

# Kontaktzonen bei Vögeln der Tropen und ihre biogeographische Bedeutung<sup>1</sup>

Jürgen Haffer

## Summary

### Contact zones between tropical birds and their biogeographical significance

As in the bird faunas of the Temperate Zones, numerous contact zones exist between species and subspecies of birds in the tropics where the representatives (1) hybridize, (2) exclude each other geographically without hybridization or (3) overlap their ranges narrowly. Examples are given for Amazonia, tropical Africa and New Guinea. It is largely unknown which processes of ecological competition maintain the replacement zones between taxa which do not hybridize. Contact zones represent regions of major biogeographic discontinuity in ecologically rather uniform environments.

Geoscientific data have become known from all tropical regions of the world suggesting that strong climatic-vegetational fluctuations occurred there in the lowlands and mountains during the last 60 million years (Tertiary and Quaternary) leading to the repeated separation and differentiation of bird and other animal populations in ecological "refugia" during unfavorable climatic phases and their subsequent range expansion and secondary contact when favorable climatic conditions had returned. Reproductively and ecologically isolated taxa were then able to overlap their ranges over extensive areas, where they now occur sympatrically.

## 1. Einleitung

Nahe verwandte Formen (Taxa) von Vögeln, die einander geographisch vertreten, stoßen vielfach entlang von recht scharf definierten Kontaktzonen aufeinander, wo sie (1) sich mischen und variable Hybridpopulationen bilden, (2) einander geographisch ausschließen, ohne (oder nur selten) zu hybridisieren oder (3) ihre Areale in randlichen Bereichen übereinanderschieben, ohne sich zu vermischen. Wenn keine weiträumige Hybridisation stattfindet, sind Kontaktzonen im Verhältnis zu den ausgedehnten Brutarealen der betreffenden Taxa

vielfach schmal, obwohl sie Breiten von 20-30 km (und mehr) erreichen können. Sie markieren wahrscheinlich Gebiete, in denen diese Taxa nach einer Periode (oder mehreren Perioden) der geographischen Trennung in sekundären Kontakt getreten sind. Wenn sich solche Kontaktzonen in bestimmten Gebieten häufen, spricht man gelegentlich von "Suturzonen" zwischen regionalen Faunen oder Floren (REMLINGTON 1968). Die genannten biologischen Beziehungen der Partner entwickelten sich im Kontakt je nach dem Grad der Differen-

---

1 Ernst Mayr gewidmet in Verehrung und Freundschaft zu seinem 95. Geburtstag am 5. Juli 1999.

zierung, den diese Gruppen während der Trennung erreicht hatten (MAYR 1942, 1963). Die Vertreter werden im ersten Fall taxonomisch als Unterarten (Subspezies) einer Biospezies (Art) eingestuft, bei den Alternativen (2) und (3) jeweils als eigene Arten angesehen, wobei es sich nicht immer um die nächsten Verwandten (Schwesterarten) handeln muß. Die drei Stadien von "Hybridisierung", "geographischer Ausschluss" und "Überlappung" unterteilen das in der Natur anzutreffende Kontinuum der unterschiedlichen Beziehungen nur grob schematisch, denn es kommen verschiedene Übergangssituationen vor, in denen die betreffenden Formen z.B. "Zonen der Überlappung und Hybridisation" bilden. Hier bestehen die Populationen der Kontaktzone aus Individuen der beiden Elternformen und einem unterschiedlichen Anteil von Hybriden.

In Mitteleuropa entstanden Überlappungs- und Kontaktzonen nach dem Ende der letzten Eiszeit, als sich die Inlandgletscher nach Skandinavien zurückgezogen hatten und die aus den Refugien im westlichen und östlichen mediterran-asiatischen Raum nachrückenden, unterschiedlich differenzierten Vertreter der Floren und Faunen hier zusammentrafen. "Gute" Arten, deren Verbreitungsgebiete in Europa überlappen, sind Wald- und Habichtskauz, Grün- und Grauspecht, Garten- und Waldbaumläufer. Kontaktzonen mit und ohne Hybridisation entstanden zwischen Nachtigall/Sprosser, Orpheus-/Gelbspötter, streifen-/weißköpfige Schwanzmeise, Einfarbstar/Star sowie Raben-/Nebelkrähe (MEISE 1928, SALOMONSEN 1931, SUDHAUS 1995, SUDHAUS et al. 1997). Die Krähen hybridisieren in einer relativ schmalen Zone, entlang welcher der Anteil von Hybriden schwankt (GLUTZ & BAUER 1997); dabei verpaaren sich die Vögel anscheinend nicht mit beliebigen Partnern (phä-

notypisch reinen Individuen oder Hybriden), sondern bevorzugen solche des eigenen Typs (RISCH & ANDERSEN 1998). In der schmalen Überlappungszone der beiden Spötter- und Nachtigall-Arten findet eine geringfügige Hybridisation und Introgression statt (FAIVRE et al. 1999, BECKER 1995). Während Haus- und Weidensperling westlich und östlich der Alpen, d.h. in Spanien bzw. auf der Balkanhalbinsel, regional sympatrisch leben, stehen sie in den Alpen in einer "Zone der Überlappung und Hybridisation" in Kontakt; diese Zone ist im Verhältnis zur gewaltigen Ausdehnung der jeweiligen Brutareale mit rund 35 km Breite relativ schmal. Anscheinend können die beiden Sperlinge in den engen Alpentälern einander nicht ausreichend ökologisch meiden, wodurch es hier – im Gegensatz zu den Gebieten westlich und östlich der Alpen – nur zu begrenzter Überlappung der Areale und zu partieller Hybridisierung beider Arten gekommen ist. Ihre biologischen Beziehungen in den Alpen sind nicht die von zwei echten biologischen Arten, sonst sollten sie diese Gebirgsbarriere – wie in zahlreichen anderen Fällen – schon längst in beiden Richtungen überwunden haben. Detaillierte Studien dieser Kontaktzone wären aufschlussreich.

Im Gegensatz zu der recht scharfen Artgrenze in den Alpen erfolgt der Übergang innerhalb der italienischen Populationen des Weidensperlings ("Italiensperling", *P. h. italiae*) südwärts zur Nominatform (*P. h. hispaniolensis*) auf Sizilien nach den Gefiedermerkmalen gleitend graduell (klinale), d.h. ohne Merkmalssprung. Dieser Befund stützt die taxonomische Interpretation des "Italiensperlings" als klinale Subspezies des Weidensperlings (*P. hispaniolensis*). Bei dieser Bewertung ist es gleichgültig, ob für die Entstehung der Merkmalskline von *P. h. italiae* ein genetischer

Einfluss von *P. domesticus* in der geologischen Vergangenheit angenommen wird oder nicht; weitere Einzelheiten bei HAF-FER (1989) und HAF-FER & HUDDE (in GLUTZ & BAUER 1997).

Sekundäre Kontaktzonen zwischen Vögeln der westlichen Paläarktis und Mittelasiens häufen sich im östlichen Teil des Elburs-Gebirges im Iran (z.B. Mittelmeer-/Nonnensteinschmätzer, Westlicher/Östlicher Stieglitz, Kappen-/Braunkopffammer; siehe HAF-FER 1977, 1989; VUILLEUMIER 1977) und in anderen Gebieten. Die generelle Bedeutung von Kontaktzonen für das Verständnis der Vorgänge bei der Artbildung hat MAYR (1942, 1963) diskutiert. Eine weltweite Übersicht von natürlichen Bastardpopulationen bei Vögeln gab MEISE (1975), während HAF-FER (1989, 1992) Kontaktzonen in der Paläarktischen Region und in anderen Gebieten der Welt besprochen hat, in denen die betreffenden Taxa nicht oder kaum hybridisieren. Die Kenntnis der biologischen Beziehungen von Vogelarten, die einander ohne (oder fast ohne) zu hybridisieren geographisch ausschließen (Parapatric), ist noch sehr gering und die Verhältnisse sind im einzelnen wahrscheinlich sehr komplex (Abb. 1). Nur die ökologischen Beziehungen zwischen Nachtigall und Sprosser sowie Orpheusspötter und Gelbspötter wurden bisher recht detailliert untersucht (Übersichten bei GLUTZ & BAUER 1988, 1991; SORJONEN 1986; BECKER 1995; FAIVRE et al. 1999).

Vogelarten, die ökologisch deutlich verschiedene Regionen bewohnen, schließen einander zumeist aufgrund unterschiedlicher ökologischer Präferenzen aus. Wenn solche Gebiete durch breite Übergangszonen miteinander verbunden sind, z.B. feuchte und trockene Waldgebiete, mögen sich zwei parapatriche Arten im Übergangsbereich aufgrund ökologischer Konkurrenz abrupt geographisch ausschlies-

sen. In solchen Fällen sind die Umweltgradienten nicht stark (steil) genug, um trotz der im Durchschnitt unterschiedlichen ökologischen Präferenzen der beiden Arten ihren abrupten Ausschluss entlang einer Kontaktzone zu bewirken (Abb. 1 Ba). Zwei Vogelarten in einem Gebirge können eine ähnliche Vertikalverbreitung in solchen Gebieten haben, wo jede für sich allein vorkommt, aber einander vertikal ausschließen, wo sie zusammentreffen. Man kann deshalb "horizontale" Parapatric im Tiefland (Abb. 1A und 1B) und "vertikale" Parapatric im Gebirge (Abb. 1C) unterscheiden.

Im folgenden bespreche ich einige Beispiele von Kontaktzonen bei tropischen Vögeln von Südamerika, Afrika und Neuguinea, um darauf hinzuweisen, wie relativ häufig geographischer Ausschluss von Arten auch in niederen Breiten ist und wie wenig im Detail darüber bisher bekannt wurde. Vor 40 Jahren war ich überrascht, als ich in meinem ersten tropischen Arbeitsgebiet in den geschlossenen Regenwäldern von NW-Columbien um den Golf von Urabá (nahe der Grenze mit Panamá) Kontaktzonen zwischen Vertretern der Arassari-Tukane, Jacamare, Ameisenvögel, Schnurrvögel und Stärlinge antraf (HAF-FER 1967), denn diese deuteten darauf hin, dass hier verschiedene Faunen in der jüngeren geologischen Vergangenheit nach einer Periode (oder mehreren Perioden) der geographischen Trennung und Differenzierung der Vertreter in sekundären Kontakt getreten waren. Hatten hier in den Tropen ähnlich wie in den höheren Breiten Faunendifferenzierungen in den letzten 1-2 Millionen Jahren (Quartär) aufgrund von Klima- und Vegetationsfluktuationen stattgefunden?

Ich danke M. Schön (Tübingen) für kritische Durchsicht des Manuskriptes und M. Louette (Tervuren) für Literaturhinweise.

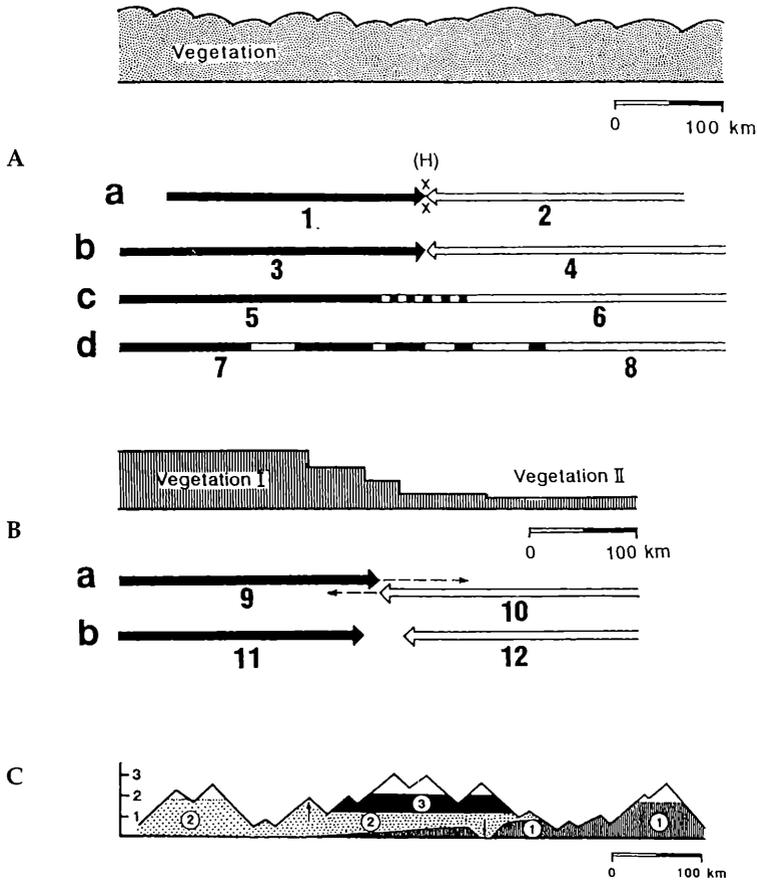


Abb. 1: Ökologische Beziehungen parapatrischer Vogelarten. Schematische Darstellung (nach HAFER 1992).

**A** Geographischer Ausschluss in einem weitgehend einheitlichen Vegetationsbereich. Das Areal beider Arten würde bei Abwesenheit des jeweiligen Vertreters wahrscheinlich größer sein. (a) Begrenzte Hybridisation am Kontakt der Arten 1 und 2 ("Hybridisations-Parapatrie"); (b) Konkurrenz-Ausschluss zwischen den Arten 3 und 4 ("Konkurrenz-Parapatrie"); (c) Arten 5 und 6 sind in einer schmalen Überlappungszone interspezifisch territorial; (d) Arten 7 und 8 bilden eine relativ breite Überlappungszone, in der jede für sich unterschiedlich große Gebiete besetzt, die ökologisch etwas unterschiedlich sein mögen.

**B** Geographischer Ausschluss parapatrischer Arten in der Übergangszone zwischen den ökologisch unterschiedlichen Vegetationsbereichen I und II; schematisch angedeutet durch einen regional abändernden Umweltfaktor (schattiert); (a) Konkurrenz-Parapatrie zwischen den Arten 9 und 10, deren Areale bei Abwesenheit des Vertreters mutmaßlich etwas ausgedehnter wären (gestrichelte Pfeile); (b) geographischer Ersatz der Arten 11 und 12, die deutlich unterschiedliche ökologische Ansprüche stellen und daher nicht in Kontakt kommen.

**C** Vertikaler Ausschluss von Arten im Gebirge aufgrund von ökologischer Konkurrenz. Arten 1 und 2 besetzen vergleichbare vertikale Gebirgsstufen, wo jede für sich allein vorkommt, aber schließen einander vertikal aus, wo sie in Kontakt kommen. Art 2 dehnt ihr vertikales Areal zum Tiefland und auf Höhenzüge aus, wo Arten 1 bzw. 3 fehlen (Pfeile). Vertikaler Maßstab in tausend Metern.

## 2. Amazonien

Neben den oben erwähnten Kontaktzonen in NW-Columbien sind zahlreiche weitere Beispiele aus Mittelamerika und Amazonien beschrieben worden (HAFFER 1967, 1969, 1970, 1974, 1992, 1997a). Einzelheiten über die Beziehungen der geographischen Vertreter und die exakte Lage dieser Kontaktzonen sind nur in wenigen Fällen bekannt, z.B. *Ramphastos*-Tukane (HAFFER 1974) und *Manacus*-Schnurrvögel (PARSONS et al. 1993).

### 2.1 Nördliche Tiefländer

Mehrere Vogelarten treffen im oberen Rio Negro/Rio Orinoco Gebiet (N-Brasilien und S-Venezuela) zusammen (Abb. 2, Tab. 1). Diese Region wird von den hohen Tepui-Tafelbergen beherrscht, deren Abhänge und trennende Tiefländer größtenteils mit Regenwäldern bedeckt sind. Dieses Gebiet und die Flachländer südwärts bis zum Rio Solimoes (mittlerer Amazonas) sind die Heimat des Natterer-Arassaris (*Selenidera nattereri*); Einzelheiten über die Kontaktzonen mit seinem westlichen

Vertreter *S. reinwardtii* in Oberamazonien und seinem östlichen Vertreter *S. culik* in NO Brasilien und den Guianas kennt man nicht (Abb. 2/1). Die Ameisenvögel *Gymnophithys leucaspis* und *G. rufigula* (Abb. 2/2) treffen im Talgebiet des oberen Rio Negro zusammen, aber auch in diesem Falle sind noch keine Einzelheiten ihrer Beziehungen am Kontakt bekannt. Die westlichen und östlichen Vertreter der mittelgroßen und großen *Ramphastos*-Tukane vermischen sich in ausgedehntem Maße, wo sie zusammengetroffen sind (Abb. 2/3). Die westlichen Vertreter der ebenfalls in Tab. 1 genannten Papageien (*Pionopsitta*), Arassaris (*Pteroglossus*) und Spechte (*Celeus*) sind weit nach Osten vorgestoßen, wo sie mit ihren geographischen Vertretern der Guianas zusammengetroffen sind (Abb. 2/4).

### 2.2 Südliche Tiefländer

Zahlreiche Kontaktzonen zwischen geographischen Vertretern von Arten- und Unterarten-Paaren verlaufen hier in ost-

- ◁ Fig. 1: Ecological relations of parapatric species of birds. Schematic representation. (from HAFFER 1992).
- A** Geographical replacement of species in a rather uniform vegetation zone. The range of each ally would be presumably more extensive in the absence of the respective geographical representative. (a) Hybridization parapatry between species 1 and 2; this situation grades into narrow zones of overlap and hybridization (and into broad overlap zones where occasional hybridization occurs). (b) Competition parapatry between species 3 and 4. (c) Overlap zone where species 5 and 6 remain interspecifically territorial. (d) Species 7 and 8 overlap their ranges to some extent occupying mutually exclusive patchy areas of varying size (these areas may or may not differ ecologically to some extent; e.g. higher versus lower terrain in a gently rolling landscape where the parapatric species meet).
- B** Geographical exclusion of species in the transition zone between ecologically different vegetation areas I and II (schematically indicated by a regionally changing environmental parameter). (a) Competition parapatry between species 9 and 10 whose ranges presumably would be somewhat more extensive in the absence of the competitor (dashed arrows). (b) Geographical replacement of species 11 and 12 which have totally different ecological preferences and are not in contact.
- C** Altitudinal species replacement in a mountainous region due to ecological competition. Species 1 and 2 have similar altitudinal ranges where they occur alone but segregate altitudinally where they come in contact. Species 2 ranges down to the lowlands and up into higher mountains where species 1 and 3, respectively, are missing (arrows). Vertical scale in thousand meters.

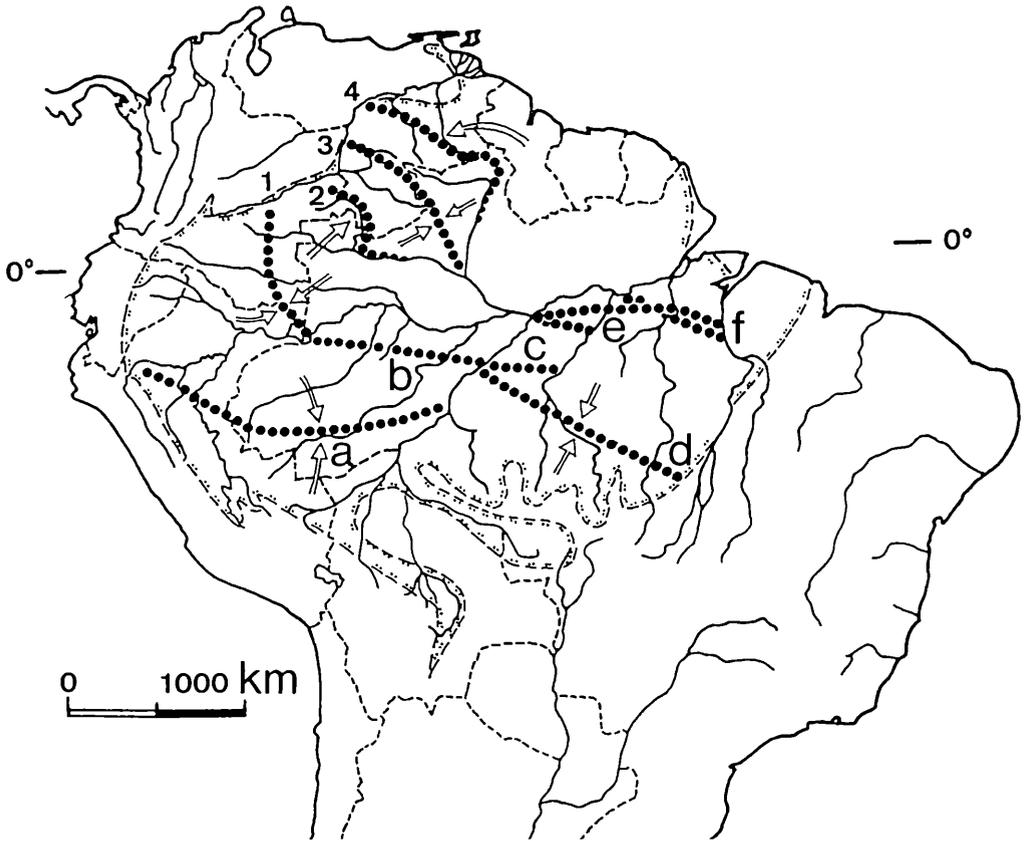


Abb. 2: Ungefähre geographische Lage von einigen Kontaktzonen zwischen Vogelarten und unterarten in Amazonien, die von Flussläufen völlig unabhängig oder durch ihre Wirkung unterschiedlich versetzt sind. Andere Kontaktzonen folgen großen Flüssen, welche die Grenzen zwischen Artarealen bilden. Die Kontaktzonen sind nördlich des Rio Amazonas durch Zahlen und südlich desselben durch Buchstaben gekennzeichnet; ihre betreffenden geographischen Vertreter sind in Tab. 1 aufgeführt. – Fig. 2: Approximate location of selected contact zones between species and subspecies of Amazonian birds which are independent from or variously displaced by river courses. Other contact zones follow large rivers which form the borders between species ranges. Contact zones are numbered in northern Amazonia and labelled with letters in southern Amazonia. Members of the respective representatives are listed in table 1.

westlicher Richtung und queren die vorwiegend nordwärts gerichteten Flussläufe (Abb. 2). Darunter sind sowohl Bewohner des Baumkronenbereichs (*Pionopsitta*, *Capito*, *Pteroglossus*) und der unteren und mittleren Baumregionen (*Galbula*, *Xiphorhynchus*, *Pipra*) als auch solche bodennaher Vegetation oder des Waldbodens selbst (*Neomorphus*, *Hylophylax*, *Thryotho-*

*rus*; siehe Tab. 1). Im südlichen Oberamazonien queren die Kontaktzonen zwischen vikariierenden Arten von Bodenkuckucken (*Neomorphus*), Schnurrvögeln (*Pipra*) und Jacamaren (*Galbula*) die Oberläufe der Flüsse Purús, Juruá und Ucayali (Abb. 2/a-b), d.h. diese stellen keine bedeutenden Ausbreitungsschranken für diese Vogelarten dar. Während die geographischen

Vertreter der genannten Artenpaare ohne Hybridisation in Kontakt stehen, vermischen sich die Vertreter von *Pipra coronata* in diesem Gebiet entlang einer ausgedehnten Hybridzone (HAFFER 1970). Eine Reihe von Arten des zentralen Südamazonien treffen sich mit ihren geographischen Vertretern entlang von Kontaktzonen, die sich hier von Nordwest nach Südost oder in

ost-westlicher Richtung erstrecken (Abb. 2/c). Einen ähnlichen Verlauf haben weitere Kontaktzonen, die im Gebiet des oberen Rio Tapajós entwickelt sind (Abb. 2/d). Beispiele von Artenpaaren, deren Vertreter südlich des unteren Rio Amazonas in Kontakt stehen (Abb. 2/e-f), sind Schmuckvögel (*Phoenicircus*) und Schnurrvögel (*Pipra*).

Tabelle 1: Einige Arten und Unterarten von Vögeln Amazoniens, zwischen denen auffällige Kontaktzonen entwickelt sind (siehe Abb. 2). – Table 1: Some species and subspecies of birds which form conspicuous contact zones in Amazonia (see Fig. 2).

I. Nördlich des Rio Amazonas; die westlichen Vertreter sind zuerst genannt.

*North of the Amazon River; western representatives named first.*

Ramphastidae	1	<i>Selenidera reinwardtii</i>	– <i>S. nattereri</i>
Formicariidae	2	<i>Gymnopithys leucaspis</i>	– <i>G. rufigula</i>
Ramphastidae	3	<i>Ramphastos vitellinus culminatus</i>	– <i>R. v. vitellinus</i>
		<i>Ramphastos tucanus cuvieri</i>	– <i>R. t. tucanus</i>
Picidae		<i>Veniliornis affinis</i>	– <i>V. cassini</i>
Psittacidae	4	<i>Pionopsitta barrabandi</i>	– <i>P. caica</i>
Ramphastidae		<i>Pteroglossus pluricinctus</i>	– <i>P. aracari</i>
		<i>Selenidera nattereri</i>	– <i>S. culik</i>
Picidae		<i>Celeus grammicus</i>	– <i>C. undatus</i>

II. Südlich des Rio Amazonas; die südlichen Vertreter sind zuerst genannt.

*South of the Amazon River; the southern representatives are named first.*

Cuculidae	a	<i>Neomorphus geoffroyi</i>	– <i>N. pucheranii</i>
Pipridae		<i>Pipra fasciicauda</i>	– <i>P. filicauda</i>
		<i>Pipra coronata exquisita</i> -Gruppe	– <i>P. c. coronata</i> -Gruppe
Galbulidae	b	<i>Galbula tombacea</i>	– <i>G. cyanescens</i>
Psittacidae	c	<i>Pionopsitta barrabandi</i>	– <i>P. vulturina</i>
Galbulidae		<i>Galbula rufoviridis</i>	– <i>G. galbula</i>
Capitonidae		<i>Capito dayi</i>	– <i>C. brunneipectus</i>
Ramphastidae		<i>Pteroglossus beauharnaesius</i>	– <i>P. aracari</i>
Cotingidae		<i>Xipholena punicea</i>	– <i>X. lamellipennis</i>
Ramphastidae	d	<i>Ramphastos vitellinus pintoii</i>	– <i>R. v. ariel</i>
Dendrocolaptidae		<i>Xiphorhynchus elegans</i>	– <i>X. spixii</i>
Formicariidae		<i>Hylophylax poecilonota griseiventris</i>	– <i>H. p. nigrigula</i>
Pipridae		<i>Pipra nattereri</i>	– <i>P. iris</i>
Troglodytidae		<i>Thryothorus genibarbis</i>	– <i>T. coraya</i>
Cotingidae	e	<i>Phoenicircus nigricollis</i>	– <i>P. carnifex</i>
Pipridae	f	<i>Pipra fasciicauda</i>	– <i>P. aureola</i>

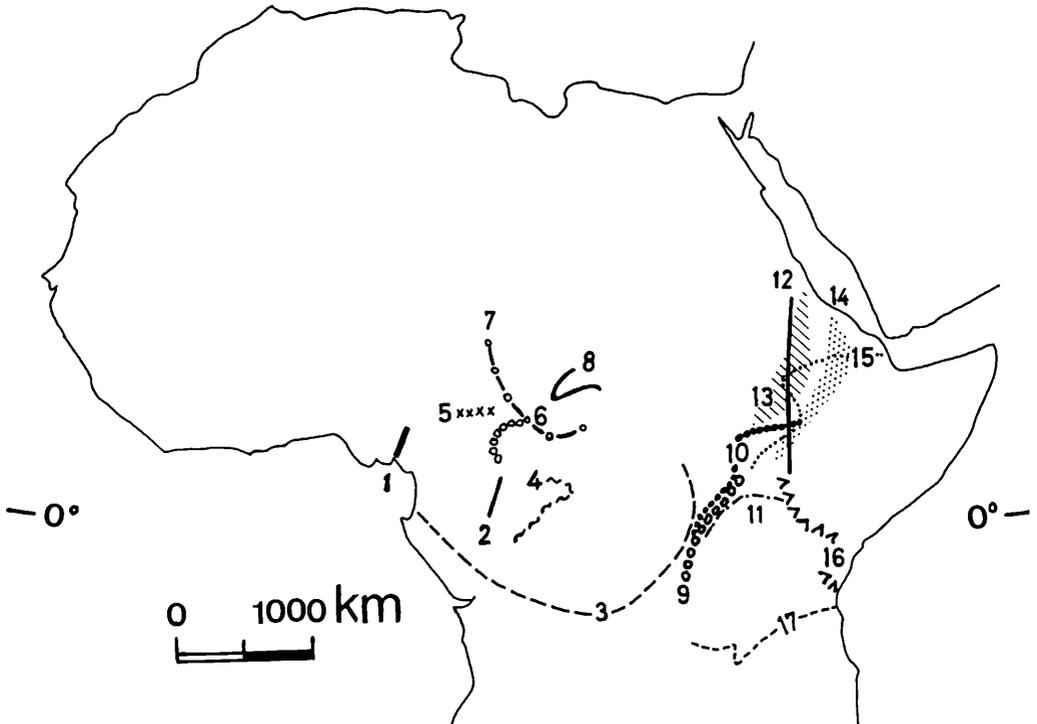


Abb. 3: Ungefähre geographische Lage von einigen Kontaktzonen zwischen Vogelarten und unterarten im tropischen Afrika; Nr. 13 (schraffiert) und 14 (punktiert) sind Überlappungszonen. Zusammengestellt nach Verbreitungskarten bei HALL & MOREAU (1970) und in *The Birds of Africa*, vol. 1-3 (1982-1988). Die betreffenden Vertreter, die einander entlang der nummerierten Kontaktzonen geographisch ausschließen, sind in Tab. 2 aufgeführt. Viele weitere Kontaktzonen sind im südlichen Afrika entwickelt. – Fig. 3: Approximate geographical location of contact zones between species and subspecies of birds in tropical Africa. Compiled from distribution maps in HALL & MOREAU (1970) and in *The Birds of Africa*, vol. 1-3 (1982-1988). The members of species and subspecies pairs which meet along the numbered contact zones are listed in table 2. Many additional contact zones are developed in southern Africa.

### 3. Tropisches Afrika

Eine große Zahl von nahe verwandten Arten, die einander geographisch vertreten, stehen auch im tropischen Afrika in Kontakt (Abb. 3 und Tab. 2). Eine Anzahl von Kontaktzonen häufen sich in den Regenwäldern des Grenzgebietes zwischen Nigeria und Kamerun und bilden eine "Suturzone" zwischen der (westlichen) Ober-Guinea- und der (östlichen) Unter-

Guinea-Waldregion (Abb. 3/1). Weitere Suturzonen befinden sich im Grenzbereich zwischen Kamerun und dem Tschad in offenem Waldland und Savannen (Abb. 3/5-8) und im Grenzbereich zwischen dem Sudan und Äthiopien in Gebieten, die mit Trockenwald und Steppenvegetation bedeckt sind (Abb. 3/10-15). In mehreren Fällen mögen sich die Umweltverhältnisse der von den Arten besetzten Areale im

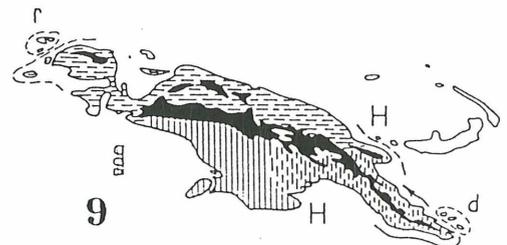
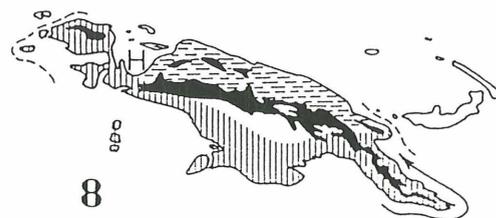
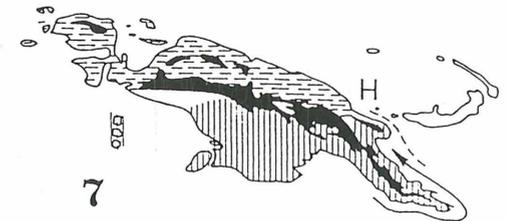
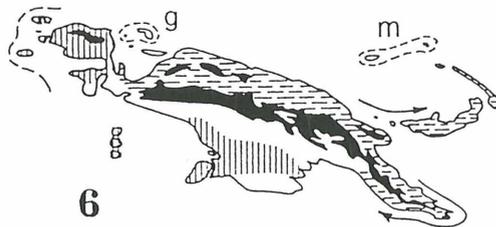
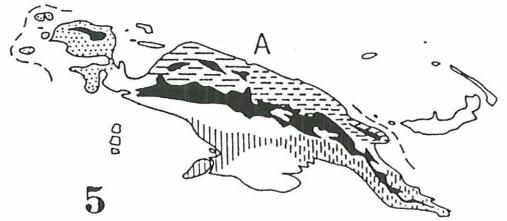
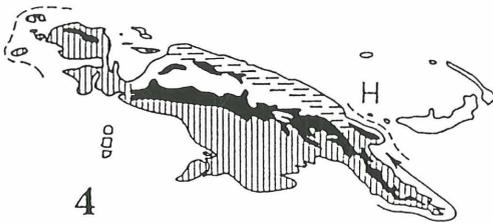
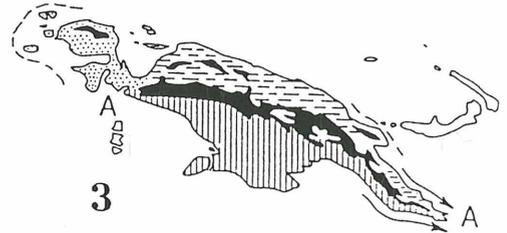
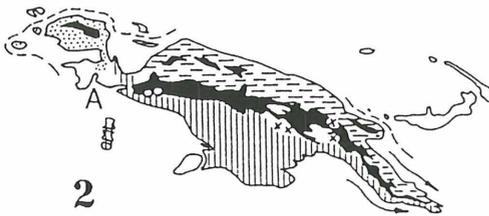
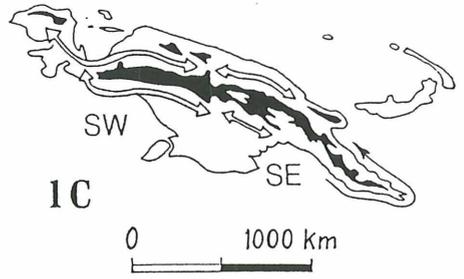
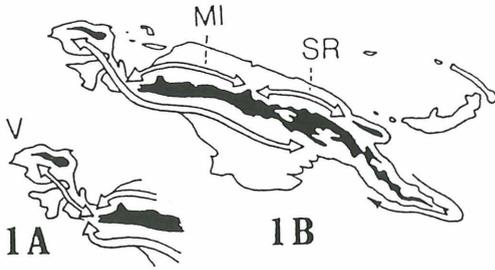
Durchschnitt unterscheiden, aber der Übergang ist zumeist so graduell, dass der abrupte geographische Ausschluss der parapatrischen Vertreter nicht ökologisch erklärt werden kann.

In Zentral-Afrika schließen einander die Vertreter zahlreicher Artenpaare im Tiefland einerseits und im Bergwald andererseits entlang auffälliger Kontaktzonen aus, ohne zu hybridisieren (PRIGOGINE 1984, 1988). Beispiele sind (1) die Spechte *Dendropicos griseocephalus* / *D. goertae*, (2) die Würger *Dryoscopus cubla* / *D. gambensis* und *Laniarius leucorhynchus* / *L. poensis*, (3)

die Rötel *Alethe poliocephala* / *A. poliophrys* und (4) die Erddrosseln *Zoothera tanganicae* / *Z. piaggiae* und andere. Weitere Beispiele vertikaler und horizontaler Parapatrie hat FRY (1988) zusammengestellt und eine Karte der Kontaktzonen afrikanischer Vögel veröffentlicht. Schon 1926 hatte sich ERWIN STRESEMANN bei einem Vortrag auf dem 6. Internationalen Ornithologen-Kongress über das Vorkommen und die historische Erklärung mosaikartiger Verbreitungsmuster und der Kontaktzonen afro-tropischer Vögel Gedanken gemacht (STRESEMANN & GROTE 1929).

Tab. 2: Einige Arten und Unterarten von Vögeln des tropischen Afrika, zwischen denen auffällige Kontaktzonen entwickelt sind (siehe Abb. 3). – Table 2: Some species and subspecies of Afrotropical birds which form conspicuous contact zones (see Fig. 3).

Musophagidae	1	<i>Criniger b. barbatus</i>	– <i>C. b. chloronotus</i>
Laniidae		<i>Prionops caniceps</i>	– <i>P. rufiventris</i>
Turdidae		<i>Neocossyphus finschi</i>	– <i>N. fraseri</i>
Sylviidae		<i>Sylvietta v. flaviventris</i>	– <i>S. v. virens</i>
		<i>Macrosphenus kemp</i>	– <i>M. flavicans</i>
Platysteiridae		<i>Platysteira blisseti</i>	– <i>P. chalybea</i>
Ploceidae		<i>Ploceus n. castaneofuscus</i>	– <i>P. n. nigerrimus</i>
Nectariniidae	2	<i>Anthreptes fraseri</i> (grüne Gruppe)	– <i>A. f.</i> (graue Gruppe)
Accipitridae	3	<i>Accipiter erythropus</i>	– <i>A. minullus</i>
Musophagidae	4	<i>Tauraco persa</i>	– <i>T. schuetti</i>
Phasianidae	5	<i>Francolinus albobularis</i>	– <i>F. schlegelii</i>
	6	<i>Francolinus bicalcaratus</i>	– <i>F. icterorhynchus</i>
Psittacidae	7	<i>Poicephalus senegalus</i>	– <i>P. meyeri</i>
Capitonidae		<i>Lybius dubius</i>	– <i>L. rolleti</i>
Musophagidae	8	<i>Crinifer piscator</i>	– <i>C. zonurus</i>
Indicatoridae	9	<i>Indicator maculatus</i>	– <i>I. variegatus</i>
Caprimulgidae	10	<i>Caprimulgus climacurus</i>	– <i>C. clarus</i>
Phoeniculidae	11	<i>Phoeniculus aterrimus</i>	– <i>P. cyanomelas</i>
	12	<i>Phoeniculus purpureus</i>	– <i>P. somaliensis</i>
Columbidae	13	<i>Streptopelia vinacea</i>	– <i>S. capicola</i>
Coraciidae	14	<i>Coracias abyssinica</i>	– <i>C. caudata</i>
Capitonidae		<i>Pogoniulus chrysoconus</i>	– <i>P. pusillus</i>
Columbidae	15	<i>Turtur abyssinicus</i>	– <i>T. chalcospilus</i>
Laniidae	16	<i>Tchagra australis</i>	– <i>T. jamesi</i>
Musophagidae	17	<i>Corythaixoides personata</i>	– <i>C. concolor</i>



#### 4. Neuguinea

Die Vogelfaunen der nördlichen und südlichen Tiefländer werden durch die gewaltige "Mauer" des 2000 km langen Zentralgebirges voneinander getrennt. Dieses beginnt im Westen an der Landenge zwischen der Geelvink-Bucht und der Triton-

◁ Abb. 4: Verbreitungsmuster einiger Vogelarten der Regenwälder des tropischen Tieflandes und der unteren Bergstufe von Neuguinea (nach STRESEMANN 1936 und PRATT 1982, erweitert und ergänzt).

Schwarz: Gebirge über 1000 m Höhe. **1A-C** Endemismus-Regionen (offene Doppelpfeile) als Gebiete des Vorkommens endemischer Arten und Unterarten (V Vogelkop, MI Mamberano-Idenburg Gebiet, SR Sepik-Ramu Gebiet, SW Südwestliches Tieflandgebiet, SE Südöstliches Tieflandgebiet). **1A** Südlich der Geelvink-Bucht Zusammentreffen von endemischen Arten und Unterarten des Vogelkop, der nördlichen und der südlichen Tiefländer; **1B** Vogelkop und südliche Tiefländer von derselben Form oder Formengruppe bewohnt, die mit der nördlichen Form an der Geelvink-Bucht in Kontakt steht; **1C** Vogelkop und nördliche Tiefländer von derselben Form oder Formengruppe bewohnt, die mit der südlichen Form ebenfalls an der Geelvink-Bucht zusammen trifft. Die SE Spitze von Neuguinea wird entweder von der nördlichen oder von der südlichen Form umgangen oder beide treffen sich nahe der Spitze selbst (Milne-Bucht), z.B. Nr. 3.

Zeichen: A – geographischer Ausschluß ohne Hybridisation, H – Hybridisation am Kontakt. Punktiert – endemische Formen des Vogelkop; senkrecht schraffiert und gestrichelt – Formen der südlichen Tiefländer und z.T. des Vogelkop; horizontal gestrichelt – Formen der nördlichen Tiefländer und z.T. des Vogelkop.

Beispiele (siehe Tab. 3): **2** Großfußhühner (*Talegalla*); beachte das Vorkommen von *T. cuvieri* am Südhang des Schneegebirges (zwei offene Kreise) und von *T. jobiensis* am Südhang des Zentralgebirges im östlichen Neuguinea (x), **3** Kronentauben (*Goura*), **4** Loris (*Lorius*), **5** Zwergpapageien (*Psittaculirostris*), **6** Spechtpapageien (*Micropsitta*); g *M. geelvinkiana*, m *M. meeki*, **7** Papageien (*Geoffroyus*), **8** Königspardiesvogel (*Cicinnurus*), **9** Göttervogel (*Paradisaea*), r *P. rubra*, d *P. decora*. Weitere Einzelheiten zu Arten und Unterarten in Text und Tab. 3.

Fig. 4: Distribution patterns of selected species and subspecies of birds inhabiting the rainforests of the lowlands and lower montane levels in New Guinea (after STRESEMANN 1936 and PRATT 1982, supplemented with additional data).

Solid: mountains over 1000 m elevation. **1A-C** Areas of endemism (open double arrows) as distribution centers of endemic species and subspecies (V Vogelkop, MI Mamberano-Idenburg region, SR Sepik-Ramu region, SW southwestern lowland region, SE southeastern lowland region). **1A** contact south of Geelvink Bay between endemic forms of the Vogelkop, the northern and southern lowlands; **1B** Vogelkop and southern lowlands are inhabited by the same form (or group of subspecies) which established contact with the northern form at Geelvink Bay; **1C** Vogelkop and northern lowlands are inhabited by the same form (or group of subspecies) which established contact with the southern form also at Geelvink Bay. Either the northern or the southern form extended its range around the southeastern tip of New Guinea or both established contact near the tip itself (Milne Bay), e.g. Nr. 3.

Symbols: A – geographical exclusion without hybridization, H – hybridization along the contact zone, stippled area – endemic form of the Vogelkop; dashed and hatched vertically – forms of the southern lowlands and, in some cases, of the Vogelkop; dashed horizontally – forms of the northern lowlands and, in some cases, of the Vogelkop.

Examples shown are as follow: **2** *Talegalla*; note the occurrence of *T. cuvieri* on the southern slope of the Snow Mountains (two open circles) and of *T. jobiensis* on the southern slopes of the Central Mountains (x), **3** *Goura*, **4** *Lorius*, **5** *Psittaculirostris*, **6** *Micropsitta*; g *M. geelvinkiana*, m *M. meeki*, **7** *Geoffroyus*, **8** *Cicinnurus*, **9** *Paradisaea*, r *P. rubra*, d *P. decora*. For further details see text and table 3.

Bucht und endet im äußersten Südosten der Insel. Die Tiefländer sind unterschiedlich breit und fehlen an einigen Stellen, wo die Gebirgsflanken direkt ins Meer abfallen. Folgende Tieflandgebiete zeigen eine gewisse zoogeographische Eigenständigkeit durch das Vorkommen endemischer Arten und Unterarten (STRESEMANN 1936, PRATT 1982, BEEHLER et al. 1986): (1) Vogelkop (NW-Ende Neuguineas); im nördlichen Neuguinea die Einzugsbereiche (2) der Flüsse Mamberano-Idenburg und (3) der Flüsse Sepik-Ramu; (4) die Tiefländer des südlichen Neuguinea. Beispiele charakteristischer Verbreitungsmuster sind in Abb. 4 und Tab. 3 zusammengestellt (mit Angabe der Unterschiede für Subspezies bzw. Subspezies-Gruppen).

Viele südliche Formen haben sich westwärts an der Geelvink-Bucht vorbei in die Vogelkop-Region hinein ausgebreitet (Abb. 4/1B), in anderen Fällen sind umgekehrt die nördlichen Formen den südlichen zuvorgekommen (Abb. 4/1C) oder es hat sich auf der Vogelkop-Halbinsel eine eigene Form entwickelt, und es stehen an der Geelvink-Bucht drei geographische Vertreter in Kontakt (Abb. 4/1A). Das ist z.B. bei den Großfußhühnern *Talegalla* (Abb. 4/2) und den Kronentauben *Goura* (Abb. 4/3) der Fall. Die nördlichen und südlichen Taxa treffen sich zumeist auch am südöstlichen Ende des Zentralgebirges, wobei entweder die südliche oder die nördliche Form die Südostspitze Neuguineas umrundet hat oder beide sich dort an der Milne-Bucht treffen. In verschiedenen anderen Fällen sind die Vertreter hier oder in NW-Neuguinea durch Verbreitungslücken voneinander getrennt (Abb. 4/4-7).

Die Verbreitungsgebiete der 3 Arten von *Talegalla*-Großfußhühnern des Vogelkop (*T. cuvieri*), von Nord-Neuguinea (*T. jobiensis*) und Süd-Neuguinea (*T. fuscirostris*) berühren sich in verschiedenen Gebieten, ohne zu überlappen. *T. cuvieri* und *T. fuscirostris*

stehen am Westende des Schneegebirges in Kontakt, wo die erstere Art in der unteren Bergstufe oberhalb des Wohngebietes von *T. fuscirostris* lebt (JONES et al. 1995: 117). *T. jobiensis* hat die Gebirge im östlichen Neuguinea südwärts überquert und ist hier in der unteren Bergstufe der Südflanke (oberhalb von *T. fuscirostris*) lokal verbreitet (Abb. 4/2). Offensichtlich verhindert das Vorkommen von *T. fuscirostris* das weitere Vordringen der beiden nördlichen Arten in die von diesem Vertreter besetzten südlichen Tiefländer. In ähnlicher Weise vertreten die drei Arten der Kronentauben (*Goura*) einander geographisch (möglicherweise mit begrenzter Hybridisation in einigen Kontaktgebieten). Mehr oder weniger ausgedehnte Mischzonen sind wahrscheinlich im Kontaktbereich der als Subspezies interpretierten geographischen Vertreter entstanden, obwohl das erst für die Formengruppen von *Cicinnurus regius* und *Ducula pinon* nachgewiesen ist.

Schon STRESEMANN (1936: 185) hat viele der in Tab. 3 aufgeführten Kontaktzonen besprochen und mit folgenden Worten auf ihre Bedeutung hingewiesen: "Der Südrand der Geelvink-Bai erlangt eine besondere Bedeutung für den Zoogeographen dadurch, dass hier aus Osten, Westen und Süden geographische Rassen zusammengestoßen sind. Ihr verschiedenartiges Verhalten in der Kontaktzone stellt den Untersucher vor eine Fülle wichtiger Aufgaben. Diese in Angriff zu nehmen, wäre wahrhaftig heute ein weit lohnenderes Ziel als die Suche nach unbekanntem oder seltenen Arten!" Diese Aufforderung klingt sehr fortschrittlich, denn zu jener Zeit war das wichtigste Ziel zoologischer Expeditionen noch immer die Entdeckung neuer Arten. Auch heute gilt STRESEMANN'S Aufruf uneingeschränkt, denn der Kenntnisstand ist in dieser Hinsicht noch immer so gering wie vor 60 Jahren!

Tabelle 3: Charakteristische Vogelarten und -unterarten der Regenwälder des tropischen Tieflandes und der unteren Bergstufe von Neuguinea. Pfeile symbolisieren Ausbreitung, Zahlen verweisen auf die entsprechenden Verbreitungskarten in Abb. 4. Die Formen des Vogelkop-Gebietes in NW Neuguinea sind entweder endemische Arten oder sie haben enge Beziehungen zu den Arten der nördlichen bzw. südlichen Tiefländer. Nach Angaben von STRESEMANN (1936) und PRATT (1982). – Table 3: Characteristic species and subspecies of birds inhabiting the rainforests of the tropical lowlands and lower montane levels in New Guinea. Arrows indicate range extension. Numbers refer to the corresponding distribution maps in Fig. 4.

	Süden (Fly River Plattform)	Nordwesten (Vogelkop)	Norden Mamberano- Idenburg	Sepik – Ramu
Megapodiidae	(2) <i>Talegalla fuscirostris</i>	↔ <i>T. cuvieri</i> →	← <i>T. jobiensis</i>	
Columbidae	<i>Ptilinopus p. pulchellus</i> → (Unterschwanzdecken rötlich orange, graue Brustfedern schmal weisslich gesäumt)		← <i>P. p. decorus</i> (Unterschw.d. gelblich orange Brustfedern breit weiss gesäumt)	
	<i>Ducula p. pinon</i> →	↔	← <i>D. p. jobiensis</i> (Oberfl.d. schwärzlich, blassgrau gesäumt)	
	(3) <i>Goura scheepmakeri</i> ↔	↔ <i>G. cristata</i> →	↔ <i>G. victoria</i>	
Psittacidae	<i>Chalcopsitta scintillata</i> ↔	↔ <i>C. atra</i> →	↔ <i>C. duivenbodei</i>	
	(4) <i>Lorius l. lory</i> – Gruppe (Unterflügeldecken rot)	→	← <i>L. l. jobiensis</i> – Gruppe (Unterfl.d. blau oder blauschwarz)	
	(5) <i>Psittaculirostris desmarestii</i> →		← <i>P. salvadorii</i>	<i>P. edwardsii</i>
	(6) <i>Micropsitta keiensis</i> →	↔	← <i>M. pusio</i>	
	<i>Probosciger a. aterrimus</i> – Gruppe (Haubenfedern breit)	→	↔ <i>P. a. stenolophus</i> (Haubenfedern schmal)	
	(7) <i>G. g. aruensis</i> -Gruppe (Bürzel grün)		↔ <i>Geoffroyus geoffroyi pucherani</i> – Gruppe (Bürzel rot)	
Acanthizidae	<i>G. p. palpebrosa</i> -Gruppe (Männchen mit schwarzer Stirn)	→	↔ <i>Gerygone p. wahnesi</i> (Männchen mit schwarzem Oberkopf)	
Myiagridae	<i>A. t. telescopthalmus</i> -Gruppe (Männchen Brust und Nacken weiss)	→	↔ <i>Arses t. insularis</i> (Männchen Brust und Nacken rostfarben)	
Paradisaeidae	(8) <i>C. r. regius</i> -Gruppe (Überaugenfleck rund)	→	↔ <i>Cicinnurus r. coccineifrons</i> – Gruppe (Überaugenfleck spaltförmig)	
	(9) <i>Paradisaea apoda</i> + <i>P. raggiana</i> →	↔	← <i>Paradisaea minor</i> (Weibchen mit weissem Bauch)	
Meliphagidae	<i>Philemon n. novaeguineae</i> (Stirn befiedert)	→	↔ <i>P. n. jobiensis</i> (Stirn nackt)	
Dicaeidae	<i>Melanocharis n. nigra</i> – Gruppe (Männchen Unterseite olivgrau)	→	↔ <i>M. n. unicolor</i> (Männchen Unterseite schwarz)	
Campephagidae	<i>L. leucomela</i> →	↔	← <i>Lalage atrovirens</i>	
Orthonychidae	<i>E. c. nigricrissus</i> →	↔	← <i>Eupetes c. caeruleus</i> – Gruppe	

## 5. Diskussion

Kontaktzonen mit und ohne Hybridisation der geographischen Vertreter sind von großer Bedeutung, denn sie kennzeichnen Zonen biogeographischer Diskontinuität in ökologisch oft sehr einheitlichen Lebensräumen. Kontaktzonen zwischen parapatrischen Arten in ökologisch komplexen, aber regional mehr oder weniger einheitlichen Gebieten (wie z.B. in großen Bereichen Amazoniens) regen zu folgenden Fragen an:

1. Welche Vorgänge oder Mechanismen halten den geographischen Ausschluss der beiden Vertreter aufrecht, d.h. wodurch wird ein Überlappen ihrer Areale verhindert? Ist die Lage der Kontaktzone stabil oder verschiebt sie sich im Laufe der Zeit?
2. Welche Vorgänge in der geologischen Vergangenheit haben zur Entstehung der Vertreter und ihrer Kontaktzonen geführt?

### 5.1 Ursache des geographischen Ausschlusses nahe verwandter parapatrischer Arten

Sympatrische Vogelarten (die dasselbe Gebiet bewohnen) sind (1) reproduktiv isoliert, d.h. sie vermischen sich nicht, und (2) in ihren ökologischen Ansprüchen unterschiedlich (vielfach bedingt durch unterschiedliche Verhaltensweisen), wodurch interspezifische Konkurrenz vermieden wird. Die Vertreter vieler Paare von parapatrischen Taxa sind zwar reproduktiv isoliert (und daher taxonomisch als Arten einzustufen), haben aber wahrscheinlich noch keine ökologische Segregation erreicht, d.h. die unmittelbare Ursache ihres geographischen Ausschlusses in einem regional einheitlichen Lebensraum ist nach dieser Interpretation interspezifische Konkurrenz. An ausgewählten Beispielen müs-

ste nachgeprüft werden, ob es sich dabei um aggressive Interaktion (aggressive interference) oder um wechselseitige Nutzung derselben Ressourcen (resource exploitation) handelt. Einige Untersuchungen haben die Annahme von Konkurrenzbeziehungen zwischen parapatrischen Arten und das Vorkommen von interspezifischer Territorialität im Kontaktbereich bestätigt: *Passerina amoena* / *P. cyanea* (EMLEN et al. 1975), *Hippolais polyglotta* / *H. icterina* (FERRY 1977, 1980; FAIVRE et al. 1999), *Luscinia luscinia* / *L. megarhynchos* (SORJONEN 1986, BECKER 1995). Offenbar stehen sich parapatrische Arten "phalanxartig" gegenüber, weil sie noch zu ähnliche ökologische Ansprüche stellen und deshalb nicht sympatrisch (und syntop) leben können. Dennoch wäre es theoretisch vorstellbar, dass sie in größere Teile der Vertreter-Areale gegenseitig "infiltrieren" und hier interspezifisch territorial leben könnten, wie das für die beiden Spötter und die beiden Nachtigallen in den betreffenden Überlappungszonen im Kontaktbereich zutrifft. Hybridisierung der Vertreter dieser beiden Artenpaare ist selten. Nur weitere detaillierte ökologische Feldstudien entlang von Kontaktzonen in den Tropen oder in den gemäßigten Breiten könnten Aufschluss darüber geben, welche Mechanismen eine solche "Infiltration" über große Entfernungen in den meisten Fällen verhindern und dadurch den geographischen Ausschluss aufrecht erhalten.

### 5.2 Historische Interpretation

Eine historische Interpretation der Entstehung von sekundären Kontaktzonen zwischen Unterarten und parapatrischen Arten impliziert die Annahme einer vorhergehenden Trennung der betreffenden Taxa, d.h. ihrer zeitweiligen geographischen Iso-

lation in ökologischen "Refugien" während einer ungünstigen Klimaperiode, gefolgt von Arealexpansion und sekundärer Kontaktnahme während einer nachfolgenden Periode unter günstigem Klima, als die sich ausdehnende Vegetation eine Arealerweiterung der betreffenden Vogelarten ermöglichte. Unter dieser Theorie wird angenommen, dass die in den "Refugien" geographisch isolierten Populationen (1) ausstarben, (2) unverändert überlebten oder (3) neue Art- oder Unterart-Merkmale entwickelten (entsprechend der Theorie der geographischen Artbildung; MAYR 1942, 1963). Bisher lässt sich nur wenig darüber aussagen, wann die verschiedenen vikariierenden Taxa entstanden und wann sie in Kontakt (oder erneut in Kontakt) getreten sind (wahrscheinlich während des späten Tertiärs oder im frühen Pleistozän). Kontaktzonen sind ein wichtiges biogeographisches Phänomen, das im Detail untersucht und auch bei der Abgrenzung von Naturschutzparks und Waldreservaten in Betracht gezogen werden sollte.

Zahlreiche geowissenschaftliche Informationen aus den tropischen Regionen der Welt sind in den letzten Jahrzehnten bekannt geworden, die darauf hindeuten, dass ausgeprägte Klima- und Vegetationsfluktuationen in den dortigen Tiefländern und Gebirgen während des Tertiärs und Quartärs (Pleistozän – Holozän) stattgefunden und wahrscheinlich zu intensiver Art- und Unterartbildung in den tropischen Lebensgemeinschaften geführt haben (VRBA et al. 1996). Hebung und Senkung von Gebieten waren in tektonisch aktiven Regionen dafür ebenfalls von Bedeutung, weil sie durch Gebirgsbildung bzw. Überflutung von Tiefländern Trennungen bzw. den Kontakt von vielen Populationen verursacht haben. Auch in Mittelamerika und NW-Kolumbien haben wahrscheinlich Vegetationsänderungen

zur Entstehung der oben erwähnten Kontaktzonen um den Golf von Urabá geführt (HAFFER 1967).

### 5.2.1 Amazonien

Palynologische Untersuchungen an fossilen Pollenprofilen lassen erkennen, dass im Gebiet der Serra dos Carajás in SO-Amazonien während der letzten 60 000 Jahre mehrere trockene Klimaperioden wiederholt zum Rückzug des Regenwaldes geführt haben. Ein trockeneres Klima als heute und eine offene Vegetation waren (wahrscheinlich während der letzten Glazialzeit) auch in den Gebieten des unteren Rio Tapajós, in Teilen des südlichen Mittelamazonien sowie nördlich von Manaus in Zentralamazonien vorherrschend. Fossile Dünenfelder im nördlichen Mittelamazonien zwischen den Flüssen Branco und Negro dokumentieren ebenfalls die Wirkung von einer oder mehrerer Trockenphasen in der jüngeren geologischen Vergangenheit. Im südlichen Oberamazonien trocknete vor ca. 53 000 Jahren ein ausgedehntes sumpfiges Flusssystem völlig aus. Außerdem zeigt das Vorkommen bestimmter Großsäuger, dass weite Gebiete Oberamazoniens (besonders im Grenzbereich von Peru und Brasilien) während des Pleistozäns von einer offenen Waldsavanne bedeckt waren, bevor der geschlossene Regenwald diese Gebiete wieder bedeckte (Zitate bei HAFFER 1997a, b). "The convergence of evidence continentwide supports the concept of drier conditions and less closed-forest cover at the glacial maximum" (CLAPPERTON 1993). VAN DER HAMMEN & ABSY (1994) und HOOGHIEMSTRA & VAN DER HAMMEN (1998) haben die neuesten Ergebnisse von Untersuchungen an fossilen Pollenprofilen in Amazonien diskutiert.

Während der trockenen Klimaphasen blieben wahrscheinlich große Regenwaldgebiete ("Refugien") in randlichen Gebie-

ten von Amazonien erhalten, besonders vor den Anden, an den Hängen der Tepuiberge von Süd-Venezuela und der Guianas sowie nördlich der Bergzüge von Zentralbrasilien und südlich der Mündung des Rio Amazonas. Die Zusammensetzung der Vegetation des Regenwaldes änderte sich wegen der etwas kühleren Temperatur zwar ein wenig, blieb aber "tropisch" und ermöglichte das Überdauern der Regenwaldfauna in den Waldrefugien. Die Gebiete zwischen den mehr oder weniger isolierten Waldgebieten waren wahrscheinlich von Trockenwald und offener Vegetation sowie von feuchten Galeriewäldern entlang der Flussläufe bedeckt. Ich betone aber, dass eine genaue Datierung und Korrelation der o.g. Befunde noch nicht möglich sind, so dass eine Reihe der genannten Ergebnisse kontrovers diskutiert werden.

Die Ausbreitungs- und Rückzugsbewegungen von Tierpopulationen wurden von unterschiedlich wirksamen Barrieren, wie z.B. den Flüssen in Amazonien, kontrolliert. Ihre Effektivität hing und hängt auch heute noch von der unterschiedlichen Ausbreitungsfähigkeit der einzelnen Arten von Vögeln, Säugern und Insekten ab. Vogelarten, die das dunkle Innere des Regenwaldes bewohnen, besitzen nur eine sehr geringe Ausbreitungsfähigkeit über das offene Wasser der Flüsse hinweg, aber sie konnten die breiten Flussläufe vielfach in den Quellgebieten umgehen, zumindest in solchen Gebieten, wo keine ökologischen Vertreter ihre Ausbreitung verhinderten. Ökologisch konkurrierende Arten (und selbstverständlich Unterarten), die einander entlang von Kontaktzonen geographisch ausschließen, sind in Amazonien wirksamere zoogeographische Barrieren als viele Flüsse. Diese können überquert oder im Quellgebiet umgangen werden, was nicht möglich ist, wenn ein öko-

logisch konkurrierender Vertreter das gegenüberliegende Ufer oder das Quellgebiet besetzt.

## 5.2.2 Tropisches Afrika

Klima- und Vegetationszyklen während des Tertiär und Quartär haben die Tierwelt des tropischen Afrika in ähnlicher Weise beeinflusst wie in Südamerika (MOREAU 1963, 1966). Waldrefugien während wiederholter Trockenphasen existierten in den küstennahen Tiefländern um den Golf von Guinea (Westafrika), in Teilen von Gabun und Ost-Zaire sowie nahe der Küste von Ostafrika. Mehrere Autoren haben die Zoogeographie der Differenzierung und Artbildung afrotropischer Vögel und Säugetiere auf der Basis solcher Klima- und Vegetationszyklen besprochen, z.B. DIAMOND & HAMILTON (1980), CROWE & CROWE (1982), GRUBB (1982), MAYR & O'HARA (1986), CROWE & KEMP (1988), FRY (1988), PRIGOGINE (1988), VRBA (1993).

## 5.2.3 Südost-Asien und Neuguinea

Durch das wiederholte Absinken des Meeresspiegels um mehr als 100 m während der Glazialzeiten des Pleistozän wurden viele Inseln in diesen Gebieten zeitweise miteinander verbunden oder die Entfernung zwischen Landgebieten erheblich verringert. Das führte zum Austausch von Faunen- und Florenelementen innerhalb des Malayischen Archipels und zwischen Neuguinea und Australien. Klimaschwankungen führten auch in diesen Gebieten zu Änderungen der Vegetation. Das Klima war relativ kühl und trocken während der Glazialperioden und wärmer/feuchter während der Interglazialzeiten des Pleistozän. Palynologische Daten zeigen, dass die Vegetation in Teilen der Malayischen Halbinsel und des Malayischen Archipels während der letzten Glazialzeit (vor ca.

18 000 Jahren) von der heutigen Vegetation erheblich abwich: in den Gebirgen dehnten sich Bergwälder hangabwärts aus, in den Tiefländern waren wegen der stärkeren Trockenheit des Klimas Savannen und Trockenwälder weiter verbreitet als Regenwälder (MORLEY & FLENLEY 1987, HEANEY 1991). Galeriewälder entlang größerer Flüsse erhielten feuchte Wald-Lebensräume in den relativ trockenen Regionen. Palynologische Daten aus Süd-Celebes (Sulawesi) und West-Java zeigen, dass auch dort während gewisser Zeiten des Pleistozän offene Trockenwälder in den Tiefländern verbreitet waren, die heute von dichten Regenwäldern bedeckt sind. HOPE (1996, Fig. 2) illustrierte eine Ausdehnung der Savannen und eine entsprechende Reduktion der Regenwälder in Süd-Neuguinea während der letzten Glazialzeit sowie eine Ausdehnung der Bergwälder hangabwärts.

STRESEMANN (1939) war der erste Autor, der das Konzept pleistozäner Klima- und Vegetationsfluktuationen auf eine Interpretation der historischen Zoogeographie des Malayischen Archipels und von Neuguinea anwandte. Er vermutete, dass mehrere ausgeprägte Feucht- und Trockenperioden alternierten. Vogelarten offener Vegetationen in Süd-China haben wahrscheinlich die Graslandgebiete des östlichen Neuguinea über eine diskontinuierliche Grasland-“Straße” Taiwan – Philippinen – Celebes (Sulawesi) – Molukken – Neuguinea erreicht. Andere Arten benutzten diese “Straße” wahrscheinlich in umgekehrter Richtung und dehnten ihre Areale von Australien nordwärts aus. Als STRESEMANN Anfang 1939 (vor der Veröffentli-

chung seiner Arbeit) diese Interpretation in einem Brief an ERNST MAYR (New York) erwähnte, antwortete dieser: “I believe that at some time in the past there was a drier zone along the north coast of New Guinea which was the immigration route for *Saxicola caprata*. The three species which I discovered in the Arfak Mountains: *Megalurus timoriensis*, *Acrocephalus* and *Lonchura vana* are an indication of this line of immigration. There are quite a number of savanna species which have not reached Australia. I am fairly convinced that these species reached New Guinea via the Moluccas and western New Guinea. These species are *Saxicola caprata*, *Merops philippinus*, and *Lanius schach*” (25. April 1939; siehe HAFFER 1997c, p. 509)<sup>1</sup>.

Obwohl für viele Tieflandgebiete Neuguineas mit relativ geringem Jahresniederschlag noch keine palynologischen Daten vorliegen, ist es wahrscheinlich, dass sich die Regenwälder aus diesen Gebieten während trockener Klimaphasen zurückgezogen haben. Während solcher Zeiten waren diese Gebiete Ausbreitungsschranken für Regenwaldvögel, die in mehreren großen Wald-“Refugien” voneinander getrennt waren, z.B. (1) im Vogelkop des nordwestlichen Neuguinea, (2) in Süd-Neuguinea, (3) im Mamberana-Idenburg-Gebiet sowie (4) im Sepik-Ramu-Gebiet von Nord-Neuguinea (PRATT 1982, BEEHLER et al. 1986). “Isolation of rainforest segments within New Guinea was obviously increased during dry glacial periods, when tongues of savannah intruded on the forest. Rainforest spread in wetter interglacial times with rainforest elements being re-united” (KEAST 1996: 374).

1 Ernst Mayr hat am American Museum of Natural History (New York) über mehrere Jahrzehnte hinweg taxonomische und zoogeographische Probleme der Vogelfaunen von Neuguinea, Melanesien und Polynesen bearbeitet. Es war seine Absicht, eine zoogeographische Analyse der Papuanischen Vogelfauna auszuarbeiten, die er aber wegen anderer Prioritäten aufgeben mußte, als er 1953 an die Harvard Universität (Cambridge, Mass.) berufen wurde.

## 6. Zusammenfassung

Ebenso wie bei den Avifaunen der gemäßigten Breiten gibt es auch unter den Vögeln der feuchten Tropen zahlreiche Kontaktzonen zwischen geographischen Vertretern, die hier (1) hybridisieren, (2) einander geographisch ausschließen, ohne sich zu vermischen oder (3) ihre Areale in randlichen Bereichen übereinanderschoben. Es werden Beispiele von Kontaktzonen in Amazonien, im tropischen Afrika und in Neuguinea vorgestellt. Welche Vorgänge der interspezifischen Konkurrenz den geographischen Ausschluss von Formen, die nicht hybridisieren, aufrecht erhalten, ist noch weitgehend unbekannt. In zoogeographischer Hinsicht kennzeichnen Kontaktzonen Gebiete auffallender Diskontinuität in ökologisch vielfach einheitlichen Lebensräumen.

Die Ergebnisse geowissenschaftlicher Untersuchungen deuten darauf hin, dass Fluktuationen von Klima und Vegetation in allen Gebieten der Tropen in den letzten 60 Millionen Jahren (Tertiär-Quartär) und davor stattgefunden haben. Das führte wahrscheinlich während ungünstiger Klimaphasen zu wiederholter Trennung und Differenzierung von Tierpopulationen in ökologischen "Refugien" und zu ihrem späteren Zusammentreffen entlang der vielen bekannt gewordenen sekundären Kontaktzonen, wenn günstige Klima- und Vegetationsverhältnisse zurückkehrten und eine erneute Ausdehnung der Areale ermöglichten. Stärker differenzierte Formen konnten ihre Areale dann übereinanderschoben.

## Literatur

- BECKER, J. (1995): Sympatrisches Vorkommen und Hybridisierung von Sprosser *Luscinia luscinia* und Nachtigall *L. megarhynchos* bei Frankfurt (Oder), Brandenburg. Vogelwelt 116: 109-118.
- BEEHLER, B. M., PRATT, T. K. & ZIMMERMAN, D. A. (1986): Birds of New Guinea. Princeton.
- CLAPPERTON, C. M. (1993): Nature of environmental changes in South America at the glacial maximum. Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol. 101: 189-208.
- CROWE, T. M. & CROWE, A. A. (1982): Patterns of distribution, diversity and endemism in Afrotropical birds. J. Zool. (London) 198: 417-442.
- CROWE, T. M. & KEMP, A. C. (1988): African historical biogeography as reflected by galliform and hornbill evolution. Acta XIX Congr. Internat. Ornith., vol. II: 2510-2518.
- DIAMOND, A. W. & HAMILTON, A. C. (1980): The distribution of forest passerine birds and Quaternary climatic change in tropical Africa. J. Zool. (London) 191: 379-402.
- EMLEN, S. T., RISING, J. D. & THOMPSON, W. L. (1975): A behavioral and morphological study of sympatry in the Indigo and Lazuli Buntings of the Great Plains. Wilson Bull. 87: 145-177.
- FAIVRE, B., SECONDI, J., FERRY, C., CHASTRAGNAT, L. & CÉZILLY, F. (1999): Morphological variation and the recent evolution of wing length in the Icterine Warbler: a case of unidirectional introgression? J. Avian Biol. 30: 152-158.
- FERRY, C. (1977): The mapping method applied to species problems. Interspecific territoriality of *Hippolais icterina* (Vieill.) and *H. polyglotta* (Vieill.). Polish Ecol. Studies 3: 145-146.
- (1980): Un couple mixte d'*Hippolais icterina* et *polyglotta* a élevé deux jeunes en cote-d'or. Jean le Blanc 19: 2-12.
- FRY, C. H. (1988): Speciation patterns in eight orders of Afrotropical land birds. Acta XIX Congr. Intern. Ornith., vol. II: 2528-2536.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. & BAUER, K. M. (1988, 1991, 1997): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bände 11, 12 und 14. Wiesbaden.
- GRUBB, P. (1982): Refuges and dispersal in the speciation of African forest mammals, p. 537-553 In: PRANCE, G. T. (ed.) Biological Diversification in the Tropics. New York.
- HAFER, J. (1967): Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. American Museum Novitates 2294, 57 p.
- (1969): Speciation in Amazonian forest birds. Science (Wash.) 165: 131-137

- (1970): Art-Entstehung bei einigen Waldvögeln Amazoniens. *J. Orn.* 111: 285-331.
- (1974): Avian speciation in tropical South America, with a systematic survey of the toucans (Ramphastidae) and jacamars (Galbulidae). *Publ. Nuttall Orn. Club* 14, 390 p.
- (1977): Secondary contact zones of birds in northern Iran. *Bonner Zool. Monogr.* 10, 64 p.
- (1989): Parapatrische Vogelarten der paläarktischen Region. *J. Orn.* 130: 475-512.
- (1992): Parapatric species of birds. *Bull. Brit. Orn. Club* 112: 250-264.
- (1997a): Contact zones between birds of southern Amazonia. *Orn. Monogr.* 48: 281-305.
- (1997b): Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation* 6: 451-476.
- (1997c): Ornithologen-Briefe des 20. Jahrhunderts. *Ökologie der Vögel* 19, 980 p.
- HALL, B. P. & MOREAU, R. E. (1970): An Atlas of Speciation in African Passerine Birds. *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, London.
- HEANEY, L. R. (1991): A synopsis of climatic and vegetational change in southeast Asia. *Climatic Change* 19: 53-61.
- HOOGHIEMSTRA, H. & VAN DER HAMMEN, T. (1998): Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis and a literature overview. *Earth Science Reviews* 44: 147-183.
- HOPE, G. (1996): Quaternary change and the historical biogeography of Pacific islands, p. 165-190 *In*: KEAST, A. & MILLER, S. E. (eds.) *The Origin and Evolution of Pacific Island Biotas, New Guinea to Eastern Polynesia: Patterns and Processes*. Amsterdam.
- JONES, D. N., DEKKER, R. W. & ROSELAAR, C. S. (1995): *The Megapodes*. Bird Families of the World 3. Oxford.
- KEAST, A. (1996): Avian geography: New Guinea to the eastern Pacific, p. 373-398 *In*: KEAST, A. & MILLER, S. E. (eds.) *The Origin and Evolution of Pacific Island Biotas, New Guinea to Eastern Polynesia: Patterns and Processes*. Amsterdam.
- MAYR, E. (1942): *Systematics and the Origin of Species*. New York.
- (1963): *Animal Species and Evolution*. Cambridge, Massachusetts.
- MAYR, E. & O'HARA, R. J. (1986): The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution* 40: 55-67.
- MEISE, W. (1928): Die Verbreitung der Aaskrähe (Formenkreis *Corvus corone* L.). *J. Orn.* 76: 1-203.
- (1975): Natürliche Bastardpopulationen und Speziationsprobleme bei Vögeln. *Abh. Verh. Naturwiss. Verein Hamburg (NF)* 18/19: 187-254.
- MOREAU, R. E. (1963): Vicissitudes of the African biomes in the Late Pleistocene. *Proc. Zool. Soc. London* 141: 395-421.
- (1966): *The Bird Faunas of Africa and its Islands*. London.
- MORLEY, R. J. & FLENLEY, J. R. (1987): Late Cainozoic vegetational and environmental changes in the Malay Archipelago, p. 50-59 *In*: Whitmore, T. C. (ed.) *Biogeographical Evolution of the Malay Archipelago*. Oxford.
- PARSONS, T. J., OLSON, S. L. & BRAUN, M. J. (1993): Unidirectional spread of secondary sexual plumage traits across an avian hybrid zone. *Science (Washington)* 260: 1643-1646.
- PRATT, T. K. (1982): Biogeography of birds in New Guinea, p. 815-836 *In*: GRESSITT, J. L. (ed.) *Biogeography and Ecology of New Guinea*. Monogr. Biol. 42. The Hague.
- PRIGOGINE, A. (1984): Secondary contacts in Central Africa. *Proc. 5<sup>th</sup> Pan-African Orn. Congr.*, p. 81-96.
- (1988): Speciation pattern of birds in the Central African forest refugia and their relationship with other refugia. *Acta XIX Congr. Intern. Orn.*, vol. II: 2537-2546.
- REMINGTON, C. L. (1968): Suture-zones of hybrid interaction between recently joined biotas. *In*: DOBZHANSKY, T. (ed.) *Evolutionary Biology*, vol. 2: 321-428.
- RISCH, M. & ANDERSEN, L. (1998): Selektive Partnerwahl der Aaskrähe (*Corvus corone*) in der Hybridisierungszone von Rabenkrähe (*C. c. corone*) und Nebelkrähe (*C. c. cornix*). *J. Orn.* 139: 173-177.
- SALOMONSEN, F. (1931): Diluviale Isolation und Artenbildung. *Proc. 7<sup>th</sup> Internat. Ornith. Congr. (Amsterdam 1930)*: 413-438.
- SNOW, D. W. (ed., 1978): *An Atlas of Speciation in African Non-Passerine Birds*. London.

- SORJONEN, J. (1986): Mixed singing and inter-specific territoriality – consequences of secondary contact of two ecologically and morphologically similar nightingale species in Europe. *Orn. Scand.* 17: 53-67.
- STRESEMANN, E. (1936): Zur Zoogeographie, p. 179-186 *In*: HARTERT, E., PALUDAN, K., LORD ROTHSCCHILD, W. & STRESEMANN, E.: Die Vögel des Weyland-Gebirges und seines Vorlandes. *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 21: 165-240.
- (1939): Die Vögel von Celebes, Teil 1 und 2 (Zoogeographie). *J. Orn.* 87: 299-425.
- STRESEMANN, E. & GROTE, H. (1929): Verbreitung und Gliederung afrikanischer Formenkreise. *Verh. VI. Intern. Orn. Kongr. (Kopenhagen 1926)*, p. 358-374.
- SUDHAUS, W. (1995): Analyse der eiszeitbedingten Entstehung von Zwillingarten in der europäischen Vogelfauna. *Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, N.F.* 33: 97-128.
- SUDHAUS, W., KIONTKE, K., LIEVEN, A. FÜRST VON, MANEGOLD, A. & SEITZ, V. (1997): Speziation in Mitteleuropa im Gefolge der Eiszeiten. *Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, N.F.* 36: 143-175.
- VAN DER HAMMEN, T. ABSY, M. L. (1994): Amazonia during the last glacial. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 109: 247-261.
- VRBA, E. S. (1993): Mammal evolution in the African Neogene and a new look at the Great American interchange, p. 393-432. *In*: GOLDBLATT, P. (ed.) *Biological Relationships between Africa and South America*. New Haven.
- VRBA, E. S., DENTON, G. H., PARTRIDGE, T. C. & BURCKLE, L. H. (eds.) (1996): *Paleoclimate and Evolution with emphasis on human origins*. New Haven.
- VUILLEUMIER, F. (1977): Suggestions pour les recherches sur la speciation des oiseaux en Iran. *Terre et Vie* 31: 459-488.

Dr. Jürgen Haffer  
Tommesweg 60  
D-45149 Essen

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ornithologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [39\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Haffer Jürgen

Artikel/Article: [Kontaktzonen bei Vögeln der Tropen und ihre biogeographische Bedeutung 43-62](#)