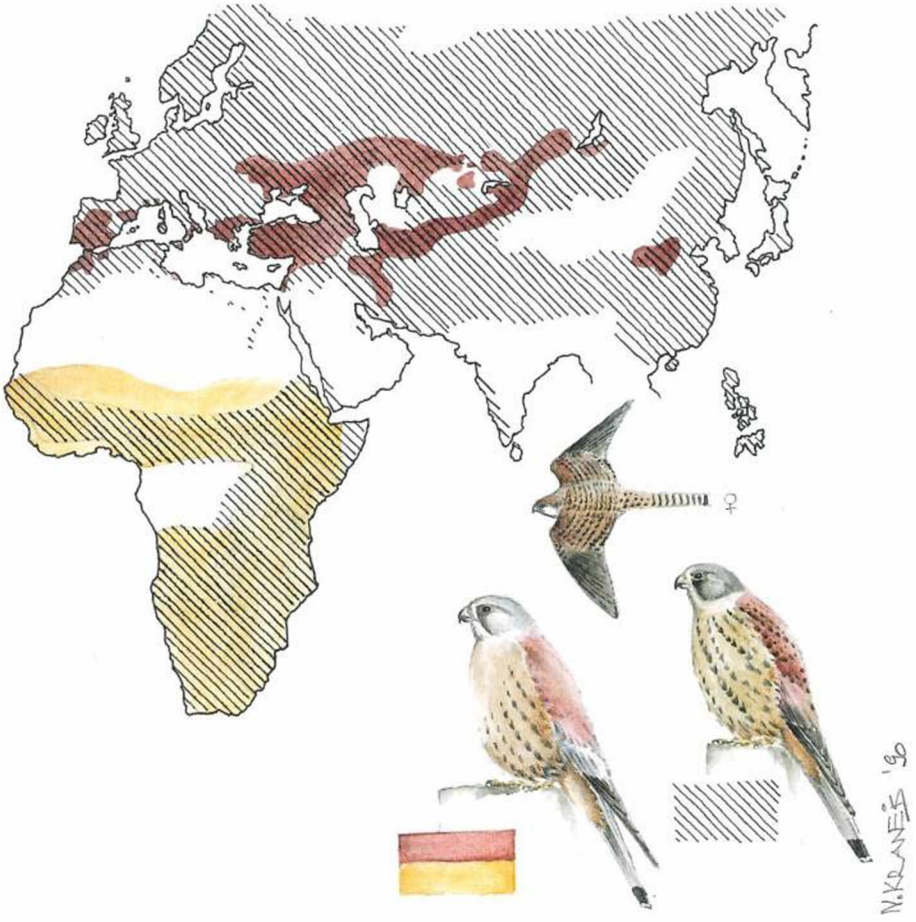
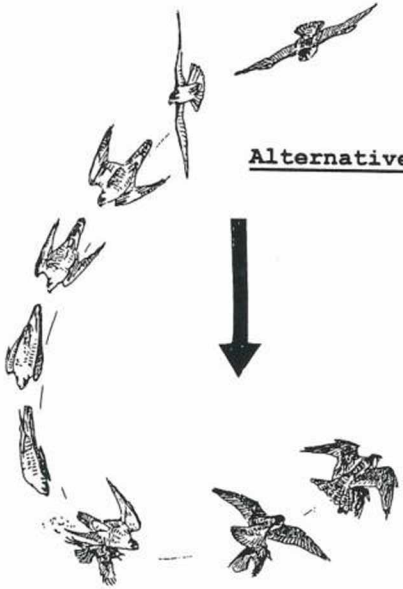


Abb. 9: Die Verbreitung von Turm- und Rötelfalke (*Falco tinnunculus* bzw. *F. naumanni*). Bei letzterem sind Brut- und Überwinterungsgebiet (rostfarben bzw. gelborange) getrennt ausgewiesen. Zur partiellen Überlappung ihrer Brutgebiete kam es erst nach langwährender, eine artliche Abgrenzung begründender Entwicklung, wobei sich zwischen beiden ein zeitdifferentes Korrelationsverhältnis (BAUMGART 1991b) ausbildete (Zeichnung, N. KRANEIS).

Schema 3 (S. 112): Die alternative Leistungsoptimierung von Wander- und Jagdfalken unter Bildung einer Ineffektivitäts- bzw. Instabilitätslücke (s. Text) lässt sich morphologisch (s. rechts oben) anhand klarer, übergangsloser Unterschiede in den Körperproportionen und Flugbildern (Wanderfalke: gedrungen, kurzschwänzig, mit knappen Flügeln, Sakerfalke als Vertreter der Hierofalken: gestreckt, langschwänziger, mit erweiterter Flügelfläche), anhand der Jagdweise (Wanderfalke als Vertikal-, Sakerfalke als Horizontaljäger) sowie in der Endkonsequenz noch durch unterschiedliche Jagdflugbefähigungen infolge grundlegend differenzierter Leistungsprofile belegen (Original nach BAUMGART 1998c).



Alternative Leistungsoptimierung bei Großfalken

Wanderfalke Sakerfalke

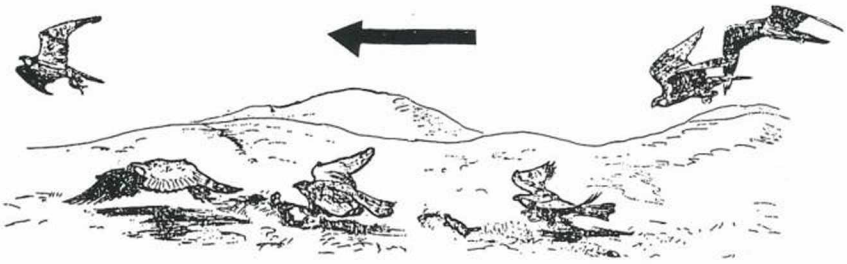
Jagdflugbefähigungen:

Wanderfalke — sehr ausdauernd (wie alle Falken) — Extrem schnell, mit mässiger aktiver Beschleunigung und Wendigkeit (nutzt zusätzlich die Fallbeschleunigung)

Hierofalken (Jagdfalken) — sehr ausdauernd (wie alle Falken) — sehr schnell mit (horizontal) hoher Eigenbeschleunigung und Wendigkeit

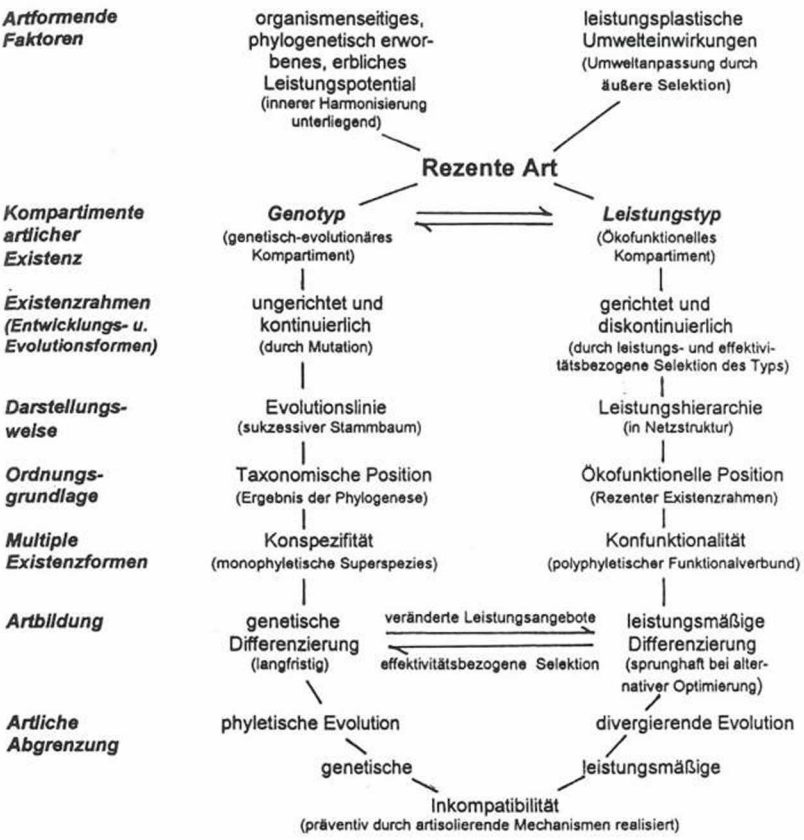
Ökofunktionelle Positionen (ÖFP)

Wanderfalke: Verfolgungsjäger im freien Luftraum
Hierofalken: Verfolgungsjäger im bodennahen Raum des offenen Geländes



rezenten Existenzrahmens von Arten und den damit verbundenen Leistungs- und Effektivitätsbezügen, als auch dem **dualen Charakter artlicher Realität** (Schema 4) mit einem genetisch-evolutionären und einem bisher meist vernachlässigten ökofunktionellen Kompartiment (BAUMGART 1998a).

Schema 4: Grundzüge des dualen Charakters artlicher Realität



7. Folgerungen und Ausblick

Auf funktioneller Grundlage interpretiert, offenbart KLEINSCHMIDTS greifvogelkundliches Werk in seiner Anschaulichkeit plausible Lösungen, die für weiterführende Betrachtungen zum Artproblem unverzichtbar sind. Wieso lösten nun seine Postulate solche

Verwirrung aus und führten zugleich zu derartigen Konfusionen sowie letztlich Aversionen und Konfrontationen? Hier spielte wohl der bis nach der Jahrhundertwende anhaltende Streit um die Akzeptanz des Darwinismus die entscheidende Rolle. DARWINS Auffassung einer durch stete Anpassung erfolgenden kontinuierlichen Evolution ließ keine Diskontinuitäten und Lücken zu (JAHN et al. 1982). Doch gerade hierauf beharrten die Gegner dieser Theorie, die damit den Darwinismus als Irrlehre abzuwerten versuchten.

Unter ihnen positionierte sich auch KLEINSCHMIDT. Er konnte dabei mit Hinweis auf Untersuchungsbefunde an Greifvögeln (sowie auch an anderen Arten, darunter die Graumeisen *Parus palustris* und *P. montanus*) seine Haltung fundiert belegen. Auf diesen Ansätzen beruht auch seine Formenkreislehre (KLEINSCHMIDT 1926), die jedoch infolge ihrer antideszendentorischen Tendenz in klaren Widerspruch zum vorherrschenden Evolutionsverständnis geriet und keine generelle Akzeptanz fand. Sie und damit auch die in ihrem Sinne sprechenden Tatsachen, sind inzwischen nahezu vergessen.

Warum überging man aber, fast im gesamten 20. Jh., die diesem Theorieansatz zugrunde liegenden Realitäten? Hierzu mag maßgeblich beigetragen haben, dass sich die Aversion gegenüber Typen und typologischen Betrachtungen auf Grund ihrer antidarwinistischen Interpretation so tief eingeprägt hatte, dass schon jede andeutungsweise Betrachtung derartiger Inhalte auf allgemeine Ablehnung stieß. Die Anhänger des Darwinismus kapitulierten regelrecht vor dem Dogma des Typs; statt sich mit ihm auseinanderzusetzen, versuchten sie, es zu ignorieren.

Diese Haltung festigte sich noch mit der Akzeptanz des Biologischen Artkonzeptes (Biological Species Concept - BSC), das von einem engen Kontext zwischen Art und Evolution ausging (MAYR 1942, 1967). MAYR gelang dabei mit der Postulierung der Fortpflanzungsisolation als grundlegendem Artkriterium ein geradezu genialer Zugriff sowohl auf das genetisch-evolutionäre als auch das ökofunktionelle Kompartiment artlicher Realität, wodurch sich das BSC auch als „horizontal" (vgl. HAFFER 1998) darstellt. Denn die Fortpflanzungsisolation kann sowohl die Folge einer genetischen als auch einer funktionell-leistungsmäßigen Inkompatibilität (die geradezu zur artlichen Abgrenzung zwingt) sein. Dies ermöglichte gegenüber anderen Artkonzepten eine Betrachtung arttheoretischer Fragen in vordem nicht gekannter Komplexität und erweckte zudem den Eindruck, die Problematik würde allseitig erfasst.

Doch mit seinen nahezu ausschließlich genetischen Erklärungsansätzen (SANDKÜHLER 1990, MOCEK 1998) vermochte das BSC nur die Vorgänge im genetisch-evolutionären Kompartiment kausal zu interpretieren. Im Bereich des ökofunktionellen Kompartimentes blieben sie nur Stückwerk, wenngleich die wechselseitige Bedingtheit zwischen Geno- und Phäno- bzw. Leistungstyp auch hier Erörterungen zuließ. Doch wirklich ursächliche Bezüge (wie etwa das Problem von Allo- und Paraspezies bzw. der Parallelophylie generell) sind so nicht ableitbar. Auch die bald favorisierten ökologischen Forschungen (die stets mehr umwelt- als organismenorientiert sind) konnten nur Annäherungen an das Artproblem bringen.

Das ökofunktionelle Kompartiment betreffende Fragestellungen, die sich primär auf den rezenten (statischen) Existenzrahmen von Arten beziehen, sind dagegen nur über Funktional-, Leistungs- und Effektivitätsbezüge lösbar. Da diese stets der Optimierung unterliegen, komplexe Optimierungen im lokomotorischen Leistungsbereich aber immer zur strukturellen, d.h. auch morphologischen Typisierung und zu Diskontinuitäten führen,

begegnete man derartigen Forschungsansätzen meist mit Misstrauen, diskreditierte sie in der Regel als antidarwinistisch bzw. antievolutionär.

Mit der Tabuisierung typologischer Erörterungen gerieten die Betrachtungen zum Artproblem durch das in seiner Anfangsphase gegenüber anderen Konzepten äußerst progressive BSC in eine konzeptionelle Falle. Eine vom BSC in seiner derzeitigen Fassung, ausgehende abschließende Lösung des Artproblems ist daher nicht mehr zu erwarten. Dem steht vor allem die antitypologische Grundeinstellung führender Vertreter des BSC entgegen, durch die das ökofunktionelle Kompartiment artlicher Realität von konzeptionellen Betrachtungen regelrecht ausgeschlossen wird. In Verkennung des Doppelcharakters der Art, deren beide Kompartimente, auf Geno- und Phäno- bzw. Leistungstyp beziehbar, unterschiedlichen Gesetzen und Ordnungsprinzipien folgen, werden Tatsachen, die zusammengeführt werden und der Synthese unterliegen müssten, auch weiterhin nur konträr und im wechselseitigen Ausschluss behandelt.

Artbildung wird gegenwärtig als Folge einer unterschiedlich raschen (vornehmlich genetischen) Differenzierung geographisch isolierter Populationsgruppen verstanden (vgl. HAFFER 1994). Wie alternative Leistungsdifferenzierungen und -optimierungen, die stets auf einer eingeengten Ressourcenbasis eine Effektivitätssteigerung zur Folge haben, relativ kurzfristig und unter vergleichsweise geringer Manifestation im Genpool zum gleichen Ergebnis führen, findet bisher kaum Beachtung. Zugleich wird damit meist die Chance vertan, die im Verlauf solcher Prozesse so wichtige, auch morphologisch manifestierte (und gegenüber genetischen Differenzen oft viel eindeutigere) Instabilitäts- bzw. Ineffektivitätslücke, gezielt als eindeutiges Kriterium für artliche Abgrenzung zu nutzen (BAUMGART 1998a). Erst ein vertieftes Verständnis des Wechselspiels von genetischer und leistungsmäßiger Differenzierung im Evolutionsprozess (in Form der phylogenetischen und divergierenden Evolution) macht mit Blick auf Arten als duale Systeme das Zustandekommen der gegenwärtigen artlichen Vielfalt erklärbar.

Indem das BSC gewissermaßen intuitiv beide Kompartimente artlicher Realität erfasst, ist es ihm auch möglich, neue Anschauungen nahezu komplikationslos und plausibel zu interpretieren sowie teilweise auch „entschärfend" zu integrieren, bevor sie in Konflikt zur eigenen Grundposition geraten. Neben ökologischen betrifft dies in neuerer Zeit vor allem ethologische Ansätze. Letztlich führt das aber nur zur Verzögerung und keiner echten Neuorientierung.

Hinzu kommen auch Bemühungen zur moderaten Korrektur der Grundlagen des BSC. STRESEMANN suchte (nach HAFFER 1997) bis zu seinem Lebensende nach einem offenbar Effektivitätskriterien erfassenden Evolutionsfaktor „X". MAYR (1998b) plädiert inzwischen für eine Trennung von Art und Evolution und räumt eine Dimensionslosigkeit des BSC ein, was auf eine künftig stärkere Berücksichtigung des rezenten Existenzrahmens artlicher Realität hinauslaufen könnte. Indem er aber zugleich an einer antitypologischen Einstellung konsequent festhält (MAYR 1998a), sind grundlegendere Änderungen in Kürze kaum zu erwarten. Wann es zur Akzeptanz von Arten als Leistungsträger und Leistungseinheiten im kausalmorphologischen Sinne sowie letztlich als duale Systeme (BAUMGART 1998a) mit jeweils zwei Grundformen in Existenz, Bildung, Abgrenzung und auch Evolution kommen wird, ist noch nicht absehbar. Dass die in KLEINSCHMIDTS Postulaten erfassten Gesetzmäßigkeiten des rezenten Existenzrahmens von Arten zur Lösung offener Fragen des BSC erforderlich sind, dürfte vielen führenden Vertretern dieser Theorie auch in naher Zukunft noch geradezu unvorstellbar, ja absurd erscheinen.

Für KLEINSCHMIDT trifft eine gegenteilige Positionierung zu. Empirisch ermittelte er wesentliche Grundgesetze des rezenten Existenzrahmens artlicher Realität und Konstanz, was damals eine gewaltige Denk- und Abstraktionsleistung darstellte. Er erahnte aber offenbar nicht einmal deren ausschließliche Funktionsbezogenheit. Im Geiste seiner Zeit versuchte er nun diese Erkenntnisse in einer, dem damaligen Evolutionsdenken gerecht werdenden, Form zu erfassen, was allein schon wegen der Konstanzorientierung der genutzten Tatsachen in die Irre führen musste. Zudem zeigte er sich an Evolutionsproblemen weniger als an denen der Konstanz der Art interessiert (vgl. HAFFER 1995, BELEITES 1996), was sich gut in diesen Rahmen einpasst.

Doch auch bei Ablehnung seiner Formenkreislehre durften die zu ihrer Konzipierung führenden Tatsachen (wie die Erkenntnis von der Brückenlosigkeit zwischen Formenkreisen) nicht so lange ignoriert werden. Es hätte längst erkannt werden müssen, dass sie in ihren Realitäten einer Neuinterpretation bedürfen und lediglich die Gesetzmäßigkeiten im ökofunktionellen, nicht aber im genetisch-evolutionären Kompartiment artlicher Realität widerspiegeln.

Auch wenn es vorerst noch an einem universellen Artkonzept fehlt, in das sie sofort komplikationslos integriert werden könnten, ist ihr Nutzen zur Lösung aktueller Probleme vor allem auf greifvogelkundlichem Gebiet unbestritten. Dies fördert letztlich auch ihre Anerkennung. Damit liefert KLEINSCHMIDTs greifvogelkundliches Werk in wichtigen Teilbereichen für die anstehende Neuorientierung im arttheoretischen Denken bedeutsame Bezugspunkte.

Dabei erscheint seine gegenwärtige Positionierung in der Wissenschaft der einstigen von CHRISTIAN LUDWIG BREHM (1787- 1864) vergleichbar, der mit seiner Artspalterei einst den Unwillen vieler Zeitgenossen hervorrief. Es war KLEINSCHMIDT, der die Bedeutung dieser Erkenntnisse erschloss und für die Begründung der „Populationskunde" nutzte, was dem Altmeister zur erneuten Anerkennung verhalf (STRESEMANN 1954). Nun ist es unsere Aufgabe, in vergleichbarer Weise mit KLEINSCHMIDT zu verfahren.

Die Logik der Biologie hat ihr historisches Gewissen (JACOB 1972), und in diesem Sinne führt an KLEINSCHMIDTs grundlegenden Erkenntnissen in ihrer objektiven Realität kein Weg vorbei. Dabei müssen wir uns jedoch von der Vorstellung lösen, KLEINSCHMIDTs Aussagen ließen sich auf ein phylogenetisches System anwenden. Sie spiegeln, auch wenn sie in der Formenkreislehre irrtümlich so gedeutet wurden, die Verhältnisse eines Funktionalsystems wider und betreffen ausschließlich das ökofunktionelle Kompartiment artlicher Realität. Dies ist ihm selbst, wie auch seinen Anhängern und Kritikern, nie bewusst geworden. Folglich geht es dabei nicht nur um seine Person. Was seiner „Rehabilitierung" dient, kann zugleich maßgeblich zur Wiederherstellung der in der ersten Hälfte des 20. Jh. abgerissenen historischen Kontinuität in unserem arttheoretischen Denken, sowie zu einer umfassenden Neukonzipierung der Grundlagen des Artproblems unter stärkerer Betonung bisher grob vernachlässigter kausalmorphologischer und funktioneller Aspekte beitragen.

Dies dürfte zudem weitreichende Konsequenzen haben. Denn mit der Orientierung an Funktional-, Leistungs- und Effektivitätsbezügen erhalten die Betrachtungen zum Artproblem in Übereinstimmung mit den Grundgesetzen der Dialektik (im Sinne HEGELS) zugleich eine solide philosophische Grundlage:
Die Art wird als Leistungsträger zur Qualität. Ihre Profilierung zur Leistungseinheit erfolgt nach dem Gesetz von Kampf und Einheit der Gegensätze. Übergänge zwischen Arten (als Leistungseinheiten) stellen sich infolge der Ineffektivitäts- bzw. Instabilitätslücken

stets sprunghaft dar. Dies schränkt die Existenz von Übergangsformen ein und die immerwährende Wiederkehr bestimmter Grundformen scheint sich nach dem Gesetz der Negation der Negation zu vollziehen.

Die Integration dieser Positionen lässt zweifellos neue Impulse für interdisziplinäre Betrachtungen im Evolutionsdiskurs erwarten.

Zusammenfassung

OTTO KLEINSCHMIDT (1870-1954) und seine im Jahre 1900, vor 100 Jahren, begründete Formenkreis-Lehre, die in hohem Grade auf Studien an Greifvögeln basierte, sind heute fast in Vergessenheit geraten.

Neuere ökofunktionelle Studien an dieser Artengruppe bestätigten indessen die objektive Realität der von ihm aufgestellten Formenkreise als Funktionalverbunde. Seine Typen und „Arten" offenbaren bemerkenswerte Leistungs- und Effektivitätsbezüge. Der Typ im Sinne KLEINSCHMIDTS stellt sich als Ausdruck der morphologischen Manifestation eines komplex optimierten lokomotorischen Leistungspotentials von Modulcharakter dar. Damit bietet KLEINSCHMIDTS greifvogelkundliches Werk einen wichtigen Ausgangspunkt für unsere künftigen systematischen Erörterungen im Verständnis von Arten als duale Systeme mit einem jeweils eigenständigen genetisch-evolutionärem und einem ökofunktionellem Kompartiment. Zugleich wird so deutlich, warum gegenwärtig diskutierte Artkonzepte, insbesondere aber das Biospezieskonzept, in der derzeitigen Fassung zu keiner abschließenden Lösung des Artproblems führen können.

Symmary

OTTO KLEINSCHMIDT (1870-1954) and his Formenkreis-Theory developed 100 years ago in 1900, which to a high degree is based on studies on Birds of Prey, fell into oblivion.

New ecofunctional studies on this species group confirmed the objective reality of KLEINSCHMIDT'S Formenkreise as functional units. His „types" and „species" show remarkable references to performance and efficiency relations. The type according to KLEINSCHMIDT is a morphologic manifestation of a complex optimized locomotoric basic performance potential with modul character.

KLEINSCHMIDT'S raptor work gives us a new starting point for our further systematical course of understanding of species as dual systems with separated genetic-evolutive and ecofunctional compartments. At the same time it becomes evident, why the recent species concepts, in particular the biospecies concept, can not lead to a final solution of the species problem.

Literatur

ANDERSEN, M. & R. A. NORBERG (1981): Evolution of reversed sexual dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. Biol. J. Linnean Soc. **15**: 105 - 130.

BAUMGART, W. (1975): Die Bedeutung funktioneller Kriterien für die Beurteilung der taxonomischen Stellung paläarktischer Großfalken. Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkd. Dresd. **33**: [30] 303-316.

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

BAUMGART, W. (1978b): Über Gefiedermerkmale, Existenzbedingungen und Züge der Brutbiologie östlicher Sakerfalken (*Falco cherrug milvipes*). Mitt. Zool. Mus. Berl. **54**, Suppl.hefte: Ann. Ornithol. **2**: 145- 166.

BAUMGART, W. (1989): Damaszener Wüstenfalken. Falke **36**: 6-13, 54-59, 91-94.

BAUMGART, W. (1990): Der KLEINSCHMIDT´s-Falke - ein hellphasiger Wanderfalke. Falke **37**: 363-368.

BAUMGART, W. (1991a): Der Sakerfalke. Neue Brehm-Bücherei, Bd. **514**, 3. Aufl. Wittenberg Lutherstadt.

BAUMGART, W. (1991b): Zeitdifferente Arten – ein Anpassungsprinzip an jahreszeitlich wechselnde Ernährungsbedingungen bei Vögeln. Falke **38**: 320-333, 346.

BAUMGART, W. (1992): Die Arealgrenze als Leistungsgrenze 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.

BAUMGART, W. (1993): Der Beitrag der Greifvogelforschung zur Formierung der funktionellen Arttheorie. Greifvögel und Falknerei **1992**: 94 - 101.

BAUMGART, W. (1996): Functional Aspects in the Taxonomy of large Falcons. Proc. Specialists' Workshop, Abu Dhabi (UAE) 14.- 17. November **1995**: 93-110.

BAUMGART, W. (1997a): Funktionelle Positionen und Taxonomie der Eigentlichen Falken (Gattung *Falco*) [Functional Positions and Taxonomy of True Falcons (Genus *Falco*)]. Mitt. Zool. Mus. Berl. **73** (1997), Suppl.heft: Ann. Ornithol. **21**: 103-129.

BAUMGART, W. (1997b): Der adaptive Charakter morphologischer Merkmale bei Greifvögeln und ihre taxonomische Relevanz. Greifvögel und Falknerei **1997**: 54-69.

BAUMGART, W. (1997c): KLEINSCHMIDT´s Postulate und einige Aspekte funktioneller Realität der Art bei Falken (Gattung *Falco*). Vortrag auf der 130. Jahresversammlung der DO-G in Neubrandenburg, 24.-29.9.1997. J. Ornithol. **139** (1998): 214.

BAUMGART, W. (1998a): Leistungsdifferenzierungen bei Greifvögeln und ihre Bedeutung für artliche Existenz und Artbildung. Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden **50**. Suppl. **11** (100 Jahre Art-Konzepte in der Zoologie): 125-137.

BAUMGART, W. (1998b): Der australische Braunfalke *Falco berigora* VIGORS & HORSFIELD 1827 als funktionelles Äquivalent zum paläarktischen Mäusebussard *Buteo buteo* (L. 1758) nebst Anmerkungen zur funktionellen Position des Neuseelandfalken *Falco novaeseelandiae* GMELIN 1788. Beitr. Gefied.kd. Morphol. Vögel **5**: 1-26.

BAUMGART, W. (1998c): The Reflection of KLEINSCHMIDT´s Raptor Work and its importance for the Recent Development of Species-Theory. Paper, Vth World Conference on Birds of Prey and Owls, 4.-11 August **1998** Midrand, South Africa, Abstracts p. 59.

BAUMGART, W. (2000): Zur Realität des Typs: OTTO KLEINSCHMIDTs und konzeptionelle Trugschlüsse im arttheoretischen Denken des 20. Jahrhunderts aus greifvogelkundlicher Sicht. Greifvögel und Falknerei **1999**: 143-170.

BAUMGART, W., W. FISCHER & D. ZENKER (1974): Über die funktionelle Stellung von Greifvögeln. Jagdinformationen **3-4**: 7 - 32.

BELEITES, M. (1996): OTTO KLEINSCHMIDTs Formenkreislehre - eine andere Sicht auf die Natur. Briefe zur Orientierung im Konflikt Mensch-Erde, Lutherstadt Wittenberg (17) **39**: 1-31.

BOCK, W. J. & J. FARRAND (1980): The number of species and genera of recent birds: a contribution to comparative systematics. Amer. Mus. Novit. **2703**, 29 S.

CADE, T. (1982): The Falcons of the World. London, Auckland, Sydney, Toronto, Johannesburg.

DEMENTIEV, G. P. & A. SHAGDARSUREN (1964): On Mongolian saker falcons and the taxonomical position of the Altai falcon. Sb. Trud. Zool. Mus. Moskov. Univ. **9**: 3 - 37. (Russ.).

EASTHAM, C. P. & M. K. NICHOLIS (1998): Morphometrics of the Desert Falcons. Paper, Vth World Conference on Birds of Prey and Owls, 4.-11 August 1998 Midrand, South Africa, Abstracts p. 18.

ECK, S. (1970): Verzeichnis der Formenkreis-Namen OTTO KLEINSCHMIDTs mit Bemerkungen zur Formenkreis-Nomenklatur. Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresd. **31** (Nr. 8): 85-137.

ECK, S. (1978): Die Entwicklung superspezifischer Begriffe in der zoologischen Taxonomie seit der Jahrhundertwende. Biol. Rdsch. **16**: 98-103.

ECK, S. (1988): Ist Otto KLEINSCHMIDTs Formenkreis-Konzept wieder aktuell? Proc. Int. 100. DO-G Meeting, Current Topics Avian Biol., Bonn **1988**: 61-67.

ECK, S. (1991): Die Zoogeographische Art der Adlerbussarde *Buteo* [*lagopus*] (Accipitridae). Mitt. Zool. Mus. Berl., Suppl.heft: Ann. Ornithol. **15**: 137-146.

ECK, S. (1992): Zoogeographische Arten bei palaearktischen Vögeln (Beispiel Falken) - Über Geospezies und Biospezies. Mitt. Ver. Sächs. Ornithol. **7**: 53-61.

ECK, S. (1994): Der KLEINSCHMIDTsche Formenkreis. Über die Entstehungsphase dieses Artbegriffes. Senckenberg-Buch **70**, Frankfurt am Main: 125-132.

ECK, S. (1996): Die paläarktischen Vögel – Geospezies und Biospezies. Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkd. Dresden **49**, Supplement: 1-103.

ELLIS, D. H. & C. P. GARAT (1983): The Pallid Falcon, *Falco kreyenborgi*, is a color phase of the austral Peregrine Falcon (*Falco peregrinus cassini*). Auk **100**: 269-271.

ENGELMANN, F. (1928): Die Raubvögel Europas. Neudamm.

FISCHER, W. (1980): Die Habichte. Neue Brehm-Bücherei, 3. Aufl. Bd. **158**. Wittenberg Lutherstadt.

HAFFER, J. (1987): Über Superspezies bei Vögeln. Ann. Naturhist. Mus. Wien **88/89**: 147 - 166.

HAFFER, J. (1994): Die SEEBOHM-HARTERT-"Schule" der europäischen Ornithologie. J. Ornithol. **135**: 37-54.

HAFFER, J. (1995): Die Ornithologen ERNST HARTERT und OTTO KLEINSCHMIDT: Darwinistische gegenüber typologischen Ansichten zum Artproblem. Mitt. Zool. Mus. Berl. **71**, Suppl.heft: Ann. Ornithol. **19**: 3-25.

HAFFER, J. (1997a): Essentialistisches und evolutionäres Denken in der systematischen Ornithologie des 19. und 20. Jahrhunderts. J. Ornithol. **138**: 61-72.

HAFFER, J. (1997b): Vogelarten und ihre Entstehung: Ansichten OTTO KLEINSCHMIDTs und ERWIN STRESEMANNs. Mitt. Zool. Mus. Berl. **73**, Suppl.heft: Ann. Ornithol. **21**: 59-96.

HAFFER, J. (1998): Artkonzepte in der heutigen Zoologie. Zool. Abh. Staatl. 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.

HARTERT, E. (1923): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Nachtrag I. Berlin.

HELBIG, A. J. (1998): Zum gegenwärtigen Stand der ornithologischen Systematik. Vortrag auf der 130. Jahresversammlung der DO-G in Neubrandenburg, 24.-29.9.1997, J. Ornithol. **139**: 209-210.

HELBIG, A. J., I. SEIBOLD, W. BEDNAREK, P. GAUCHER, D. RISTOW, W. SCHARLAU, D. SCHMIDL & M. WINK (1994): Phylogenetic relationship among Falcon species (Genus *Falco*) according to DNA sequence variation of the cytochrom b gene. In: B. U. MEYBURG & R. CHANCELLOR (Hrsg.): Raptor Conservation Today. Berlin, London & Paris.

JACOB, F (1972): Die Logik des Lebenden. Frankfurt a. M.

JAHN, I., R. LÖTHER & K. SENGLAUB (Hrsg.) (1982): Geschichte der Biologie. Jena. 1. Auflage.

JUDIN, K. A. (1950): Morfologitscheskie adaptacii Sem. *Falconidae* v svjasi s voprosami sistematiki. Sbornik Stat. Pamjati Ak. P. P. SUSCHKINA. Ak. Nauk. SSSR. Moskau u. Leningrad, S.135-208.

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, A. (1950): Leben und Werk. In: JORDANS, A. VON & F. PEUS (Hrsg.) (1950): Syllegomena Biologica - Festschrift zum 80. Geburtstag von Herrn Pastor Dr. med. h. c. OTTO KLEINSCHMIDT Lutherstadt Wittenberg am 13. Dezember 1950. Leipzig & Wittenberg. S. 1-31.

KLEINSCHMIDT, O. (1900): Arten oder Formenkreise? J. Ornithol. **48**: 134-139.

KLEINSCHMIDT, O. (1901): Der Formenkreis *Falco Hierofalco* und die Stellung der ungarischen Würgfalken in demselben. Aquila **8**: 1-49.

KLEINSCHMIDT, O. (1915-1918): Die wissenschaftliche Minderwertigkeit von DARWINS Werk über die Entstehung der Arten. Falco **11**: 1-6, 11-18; **12**: 5-9; **13**: 11-20, 21-32, 36-42; **14**: 2-3.

KLEINSCHMIDT, O. (1912-27): *Falco Peregrinus*. Berajah. Zoographia infinita. Halle.

KLEINSCHMIDT, O. (1923-37): *Falco Hierofalco* (KL.). Berajah. Zoographia infinita. Halle.

KLEINSCHMIDT, O. (1926): Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. Halle.

KLEINSCHMIDT, O. (1933-37): *Falco Peregrinus* II. Berajah. Zoographia infinita. Halle.

KLEINSCHMIDT, O. (1934): Raubvögel und Eulen der Heimat. Wittenberg.

KOEPCKE, H.-W. (1971-74): Die Lebensformen. Krefeld.

MAYR, E. (1942): Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist. Columbia University Press, New York.
MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg & Berlin.
MAYR, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. Hamburg und Berlin.
MAYR, E. (1998a): Das ist Biologie. Heidelberg & Berlin.
MAYR, E. (1998b): Gedanken zum Art-Problem. Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkd. Dresden Bd. **50**/ Suppl., Nr. **11**: 6-8.
MAYR, E. & L. L. SHORT (1970): Species Taxa of North American Birds. A Contribution to Comparative Systematics. Publ. Nuttall Ornithol. Club **9**: 1-127.
MEUNIER, K. (1958): Vorbemerkung zu der wissenschaftlichen Namensgebung. In: O. KLEINSCHMIDT: Raubvögel und Eulen der Heimat. Wittenberg-Lutherstadt, 3. Aufl.
MOCEK, R. (1998): Kausale Morphologie und aktueller Evolutionsdiskurs. Max-Planck-Institut für Wissenschaftsgeschichte, Preprint **92**: 1-73.
PEUS, F. (1970): Zum 100. Geburtstag von Herrn Pfarrer Dr. med. h. c. OTTO KLEINSCHMIDT - Aktualisierte Beilage/Vorwort zu Syllegomenea Biologica. Leipzig & Wittenberg (1950).
SANDKÜHLER, H. J. (Hrsg.) (1990): Europäische Enzyklopädie zu Philosophie und Wissenschaft. Hamburg.
SEIBOLD, I. (1994): Untersuchungen zur molekularen Phylogenie der Greifvögel anhand von DNA-Sequenzen des mitochondriellen Cytochrom b-Gens. Konstanz.
SEIBOLD, I., A. J. HELBIG & M. WINK (1993): Molecular Systematics of Falcons (Family *Falconidae*). Naturwissenschaften **80**: 87-90.
STEPHAN, B. (1990): Artkonzepte und Realität. Falke **37**: 112-114.
STRESEMANN, E. (1954): CHRISTIAN LUDWIG BREHM - zu seinem 90. Todestag am 23. Juli 1954. Falke **1**: 65-67.
STRESEMANN, E. & D. AMADON (1979): *Falconiformes*. In: E. MAYR & G. W. COTTRELL (Hrsg.), Checklist of Birds of the World, Vol. I, 2. Aufl. Cambridge/Mass.
WHITE, C. M. (1996): On the taxonomy of the desert falcons. Proc. Specialists' Workshop, Abu Dhabi (UAE) 14.- 17. November **1995**: 76-92.
WHITE, C. M., P. D. OLSEN & L. F. KIFF (1994): Family *Falconidae* (Falcons and Caracaras) In: J. DEL HOYO, A. ELLIOT & J. SARGATAL (Hrsg.).: Handbook of the Birds of the World, Vol. 2. New World Vultures to Guineafowl. Barcelona.
WINK, M. (1994): Molekulare Methoden in der Greifvogelforschung. Greifvögel und Falknerei **1993**: 17 - 28.
WINK, M. (1996): Molecular phylogeny of the saker (*Falco cherrug*) and other desert falcons. Proc. Specialists' Workshop, Abu Dhabi (UAE) 14.- 17. November **1995**: 178-202
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 (Hrsg.).: Holarctic Birds of Prey. ADENEX-WWGBP: 29-48.

Anschrift des Verfassers: Dr. WOLFGANG BAUMGART, Grumbkowstr. 2a, D–13156 Berlin

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Blätter aus dem Naumann-Museum

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: 19

Autor(en)/Author(s): Baumgart Wolfgang

Artikel/Article: Kleinschmidts greifvogelkundliches Werk und seine Bedeutung für neue Entwicklungen in der Arttheorie 94-120