oad unter www.biologiezentrum.at

Orn. Anz. 42: 111-146

Arealstrukturen von Tangaren (Thraupinae) im südwestlichen Kolumbien

Ralf Strewe

Summary

Areal structures of Tanagers in southwestern Columbia

Biogeographic studies of the areal structure and areal dynamics of Thraupinae were conducted over two years within the Endemic Bird Area Chocó on the Pacific slope of the Westandes in the department Nariño, Colombia. Thraupinae were selected, as a characteristic group of the avifauna of the Chocó, distributed in all elevational zones on the Pacific slope of the Westandes and presenting a high portion of endemics. The studies were realised within an altidudinal gradient between 400 and 3200 m and included the vegetation zones of humid lowland, premontane and montane forest.

The macrochorological categorisation of the 75 Thraupinae species registered within the study area resulted in six different areal types. The Andean areal type shows the highest portion with 48 %, and 20 % of the tanager species are endemic for the Chocó. The Andean species are dominant in the premontane and montane elevation zone, while on the lower slopes and in the lowlands species of the trans-cisandean (16 %), the Chocó-Magdalena (3 %) and the Chocó-Caribbean (12%) areal type are characteristic. A significant distribution limit for the lowland species was registered at 500-600 m. The most important distribution limit for the premontane tanager species was identified in the elevation zone between 2300-2400 m within the transition zone of pluvial premontane and montane forests. Highest concentrations of Thraupinae species were found between 400 m and 1700-1800 m, with the maximum of 30 species at La Planada, resulting from the overlapping of the areal limits of lowland and premontane species. The endemic tanager species occur below 2300 m, with concentrations of eight species between 400-800 m and 1300-1600 m.

The species specific elevation amplitudes for the study area reach from 400 to 1900 m. While species with small elevational amplitude (<1000 m) and distribution in the lowlands have relatively wide distribution areas, the Chocó endemics with comparable elevation amplitudes and distribution within the premontane range of the Westandean slope have small distribution areas resulting from steep topography, which make them sensible against anthropogenic habitat destruction.

Additional to the project objectives information on the distribution structure of endemic and globally threatened bird species was collected. The analysis of the results on the areal structure of Thraupinae and on the endemic and threatened bird species allows the identification of conservation priorities in the region. The project shows clearly the necessity of conservation strategies and conservation activities in Nariño. The existing strategies and nature reserves are not sufficient for the sustainable protection especially of the endemic fauna. Future conservation activities within the Chocó must include the premontane elevation zone between 600 and 1800 m.

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

1. Einleitung

Die Neotropis und insbesondere Kolumbien zeichnet sich durch eine außerordentliche Artenvielfalt und Biodiversität aus. Kolumbien bedeckt 0,81 % der Erdoberfläche und besitzt nach Schätzungen 10 % der Pflanzen- und Tierarten und mit 1865 nachgewiesenen Vogelarten die artenreichste Avifauna der Welt (DAVIS et al. 1997; HILTY & BROWN 1986; SALAMAN 1994, SALAMAN et al. 2001). Speziell die biogeographische Region Chocó am pazifischen Abhang der Westanden in der pazifischen Region Kolumbiens und im angrenzenden nördlichen Ecuador weist eine außergewöhnlich artenreiche Flora und Fauna und die höchste Konzentration an endemischen Vogeltaxa innerhalb der Neotropis auf (LEYVA 1993; STATTERSFIELD et al. 1998; STREWE 1999b, TERBORGH & WINTER 1983).

Während in Ecuador nur noch ca. 5 % der pazifischen Tieflandregenwälder erhalten sind, ist der kolumbianische Chocó noch teilweise unerschlossen; doch werden auch in Kolumbien die Waldökosysteme durch großflächige Rodungen bedroht. So sind die Waldgebiete des kolumbianischen Chocó seit 1960 zu über 50 % geschädigt bzw. abgeholzt worden, und der Druck auf die verbliebenen Waldgebiete wächst ständig, da die derzeitige Abholzungsrate bei ca. 600 km^2 jährlich liegt (DAVIS et al. 1997). Gleichzeitig sind die Waldökosysteme des Chocó weitestgehend unerforscht; insbesondere zur endemischen Fauna liegen kaum Informationen vor, welche jedoch dringend zur Bestimmung von Gefährdungspotentialen und zur Aufstellung von Schutzkonzepten benötigt werden (STREWE 1999a, 1999b).

Im südlichen Kolumbien im Departement Nariño hat die Erschließung der pazifischen Region erst vor wenigen Jahren eingesetzt, so dass noch Primärwaldbestände innerhalb des gesamten Höhengradienten erhalten sind; außerdem sind in Nariño zwei private Naturschutzgebiete in unterschiedlichen Höhenstufen mit einer guten Infrastruktur ausgewiesen worden, weshalb die Region günstige Voraussetzungen für biogeographische Arbeiten entlang des Höhengradienten am westandinen Abhang bietet.

Die Thraupinae wurden ausgewählt, da sie zu den charakteristischen Gruppen der Avifauna des Chocó gehören, in sämtlichen Höhenstufen verbreitet sind und einen hohen Endemitenanteil aufweisen; sie sind daher für biogeographische Analysen am pazifischen Abhang der Westanden besonders geeignet.

Die vorliegende Arbeit analysiert die Verbreitungsmuster der Tangarenspezies in unterschiedlichen Höhenstufen am pazifischen Abhang der Westanden. Die Untersuchungen der Arealstrukturen, insbesondere der vertikalen Arealgrenzen, sind die Basis für die Analyse von Arealdynamiken. Informationen zur Arealstruktur der Tangare, zu Lebensraumansprüchen und zu altitudinalen Wanderungsbewegungen können stellvertretend für die gesamte Avifauna des Chocó hinsichtlich der Gefährdungsursachen ausgewertet werden.

2. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt in der pazifischen Region im äußersten Südwesten Kolumbiens in der Provinz Nariño (Abb. 1) und erstreckt sich im Bereich der pazifischen Abdachung des Vulkans Cumbal, welche steil zum Pazifik abfällt. Die Un-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

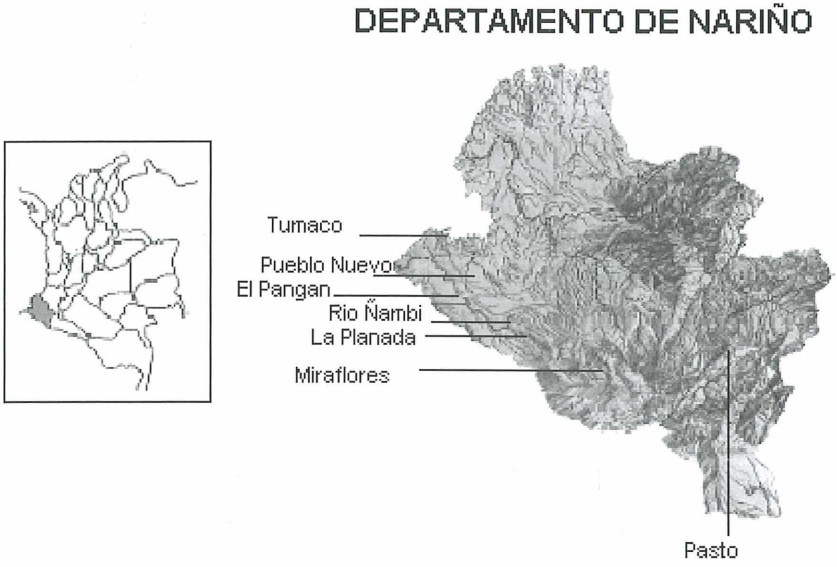

Abb. 1: Lage der Untersuchungsstandorte in Nariño. – *Fig. 1: Location of the study area in Nariño.*

tersuchungen innerhalb des Forschungsprojektes wurden an 5 Standorten in unterschiedlichen Höhenstufen entlang eines Höhengradienten von 3200 m bis 400 m am pazifischen Abhang der Westanden durchgeführt. Die Standorte befinden sich im Wassereinzugsgebiet und Talsystem des Rio Miraflores/Güiza. Der Fluss Miraflores entspringt an den Abhängen des Vulkans Cumbal und mündet in einer Höhe von 1300 m in den Rio Güiza, welcher im Tiefland in den Rio Mira übergeht und unter diesem Namen als Grenzfluss zu Ecuador in den Pazifik mündet.

Die Standorte liegen entlang eines Höhengradienten (O→W), welcher den Verbreitungsschwerpunkt der Tangare (Thraupinae) einschließt. Die Anordnung der Standorte ergibt einerseits einen umfassenden Höhengradienten zwischen 3200 bis 400 m mit größeren Distanzen zwischen den Standorten, und andererseits drei fortlaufende kleinere Gradienten von 3200 bis 2200 m, 2100 bis 1300 m und von 1600 bis 600 m. Diese Konstellation erlaubt die genaue Untersuchung der Areale der Tangarenspezies entlang des Höhengradienten.

Das höchste Untersuchungsgebiet liegt nahe der kleinen Ortschaft Miraflores (2800 m, 1°02'N, 77°52'W) am pazifischen Abhang des Vulkans Cumbal (4764 m), in den Verwaltungsbezirken Mallama und Cumbal. Das Untersuchungsgebiet erstreckt sich in einer Höhenstufe zwischen 2200 bis 3200 m im Tal des Rio Miraflores. In der relativ unzugänglichen Region rund um die Ortschaft Miraflores (2800 m) auf der Westabdachung des Vulkans hat die Entwaldung noch nicht größere Ausmaße angenommen. Allerdings sind der Talkessel und die siedlungsnahen Hanglagen bereits entwaldet und ständig werden weitere Flächen gerodet.

In der Höhenstufe zwischen 1700-2200 m ca. 8 km südwestlich der Ortschaft Ricaurte liegt das Reservat La Planada (01°5'N, 77°24'W). Auf Initiative des WWF (World Fund for Nature) – USA und der Organisation FES (Fundación para la Educación Superior) ist das Gebiet mit einer Ausdeh-

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

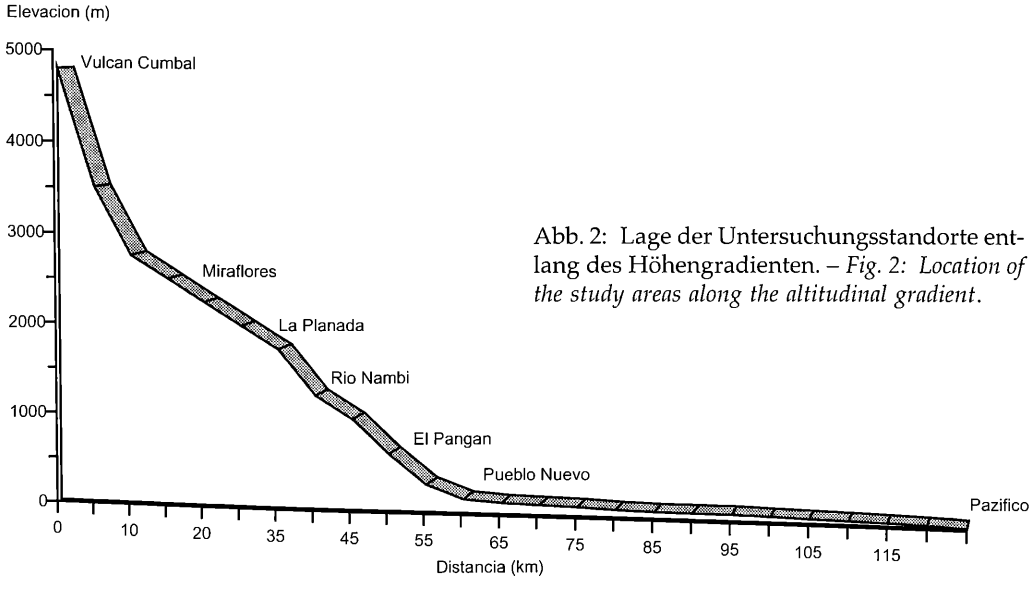

Abb. 2: Lage der Untersuchungsstandorte entlang des Höhengradienten. – *Fig. 2: Location of the study areas along the altitudinal gradient.*

nung von ca. 3200 ha 1983 unter Schutz gestellt worden. Das Reservat gehört nach BirdLife International zu den "Key Areas" für gefährdete Vogelarten in Südamerika (WEGE & LONG 1995). Diese Key Areas sind sowohl die bedeutendsten Gebiete für global gefährdete Vogelarten in Südamerika, als auch gleichzeitig repräsentativ für einige der am stärksten bedrohten Ökosysteme der Neotropis.

La Planada ist nach der zentralen Ebene in 1850 m Höhe benannt, die rund 1000 ha der Schutzgebietsfläche einnimmt. Das Reservat umfaßt die umliegenden Hänge bis hinauf zu den umlaufenden Bergkämmen in 2000-2200 m. Jenseits dieser Kämme fällt das Gelände steil zu den umliegenden Talsohlen des Rio Miraflores im Osten, Rio Güiza im Norden und Rio Pialapi im Süden ab. Unmittelbar an die Reservatsfläche anschließend grenzt im Süden das Awá-Indianerreservat. Dieses Gebiet steht unter Selbstverwaltung der Awá und setzt sich grenzübergreifend auf der ekuadorianischen Seite fort.

Weiter westlich des Standortes La Planada, Luftlinie ca. 10 km, im Talsystem des Güiza in der Höhenstufe zwischen 1100-1600 m erstreckt sich auf einer Fläche von ca. 800 ha das private Reservat Rio Ñambí (1°18'N, 78°05'W). Das Schutzgebiet wurde 1992 ausgewiesen und befindet sich im Besitz der lokalen Naturschutzorganisation FELCA (Fundacion Ecológica Los Colibries de Altaquer). Es handelt sich ebenfalls um eine Key Area für global gefährdete Vogelarten (WEGE & LONG 1995). Die prämontanen pluvialen Waldbestände des Reservates sind Teil eines sehr begrenzt verbreiteten Ökosystems, welches in der Neotropis nur in zwei schmalen Bändern in der pazifischen Region im Chocó zu finden ist. Beim Standort El Pangán handelt es sich um ein privates Schutzgebiet von ca. 1000 ha Fläche im Tal des Rio Ñambí. Die Gebietsfläche erstreckt sich vom Ostufer des Rio Ñambí (620 m) entlang eines Höhengradienten bis auf 1700 m. Das Gebiet weist ursprüngliche Primärwaldbestände auf; denn durch die Abschirmung des Flusses Ñambí einerseits und die grundsätzliche Unzugänglichkeit anderer-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

seits blieb dieses Gebiet völlig unberührt von anthropogenen Einflüssen.

In der Höhenstufe um 450 m wurde der Standort Pueblo Nuevo (01°29'N, 78°14'W) in die Untersuchungen einbezogen. Der Standort liegt ca. 30 km nördlich des Tales des Rio Güiza im Bezirk Llorente. Es handelt sich um eine kleine Siedlung am Ufer des Rio Mulaunde, welche ca. 12 km nördlich der Nationalstraße liegt. Nördlich der Siedlung Pueblo Nuevo erstrecken sich noch relativ großflächige Primärwaldbestände, welche allerdings südlich der Ortschaft im Einzugsgebiet der Nationalstraße bereits stark degradiert sind. So drangen die Abholzungen innerhalb des Untersuchungszeitraumes immer weiter von der Hauptstraße entfernt in zuvor unberührte Gebiete vor (STREWE 1999a).

Das Klima der pazifischen Region Chocó gehört zu den feuchtesten der Welt. Das Klimageschehen der pazifischen Region wird von der äquatorialen Gegenströmung und den vorherrschenden Westwinden dominiert. Diese permanenten Westwinde führen ständig feuchte Luftmassen in Richtung des Kontinentes, welche die Westwinde über den warmen Wassermassen des Pazifiks aufgenommen haben. Diese feuchten Luftmassen steigen an den Flanken der Westkordilleren auf. Die Kondensation führt zu Nebel- und Wolkenbildung und schließlich zu heftigen Niederschlägen mit Tagesmaxima bis 150 mm. Entsprechend der geographischen Lage in Äquatornähe handelt es sich um ein Tageszeitenklima. Die Temperaturen schwanken im Verlauf eines Tages (bis 5 °C, in höheren Lagen bis 20 °C) deutlich stärker als im gesamten Verlauf eines Monates oder Jahres. Generell weist das Klima nur geringe saisonale Schwankungen auf; an ca. 300 Tagen im Jahr kommt es zu Niederschlägen. Eine Periode mit geringeren Niederschlägen fällt in die Monate Juli/August. Die Monate März/April sowie Oktober/November sind normalerweise die feuchtesten.

Klimaanomalien wurden 1997 in vielen Regionen in Südamerika und auch global beobachtet. Sie sind auf das in Zeitabständen von mehreren Jahren wiederkehrende Klimaphänomen El Niño zurückzuführen. Dieses Klimaphänomen beeinflusste auch erheblich das Klimageschehen des Untersuchungsgebietes im Zeitraum 1997/98. Sämtliche Klimadiagramme der Standorte zeigen unabhängig von der Höhenstufe deutliche Rückgänge der Niederschlagswerte für die zweite Hälfte des Untersuchungszeitraumes. Fast alle Monatswerte dieses Abschnittes liegen unterhalb der langjährigen Monatsmittel; vor allem in den Monaten Juni bis September kam es zu einer ausgeprägten Trockenzeit, in welcher die Niederschläge im Zeitraum Juli/August 1997 sogar komplett aussetzten; eine weitere kürzere Trockenperiode, in der die Niederschläge deutlich hinter den Monatsmitteln zurückblieben, trat in den Monaten Januar/Februar 1998 auf (STREWE 1999a).

Die Vegetationszonen am pazifischen Abhang der Westanden ordnen sich entsprechend den mit der Höhenstufe des pazifischen Abhangs veränderten klimatischen Bedingungen an. Die Grenzen der Vegetationszonen variieren mit lokalen Schwankungen der abiotischen Faktoren Temperatur, Feuchtigkeit und Windverhältnisse. Basierend auf DAVIS et al. (1997) und HOLDRIDGE (1967) lassen sich die Vegetationszonen Paramo (>3200 m), humider montaner Regenwald (2300 bis ca. 3200 m), humider prämontaner Regenwald (1000-2300 m) und humider Tieflandregenwald (0-1000 m) für die Region unterscheiden.

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

3. Methodik

Schwerpunktmäßig wurde mit der Methodik der Linientaxierung gearbeitet. Die avifaunistischen Untersuchungen erfolgten entlang festgelegter Transekte an den verschiedenen Standorten. Die Länge aller Transekte und der Zeitaufwand für die Begehungen waren standardisiert, so dass die Ergebnisse unterschiedlicher Zeiträume und unterschiedlicher Standorte vergleichbar sind.

Alle wahrgenommenen Vögel wurden unabhängig von der Entfernung beidseitig der Transektroute aufgenommen. Abschätzungen absoluter Dichtewerte sind auf diese Weise nicht möglich, dafür entfällt der Fehlerfaktor falscher Entfernungsschätzungen. Diese Relativmethode ist vor allem für die Ermittlung von Habitatpräferenzen und Bestandstrends anwendbar (BIBBY & BURGESS 1992). Relative Dichte-Indizes sind bei der zugrundeliegenden Fragestellung nach Habitatpräferenzen und Populationsschwankungen der Tangarenarten ausreichend, weshalb für die Auswertung ein streckenbezogener (nicht flächenbezogenen) Index verwendet wurde.

Die standardisierte Distanz der Transekte betrug 2000 m. Die einzelnen Transekte sind in Abschnitte von 100 m unterteilt worden, um die Position der Individuen exakter bestimmen zu können und einen genaueren Bezug zur Habitatstruktur herstellen zu können. Entlang der Transektroute wurden sämtliche Beobachtungen oder akustischen Nachweise der zu untersuchenden Tangarenspezies erfasst, ausgenommen überfliegende Exemplare. Der zeitliche Aufwand pro Transektbegehung (2000 m) betrug 3 Stunden. Diese Zeit wurde benötigt, um in dem sehr strukturreichen Gelände intensiv beobachten und die teilweise sehr komplexen Trupps erfassen zu können. Zu jeder Begehung erfolgte eine Beschreibung der Witterungsbedingungen, da diese einen erheblichen Einfluss auf die Beobachtungsumstände sowie das Aktivitätsmuster der Vogelarten haben. Bei zu schlechten Bedingungen wie starkem Regen, dichtem Nebel oder starkem Wind mussten die Begehungen zeitlich verschoben bzw. ausgesetzt werden.

Bei den Geländearbeiten wurde ein GPS vom Typ Garmin 12 XL zur genauen Lokalisierung der Standorte, Transekte und Fundorte eingesetzt. Die Höhe über NN wurde zusätzlich mit Hilfe eines Altimeters (Typ Barigo) bestimmt, da die Höhenangaben über das GPS nur bei sehr gutem Satellitenempfang möglich sind und generell weniger genau sind als Höhenangaben des Altimeters (STREWE 1999a).

4. Ergebnisse

Die systematische Stellung der Tangare ist uneinheitlich in der Literatur. ISLER & ISLER (1987, 1999) geben in ihrer Monographie "Tanagers" den Tangaren Familienstatus und stellen die Gattung *Conirostrum* in die Familie Coerebidae. HILTY & BROWN (1986) grenzen zusätzlich neben den Coerebidae und Thraupidae die monotypische Familie der Tersinidae ab. Außerdem stellen sie die Gattungen *Diglossa, Dacnis, Cyanerpes, Chlorophanes* und sogar die Art *Iridophanes pulcherrima*, welche teilweise der Gattung *Tangara* zugerechnet wird, in die Familie der Coerebidae; FJELDSA & KRABBE (1990) folgen ebenfalls dieser systematischen Einteilung. SIBLEY & MONROE (1990) geben den Tangaren, gestützt auf ihre Ergebnisse biochemischer Untersuchungen, innerhalb der

©Ornithologische Gesellschaft in Bayern; download unter www.biologiezentrum.at

Familie der Fringillidae bzw. Unterfamilie Emberizinae sogar nur Tribus-Status (Thraupini); sie gehen davon aus, dass nur eine Familie (Fringillidae) zugrundeliegt und Tangare taxonomisch keine einheitliche monophyletische Gruppe darstellen. Da die phylogenetische Analyse der neotropischen Oscinen zum heutigen Zeitpunkt immer noch nicht abgeschlossen ist, wird innerhalb der vorliegenden Arbeit folgende systematische Einteilung verwendet: Innerhalb der Familie Emberizidae werden die Arten der Unterfamilie der Thraupinae, entsprechend der Systematik nach RIDGELY & TUDOR (1989) bearbeitet. Die Gattungen *Dacnis*, *Chlorophanes*, *Conirostrum*, *Cyanerpes* und *Diglossa*, welche zuvor der Familie Coerebidae zugeordnet wurden, werden ebenfalls den Thraupinae unterstellt. Die Familie Coerebidae ist somit monotypisch mit nur noch einer Art *Coereba flaveola*, welche nicht bei den Untersuchungen berücksichtigt wurde (STREWE 1999a).

Die 242 Tangarenspezies der Thraupinae besiedeln die Wälder der westlichen Hemisphäre, ausgenommen Alaska, Canada und die *Nothofagus*-Wälder im südlichen Chile und Argentinien. Nur 18 Arten kommen in Mittel- und Nordamerika westlich des Panamakanals vor, weitere 8 Arten sind endemisch für die karibischen Inseln. Die nordamerikanischen Arten sind Langstreckenzieher (ISLER & ISLER 1999). Eine nordamerikanische Art, *Piranga rubra*, verbringt das Winterhalbjahr auf der Nordhalbkugel im Untersuchungsgebiet.

Die weiteste Speziation der Thraupinae vollzog sich in den wärmeren Klimazonen der Neotropis, weshalb der Großteil der Tangarenspezies zur charakteristischen Avifauna Südamerikas gehört. Der Verbreitungsschwerpunkt und das Zentrum der Radiation der Tangaren innerhalb der Neotropis liegt in den tropischen und subtropischen Waldgebieten der Anden; 35 % der Arten sind auf die andinen Abhänge beschränkt. Ein Anteil von 24 % hat Verbreitungsgebiete östlich der Anden. Als dritten Verbreitungsschwerpunkt sind die Gebiete nördlich und westlich der Anden zu sehen mit 46 Arten bzw. 19 % der Thraupinae.

Bei der generellen Unterteilung in Tieflandarten (< 1000 m) und Hochlandarten (> 1000 m) zeigt sich, dass nur 18 Arten Populationen sowohl im Tiefland als auch im Hochland besitzen, eingeschlossen die Art *Pipraeidea melanonota* des Untersuchungsgebietes. Nur 7 der 84 andinen Ar-

Tab. 1: Geographische Verbreitung der Thraupinae. – *Geographical distribution of Thraupinae.*

Verbreitung	Tiefland		Hochland		beides		gesamt	
	n	%	n	%	n	%	n	%
östlich der Anden	46	19	7	3	4	2	57	24
Anden	7	3	77	32			84	35
Nördlich/westlich der Anden	33	14	13	5			46	19
Karibik					8	3	8	3
Östlich/nördlich der Anden	2	1	1	<1	6	2	9	4
Nördlich der Anden & Anden	5	2	4	2	1	<1	10	4
Östlich/nördlich & Anden	7	3			6	2	13	5
Karibik, Anden, östlich/nördlich					1	<1	1	<1
gesamt	114	48	102	42	26	10	242	100

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

ten leben unterhalb von 1000 m. Zwei weitere Arten des Untersuchungsgebietes, *Thraupis palmarum* und *Thraupis episcopus*, haben mit der Entwaldung der andinen Berghänge ihre Areale vom Tiefland bis in die montanen Bereiche ausgedehnt. Die geographische Barriere der Anden trennt die Verbreitungsgebiete der Tieflandarten der pazifischen Region und der amazonischen Tiefländer, so dass nur 21 Arten der 114 Tieflandarten auf beiden Seiten der Anden vorkommen (STREWE 1999a) (Tab. 1).

Die biogeographische Analyse der Arealstrukturen der Thraupinae bildet die Grundlage für die Auswertung und Interpretation der weiteren Ergebnisse und ist gleichzeitig Basis der Diskussion von Gefährdungspotentialen und Schutzprioritäten.

Die makrochorologische Einordnung und die Analyse der arealgeographischen Einbindung der Tangarenarten des Untersuchungsgebietes führt zur Abgrenzung von unterschiedlichen Arealtypen. Die artspezifische Einteilung erfolgte anhand eigener Daten sowie von Literaturangaben (FJELDSA & KRABBE 1990; HILTY & BROWN 1986; ISLER & ISLER 1987, 1999; RIDGELY & TUDOR 1989; RIDGELY & GREENFIELD 2001; STOTZ et al. 1996).

Andiner Arealtyp

Dem andinen Arealtyp werden Arten zugeordnet, deren Verbreitung auf die Gebirgszüge der Anden beschränkt ist; innerhalb des andinen Arealtyps lassen sich jedoch verschiedene Varianten unterscheiden. Typische andine Gattungen der Thraupinae sind *Anisognathus*, *Buthraupis*, *Conirostrum*, *Creurgops*, *Diglossa*, *Hemispingus*, *Piranga* sowie *Tangara*, deren Arten zu 50 % andin verbreitet sind. Dem andinen Arealtyp wurden 35 Arten (48 %) zugeordnet. Der Haupttyp innerhalb des andinen Arealtyps schließt alle drei Kordilleren in Kolumbien ein, und setzt sich nach Süden in Ecuador, Peru bis Bolivien fort. *Tangara vassorii* zeigt ein geschlossenes nord-südverlaufendes Areal mit einem Einschnitt in Nordperu, welcher auf das Trockental des Rio Marañon (North Peru low) zurückzuführen ist. Die Art *Tangara vassorii* besitzt weiterhin ein von der Ostkordillere isoliertes Vorkommen in der Mérida-Gebirgsregion in Nordwest-Venezuela. Arten wie *Thraupis cyanocephala* oder *Anisognathus flavinucha* des andinen Arealtyps besitzen darüber hinausgehend isolierte, disjunkte Vorkommen in den Küstengebirgen Venezuelas.

Die Arten dieses Haupttyps besiedeln überwiegend die montanen oder hochmontanen Regionen der Anden. 15 der 33 Arten des andinen Arealtyps zeigen diesen geschlossenen hochmontanen Verbreitungstyp. Von dem geschlossenen andinen Arealtyp zu unterscheiden ist die Variante der disjunkten, teilweise inselhaften Verbreitungsgebiete innerhalb der Andenregion. Als Artbeispiel soll *Chlorophonia pyrrhophrys* herangezogen werden. Die Art kommt im Norden in der Region Mérida sowie Perija vor, weiter südlich in Kolumbien im Bereich der drei Kordilleren und besitzt ein weiteres Vorkommen in der Kordillere in Nordperu. Sehr auffällig sind die deutlichen Verbreitungslücken innerhalb des Areals. Ebenfalls einen andinen Arealtyp mit disjunktem inselhaften Vorkommen hat *Hemispingus melanotis*, die in der Unterart *ochraceus* in Nariño vorkommt.

Weiterhin lassen sich innerhalb des andinen Arealtyps Verbreitungsgebiete unterscheiden, welche auf die prämontanen andinen Abhänge beschränkt sind. Meistens sind diese Arten, wie die Art *Chlorospingus flavigularis* entlang des pazifischen Abhanges der Westanden und entlang des amazonischen Abhanges der Ostanden in Kolumbien und Ecuador verbreitet, weiter südwärts jedoch nur noch auf dem

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

amazonischen Abhang zu finden.

Die Art *Creurgops verticalis* hat eindeutig ihren Verbreitungsschwerpunkt auf dem ostandinen Abhang in Kolumbien bis Peru und besitzt nur inselhafte Vorkommen auf dem pazifischen Abhang der Westanden. Dasselbe gilt für *Piranga rubriceps*, die innerhalb der Untersuchungen erstmals für den pazifischen Abhang in Nariño nachgewiesen werden konnte. Insgesamt sind 11 Arten (33 %) des Untersuchungsgebietes innerhalb des andinen Arealtyps schwerpunktmäßig an den andinen prämontanen Hängen verbreitet.

Verschiedene Arten, die dem andinen Arealtypen zugerechnet werden, sind nur auf einen Teilbereich der Anden beschränkt. So zeigen fünf Arten einen nordandinen Verbreitungstyp. Sie sind nördlich der bedeutenden Barriere des Marañon-Tales in Nordperu verbreitet. Die Spezies *Iridosornis rufivertex*, welche erstmals für den pazifischen Abhang in Südkolumbien nachgewiesen werden konnte, kommt nur nördlich der Barriere vor und wird südlich durch die nahe verwandte Spezies *Iridosornis reinhardti* vertreten. Dasselbe gilt für *Diglossa lafresnayii* und *Diglossa humeralis*, welche beide südlich des Marañon-Tales von nahe verwandten Arten ersetzt werden. Das Areal der Art *Tangara heinei* ist untypisch für die montanen Arten der Gattung *Tangara*, da es nur den nördlichen Bereich der Anden in Ecuador (Provinzen Napo, Pichincha) und Kolumbien, sowie die Küstengebirge in Venezuela einschließt. Auch diese montane Art besitzt verwandtschaftlich nahe Arten in Nordperu. *Tangara labradorides* besitzt ein disjunktes Areal mit prämontanen Vorkommen in den Ostanden Nordperus und Südecuadors, sowie Vorkommen in den drei Kordilleren Kolumbiens.

Zwei Tangarenarten weisen einen südandinen Verbreitungstyp auf. So kommt die Art *Thlypopsis ornata* in Kolumbien nur in den Zentralanden in der Provinz Cauca, sowie an den Vulkanen Chiles und Cumbal vor, wo die Art innerhalb der Untersuchung erstmals nachgewiesen werden konnte. Südwärts setzt sich das Areal bis Zentralperu fort. Ähnlich verbreitet ist *Conirostrum cinereum*; in Kolumbien ist die Art allerdings ausschließlich in Nariño zu finden, besitzt weiter südlich aber ein weitreichendes Areal bis Bolivien. Ein besonderes Verbreitungsbild zeigt die Art *Piranga leucoptera*, deren Arealtyp andin mit dem Schwerpunkt auf den mittleren Abhängen ist; zusätzlich kommt die Art allerdings disjunkt in Zentralamerika bis ins nördliche Mexiko und im östlichen Venezuela vor. Auch *Pipraeidea melanonota* ist andin verbreitet, kommt aber als Besonderheit transandin in der atlantischen Region in Brasilien und Uruguay vor.

Verschiedene andine Arten mit dem Schwerpunkt der Verbreitung auf dem ostandinen und pazifischen Abhang sind in Kolumbien nur bis in die Provinzen Valle und Cauca, nicht aber südlich des Patia-Tales am pazifischen Abhang in Nariño zu finden, treten aber erneut im nördlichen Ecuador wiederum am pazifischen Abhang auf (*Anisognathus lacrymosus, Chlorospingus canigularis, Cnemoscopus rubrirostris, Hemispingus frontalis, Euphonia musica, Chlorophonia cyanea*). *Piranga flava* wurde für den pazifischen Abhang in Nord-Ecuador und die Provinzen Valle und Cauca nachgewiesen, wurde aber innerhalb des Untersuchungszeitraumes nicht am pazifischen Abhang in Nariño beobachtet.

Trans- und Cisandiner Arealtyp

Dem Trans-Cisandinen Arealtyp sind 12 Arten (16 %) mit einer Verbreitung beidseitig der Anden zugeordnet. Teilweise zeigen sie eine sehr weite Verbreitung, eingeschlossen Zentralamerika, die pazifische Region bis Peru und östlich der Anden in

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

Amazonien bis zur Atlantikküste (z.B. *Thraupis episcopus, Thraupis palmarum*); ausgeschlossen sind nur die oberen prämontanen und montanen Bereiche der Anden. *Tachyphonus rufus* weist eine ähnliche Verbreitung auf, ist allerdings als Offenlandart östlich der Anden nicht in den Waldgebieten Amazoniens verbreitet; sie dringt aber mit zunehmender Waldzerstörung und damit verbundener Öffnung der Waldhabitate weiter vor. Einheitliche Verbreitungsbilder zeigen die Tieflandarten der Gattungen *Dacnis, Chlorophanes, Cyanerpes, Euphonia* und *Tersina*, die in der pazifischen Region, im karibischen Küstenland und östlich der Anden weit verbreitet sind. Die Art *Tangara gyrola* ist als einzige Spezies ihrer Gattung sowohl im Bereich der Anden, in Zentralamerika als auch transcisandin verbreitet.

Chocó Arealtyp

Der Arealtyp Chocó umfasst die Endemiten der biogeographischen Region Chocó mit Verbreitungsgebieten am pazifischen Abhang der Westanden und im Tiefland der pazifischen Region. Der Anteil der endemischen Tangarenarten liegt mit 20 % (n=15) besonders hoch. Für die endemischen Arten, welche im Hangbereich der pazifischen Westanden verbreitet sind, bedeutet das Trockental des Flusses Patia einen Einschnitt der Areale. Für zwei weitere Chocó-Endemiten, die Tangarenarten *Habia cristata* und *Chlorochrysa nitidissima*, hat das Flusstal den Charakter einer vollständigen Barriere, weshalb beide Arten nicht südlich des Einschnittes des Patia verbreitet sind.

Verschiedene Endemiten sind nicht im nördlichen Chocó anzutreffen, sondern nur vom zentralen Teil südwärts, genauer vom südlichen Bereich der Provinz Chocó bzw. der Nordgrenze der Provinz Valle in Kolumbien bis zur Provinz Esmeraldas in Nordecuador *(Bangsia rothschildi, Chlorospingus semifuscus, Bangsia edwardsi, Chlorophonia flavirostris). Iridosornis porphyrocephala* ist endemisch für den Chocó, hat aber im Bereich von niedrigen Pässen Vorkommen auf dem Ostabhang der Westanden (Provinz Valle). Zwei Endemiten, *Chlorospingus flavovirens* und *Dacnis berlepschi*, sind auf den Südteil des Chocó begrenzt und sehr kleinräumig verbreitet.

Chlorothraupis stolzmanni kommt über die eigentliche Grenze des Chocó hinaus von Risaralda in Kolumbien südwärts bis zur Provinz El Oro in Ecuador vor. Die endemischen Tangarenarten des Tieflandes des Chocó, wie *Erythrothlypis salmoni* und *Tangara johannae*, besiedeln auf die Fläche ihres Verbreitungsgebietes bezogen grössere Bereiche als beispielsweise die Art *Bangsia rothschildi*, welche im unteren Hangbereich in einem sehr schmalen Band vorkommt.

Chocó-Tumbesischer Arealtyp

Einen besonderen Arealtyp zeigt *Euphonia saturata*. Ihre Verbreitung reicht von der kolumbianischen Provinz Valle bis in den Chocó in Ecuador, und darüber hinausgehend weiter südlich über die Grenzen des Chocó bis in die biogeographische Region Tumbesien in Nord-Peru. Sie besiedelt also sowohl die feuchten Regenwälder des südlichen Chocó, als auch die laubwerfenden Trockenwälder in Tumbesien. Keine andere Tangarenspezies zeigt dieses Verbreitungsbild.

Chocó-Magdalena Arealtyp

Der Arealtyp Chocó-Magdalena umfasst das Chocó-Tiefland, das Darien-Tiefland, den andinen Westabhang sowie die nördlichen Ausläufer der Zentralanden in Antioquia bis zum Rio Nechi. Zwei Arten, *Chlorothraupis olivacea* und *Heterospingus xanthopygius*, zeigen diesen Arealtyp.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Chocó-karibischer Arealtyp

Der Chocó-karibische Arealtyp ähnelt dem Chocó-Magdalena Arealtyp, umfasst aber zusätzliche Vorkommen in der karibischen Region in Panama und Costa Rica, sowie vereinzelt am pazifischen Abhang in Panama. Neun Arten (12 %) werden diesem Arealtyp zugeordnet. Es handelt sich um Tieflandarten, welche ihren Verbreitungsschwerpunkt unterhalb von 1000 m besitzen (z.B. *Euphonia fulvicrissa, Mitrospingus cassinii, Tachyphonus delatrii*). Die anpassungsfähige Offenlandart *Ramphocelus flammigerus* wurde allerdings im Untersuchungsgebiet bis in Höhen von 1750 m beobachtet. Sie besiedelt die gesamte pazifische Region bis an die Grenze zu Peru, wohingegen *Tangara lavinia* in der pazifischen Region nur bis in die nördlichste Provinz Ecuadors (Esmeraldas) verbreitet ist. Die Tangarenart *Tangara florida* zeigt ein disjunktes Verbreitungsbild innerhalb des Chocó-karibischen Arealtyps. Sie ist am pazifischen Abhang im südlichen und mittleren Chocó und im Bereich der Darién-Tiefländer, sowie der karibischen Region in Zentralamerika anzutreffen.

An dieser Stelle soll auf Tangarenartenhingewiesen werden, die in Nordwest-Ecuador vor allem im Bereich des Tieflandes ihr Areal im Zuge der Waldzerstörung nach Norden ausgedehnt haben; denn letztendlich sind in der pazifischen Region Ecuadors nur noch ca. 5 % der ursprünglichen Waldgebiete erhalten (DAVIS et al. 1997). Es ist davon auszugehen, dass diese Arten bei anhaltender Waldzerstörung im nördlichen Ecuador und in den kolumbianischen Provinzen Nariño und Cauca in die geöffneten Waldgebiete einwandern werden. Da im Tiefland der Provinz Nariño in den letzten Jahren keine avifaunistischen Untersuchungen durchgeführt wurden, und auch innerhalb des Forschungsprojektes ausschließlich Untersuchungen in weitestgehend unberührten Primärwaldbeständen des Tieflandes erfolgten, ist es nicht auszuschließen, dass diese Arten bereits den Süden Kolumbiens erreicht haben. Es handelt sich um die Tangarenarten *Hemithraupis guira, Euphonia laniirostris, Dacnis egregia* und *Tangara cyanicollis*. Diese vier Tangarenspezies wurden innerhalb einer Exkursion in der ecuadorianischen Provinz Esmeraldas im Oktober 1997 beobachtet (STREWE 1999a).

Arealsysteme besitzen eine dreidimensionale Struktur, weshalb nach der Betrachtung der Arealtypen die vertikalen Arealstrukturen der Thraupinae analysiert werden. Die oberen und unteren vertikalen Arealgrenzen und Höhenamplituden werden nur für 69 Arten der 75 Tangarenarten, welche im Untersuchungsgebiet nachgewiesen wurden, analysiert. Nicht berücksichtigt wird die Art *Piranga rubra* als Langstreckenzieher; ebenso unberücksichtigt bleiben die Arten *Ramphocelus icteronotus, Tachyphonus rufus, Tersina viridis, Thraupis episcopus* und *Thraupis palmarum* als überaus anpassungsfähige euryöke Offenlandarten, die aufgrund der fortschreitenden Zerstörung der Waldökosysteme am pazifischen Abhang der Westanden Arealprogressionen zeigen. Sie dehnen ihre Areale nicht nur horizontal, sondern auch vertikal entlang des pazifischen Abhanges aus, weshalb sie nicht spezifisch an eine spezielle Höhenamplituden gebunden sind, und daher für die Analyse der Höhenverbreitungen nicht relevant sind. Ihre Höhenamplituden für das Untersuchungsgebiet sind der Abb. 3 zu entnehmen, in die weitere Analyse und Diskussion werden sie allerdings nicht mehr miteinbezogen.

Die Höhenverbreitungen der einzelnen 69 Tangarenarten wurden für jede Art mit einer Genauigkeit von 100 m bestimmt. Die Datenaufnahme erfolgte über die Linientaxierungen an den verschiedenen Stand-

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

orten und wurde durch zusätzliche qualitative Beobachtungen bzw. Nachweise von Arten außerhalb der Transekte ergänzt, wobei die Höhe der Fundorte mit dem GPS bzw. dem Altimeter genau bestimmt wurde (STREWE 1999a).

Die Resultate sind in der Abb. 3 zusammengestellt. Für jede Art ist die Höhenamplitude mit der oberen und unteren Verbreitungsgrenze für das Untersuchungsgebiet in Nariño angegeben. Die Arten sind nicht alphabetisch aufgelistet, sondern nach ihrer Höhenverbreitung angeordnet. Die Tangarenspezies mit den höchsten nachgewiesenen Fundorten sind die Arten *Anisognathus igniventris* und *Diglossa lafresnayii*, welche am oberen Abhang des Vulkans Cumbal in 3800 m in der Páramo-Zone beobachtet wurden. Aufgrund der Anordnung der Arten nach den Höhenverbreitungsgrenzen lassen sich verschiedene Gruppierungen entlang des Höhengradienten erkennen. Die Arten *Anisognathus igniventris* bis *Iridosornis rufivertex*, insgesamt 8 Arten, besitzen ihren Verbreitungsschwerpunkt oberhalb von 3000 m. Es handelt sich um hochmontane Arten, die alle dem andinen Arealtyp zugerechnet werden und Habitate im Bereich der Baumgrenze bzw. darüber in der Páramo-Zone besiedeln. Die obere Verbreitungsgrenze dieser Arten liegt etwa bei 3500 m. Typische hochandine Arten der Gattungen *Diglossa* und *Conirostrum*, sowie *Dubusia taeniata*, *Hemispingus superciliaris* oder *Iridosornis rufivertex* sind vertreten.

Unterhalb schließt sich eine Gruppe von montanen Arten mit einem Verbreitungsschwerpunkt zwischen 2000-2500 m an, mit den Arten *Diglossa cyanea* bis *Diglossa sittoides*; insgesamt umfasst die Gruppe 15 Spezies. Allein 4 *Diglossa*-Arten sind in dieser Höhenstufe vertreten, weitere charakteristische Arten sind *Buthraupis montana*, *Anisognathus flavinucha*, *Chlorornis rieffer*ii, *Tangara vassorii* sowie zwei *Hemispingus*-Arten. Die gesamte Gruppe dieser 15 Arten wurde dem andinen Arealtyp zugeordnet. Die obere Verbreitungsgrenze dieser montanen Artengruppe liegt bei ca. 2600 m.

Mit der weit verbreiteten Art *Euphonia xanthogaster* beginnt eine Gruppe von 16 prämontanen Tangarenarten, deren Verbreitungsschwerpunkt sich in der Höhenstufe zwischen 1600 m bis 2200 m erstreckt. Besonders auffällig ist die klare übereinstimmende Verbreitungsgrenze in 2300 m. In keiner anderen Gruppe ist die obere Arealgrenze so einheitlich wie in dieser Höhenstufe. Hintergrund dieser übereinstimmenden Arealgrenzen ist der abrupte Übergang der prämontanen Regenwälder zur Vegetationszone der montanen Regenwälder, welcher exakt mit den Verbreitungsgrenzen der Tangarengruppe zusammenfällt. Typische Arten dieser Höhenstufe sind *Creurgops verticalis*, die endemischen Arten *Anisognathus notabilis*, *Chlorospingus semifuscus*, *Chlorochrysa phoenicotis* und *Iridosornis porphyrocephala*, sowie 6 Arten der Gattung *Tangara*. In dieser Höhenstufe treten erstmals im Verlauf des Höhengradienten Arten auf, die nicht ausschließlich dem andinen Arealtyp angehören. Neben den 4 endemischen Spezies kommt mit *Euphonia xanthogaster* auch eine cis-transandine Art vor, die sowohl die Tiefländer beiderseits der Anden, als auch die andinen prämontanen Abhänge besiedelt.

An diese prämontane Gruppe anschließend, bilden 7 Arten *(Diglossa indigotica* bis *Chlorothraupis stolzmanni)* eine Gruppe, deren Verbreitungsschwerpunkt in der Vegetationszone des superhumiden prämontanen Regenwaldes liegt. Die obere Arealgrenze dieser Arten befindet sich etwa bei 1800 m. Auffällig ist der hohe Anteil an endemischen Spezies innerhalb dieser Gruppierung und Höhenstufe mit 71 % (n = 7). Alle 7 Arten besitzen relativ

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

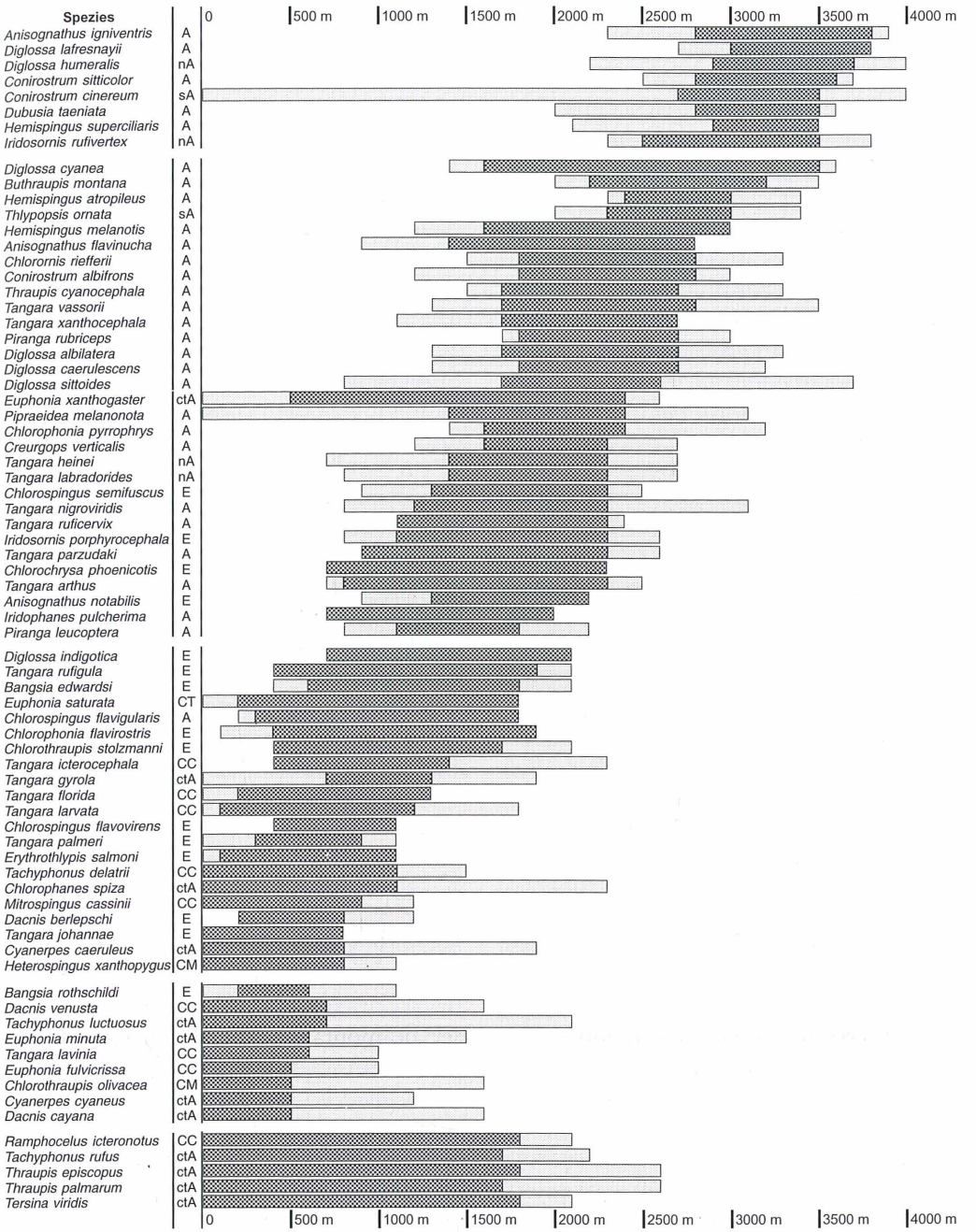

Abb. 3: Vertikale Arealgrenzen und Höhenamplituden (helle Signatur: Gesamtareal). – *Fig. 3: Vertical areal limits and elevational amplitudes (clear signature: areal in total)* (A: andin, nA: Nord-Andin, sA: Süd-Andin, ctA: cis-trans Andin, E: endemisch (Chocó), CT: Chocó-Tumbesien, CC: Chocó-Caribic, CM: Chocó-Magdalena).

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

große Höhenamplituden und sind bis in die unteren Hangbereiche des pazifischen Abhanges der Westanden verbreitet. In dieser Höhenstufe findet sich mit *Chlorospingus flavigularis* nur noch eine Art des andinen Arealtyps. Die Art *Euphonia saturata* ist weniger charakteristisch für den superhumiden Gürtel, da sie auch weiter südlich bis in die tumbesische Region hinein vorkommt. Sämtliche endemischen Arten dieser Gruppierung sind charakteristisch für die Waldbestände dieser Höhenstufe.

Die folgende Artengruppe mit 14 Tangarenspezies, beginnend mit *Tangara icterocephala*, umfasst sowohl Arten, die im unteren Hangbereich und dem vorgelagerten Hügelland vorkommen, wie *Tangara icterocephala, T. gyrola, T. florida, T. larvata, T. palmeri* oder *Erythrothlypis salmoni*, als auch Arten, welche vom Meeresniveau bis in Höhen von 1000 m verbreitet sind, wie *Tachyphonus delatrii, Chlorophanes spiza, Mitrospingus cassinii* oder *Heterospingus xanthopygus*. Die obere Höhengrenze der Areale dieser Gruppe liegt um 1000 m. Vier endemische Arten sind vertreten, dabei sind die beiden Arten *Chlorospingus flavovirens* und *Dacnis berlepschi* als sehr kleinräumig verbreitete Arten hervorzuheben. Weiter finden sich 5 Chocó-karibisch verbreitete Arten, sowie drei Arten des cis-transandinen Arealtyps.

Die letzte Gruppe im untersten Bereich des Höhengradienten setzt sich aus 9 Tieflandarten zusammen, welche vom Meeresniveau bis in etwa 600 m verbreitet sind. Die Art *Bangsia rothschildi*, als einzige endemische Art in dieser Gruppe, kommt nicht bis auf Meeresniveau vor, sondern besiedelt nur einen sehr schmalen Ausschnitt des Höhengradienten zwischen 200 bis 600 m. Neben 4 weit verbreiteten Arten des cis-transandinen Arealtyps sind 3 Arten des chocó-karibischen Arealtyps und die Art *Chlorothraupis olivacea* des Chocó-Magdalena Typs in der Gruppe vertreten. Die letzten 5 Arten der Abb. 3 werden, wie schon betont, nicht in die weiteren Analysen einbezogen. Alle 5 sind von Meeresniveau bis in Höhen von 1700 bis 1800 m anzutreffen und haben aufgrund der anthropogenen Öffnung der feuchten Chocó-Wälder ihre Höhenverbreitungsgrenzen ständig verschieben können (STREWE 1999a).

In der Abb. 3 sind zum Vergleich neben den Höhenamplituden des Untersuchungsgebietes zusätzlich die Höhenamplituden und die vertikalen Arealgrenzen für die Gesamtareale dargestellt. Die Angaben beruhen teils auf eigenen Beobachtungen außerhalb des Untersuchungsgebietes bzw. größtenteils auf Informationen aus der Literatur (FJELDSA & KRABBE 1990; HILTY & BROWN 1986; ISLER & ISLER 1987; RIDGELY & TUDOR 1989; STOTZ et al. 1996). Die Vergleiche der vertikalen Arealgrenzen und Höhenamplituden ergeben teilweise interessante Unterschiede zwischen den Daten des Untersuchungsgebietes in Nariño und den Daten der Gesamtareale. Es ist hierbei anzumerken, dass die Literaturdaten teilweise auch Extremwerte beinhalten, also gelegentliche Beobachtungen einzelner Arten, und nicht immer die Verbreitungsschwerpunkte der jeweiligen Arten wiederspiegeln.

Die Arten *Diglossa humeralis* und *Conirostrum cinereum* erreichen in 4000 m die maximale besiedelte Höhenstufe der 74 Tangarenarten. Während verschiedene Arten, wie *Chlorochrysa phoenicotis, Iridophanes pulcherrima* oder *Erythrothlypis salmoni* kaum Unterschiede in Bezug auf die vertikalen Verbreitungsgrenzen und Höhenamplituden zeigen, treten bei anderen Arten teilweise erhebliche Abweichungen auf. Das auffälligste Beispiel ist die Tangarenart *Conirostrum cinereum*, die für das Gesamtareal eine Höhenamplitude von Meeresniveau bis 4000 m besitzt, in Nariño al-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

lerdings nur in der Höhenstufe 2700 bis 3500 m anzutreffen ist. Diese Art weist auch die umfangreichste Höhenamplitude aller Tangare des Untersuchungsgebietes und darüber hinaus innerhalb der Thraupinae auf. *Conirostrum cinereum* besiedelt ein Gesamtareal von Bolivien bis Südkolumbien und kommt in Peru und Chile bis auf Küstenniveau vor. Weiterhin umfangreiche Höhenamplituden bezogen auf das Gesamtareal zeigen *Diglossa sittoides* (700 bis 3700 m) und *Pipraeidea melanonota* (Küstenniveau bis 3100 m). Alle drei Arten sind keine echten Waldarten, sondern bevorzugen offene, auch anthropogen gestörte Habitate.

Die Gruppe der hochmontanen Arten zeigt in dem Vergleich der Höhengrenzen des Untersuchungsgebietes zu denen des Gesamtareals, dass die Arten im Untersuchungsgebiet weitestgehend ihre obere Verbreitungsgrenze auch für das Gesamtareal erreichen, die untere Verbreitungsgrenze des Gesamtareals liegt jedoch teilweise deutlich unter den Werten des Untersuchungsgebietes. Innerhalb der Gruppe der montanen Arten treten sowohl Abweichungen für die obere als auch die untere Verbreitungsgrenze auf, deutliche Unterschiede zeigen sich beispielsweise bei *Tangara vassorii* oder *Diglossa caerulescens*.

Die prämontanen Arten zeigen für das Gesamtareal keine so deutliche Übereinstimmung bezogen auf die obere Verbreitungsgrenze wie für das Untersuchungsgebiet (2300-2400 m). So liegen die Grenzen der Arten *Chlorophonia pyrrhophrys* und *Tangara nigroviridis* für das Gesamtareal um 800 m höher. Die Art *Euphonia xanthogaster*, die auch für das Untersuchungsgebiet eine große Höhenamplitude besitzt, kommt in Bereichen des Gesamtareals, wie z.B. im amazonischen Tiefland deutlich unterhalb der unteren Verbreitungsgrenze in Nariño vor.

Die geringsten Schwankungen innerhalb des Vergleiches der vertikalen Arealgrenzen finden sich bei der Gruppe der charakteristischen Arten des superhumiden prämontanen Regenwaldes. Deren Höhenamplitude entspricht im Untersuchungsgebiet weitestgehend der Verbreitungsgrenze des Gesamtareals; es treten Abweichungen von nur wenigen 100 m auf. Zur Erklärung ist anzuführen, dass diese Gruppe zu 71 % chocó-endemische Arten umfasst, welche ein kleinflächiges Gesamtareal in der pazifischen Region besitzen, innerhalb dessen sie einheitliche Habitate und Höhenstufen nutzen. Weit verbreitete Arten des cis-transandinen oder andinen Arealtyps besiedeln hingegen innerhalb ihres großflächigen Areals unterschiedliche Habitattypen und Höhenstufen, und zeigen daher größere Schwankungen der vertikalen Arealgrenzen.

Innerhalb der Artengruppe, welche ihren Verbreitungsschwerpunkt im Untersuchungsgebiet unterhalb von 1000 m besitzt, finden sich teilweise deutliche Abweichungen in Bezug auf die obere Höhengrenze, nachzuvollziehen bei *Tangara icterocephala*, *Chlorophanes spiza* oder *Cyanerpes caerulescens*. Besonders auffällig sind die Unterschiede bei der Art *Tangara gyrola*, welche im Gesamtareal eine viel höhere Amplitude besitzt als am pazifischen Abhang der Westanden in Nariño. Erklären läßt sich dies wiederum durch den Arealtyp, denn als cis-transandin verbreitete Art besiedelt sie ein großflächiges Areal, welches die Tiefländer beiderseits der Anden, Teile Zentralamerikas und die Abhänge der Anden einschließt. Im Untersuchungsgebiet kommt sie dagegen aufgrund der Konkurrenzsituation mit nahe verwandten Tangarenspezies nur in einer Höhenamplitude von 700 m vor.

Die Gruppe der 9 Tieflandarten zeigt sehr deutliche Differenzen beim Vergleich der oberen Höhengrenzen, so z.B. um bis zu 1500 m im Falle der Art *Tachyphonus luc-*

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

tuosus. Hervorzuheben ist die endemische Art *Bangsia rothschildi*, welche im Untersuchungsgebiet in einem sehr kleinen Ausschnitt (400 m) des Höhengradienten vorkommt; im insgesamt sehr kleinflächigen Gesamtareal besiedelt sie jedoch Bereiche vom Meeresniveau bis in Höhen von 1100 m. Wie später noch detaillierter dargestellt wird, spielt die interspezifische Konkurrenz mit der nahe verwandten ebenfalls endemisch verbreiteten Art *Bangsia edwardsi* eine entscheidende Rolle für die Schwankungen der Höhenamplituden innerhalb des Areals. Die weiteren Spezies dieser Gruppe besitzen großflächige weitreichende Areale, innerhalb derer sie vom Untersuchungsgebiet abweichende Höhenstufen besiedeln.

Die fünf euryöken Arten *Ramphocelus icteronotus* bis *Tersina viridis* konnten in ihrem Gesamtareal aufgrund der zunehmenden Zerstörung der Waldökosysteme bereits Höhenstufen erreichen, die über den von ihnen besiedelten Höhenstufen in Nariño liegen. Doch bei anhaltender Waldvernichtung im Bereich des Untersuchungsgebietes werden diese Offenlandarten auch in dieser Region weiterhin von der Erschließung der Chocó-Wälder profitieren und ihre vertikale Arealprogression fortsetzen können.

Im Folgenden soll nochmals intensiver auf den Aspekt der Höhenamplituden eingegangen werden, da deren Auswertung interessante Rückschlüsse erlaubt.

Bezogen auf die 69 Tangarenarten besitzt ein Anteil von 68 % (n = 47) der Arten eine Höhenamplitude zwischen 600 bis 1100 m (siehe Abb. 4). Weitere 7 % haben eine Höhenverbreitung geringer als 600 m, und 15 Arten (21,7 %) weisen eine Höhenverbreitung zwischen 1200 und 1600 m auf. Nur zwei Arten, *Diglossa cyanea* und *Euphonia xanthogaster*, zeigen eine große Höhenamplitude von 1900 m. Den höchsten Anteil der Gesamtartenzahl mit 16 % (n = 11) weist die Höhenamplitude von 1000 m auf. Im Mittel liegt die Höhenamplitude der Areale aller Arten im Untersuchungsgebiet bei 1037 m (n = 69, s.d. 312,9). Die Gruppe der hochmontanen Tangare (n = 8) mit Verbreitungsschwerpunkten oberhalb der Baumgrenze (>3000 m) haben mit 812 m (s.d. 126,9) einen eher geringen Mittelwert der Höhenamplitude. Die Gruppe der montanen (n = 15, s.d. 313,3) und prämontanen Tangarenarten (n = 16, 329,2) liegen mit 1053 m bzw. 1131 m deutlich darüber. Für beide Gruppen werden die Mittelwerte dadurch etwas verzerrt, dass in beiden Gruppen zwei Arten, in der montanen Stufe *Diglossa cyanea* und in der prämontanen Stufe *Euphonia xanthogaster*, vertreten sind, die mit Abstand die größten Höhenamplituden aufweisen; ohne diese beiden Arten einzubeziehen, würden die Werte bei 993 m für die montane Artengruppe und bei 1080 m für die prämontane Artengruppe liegen.

Mit einem Mittelwert der Höhenamplitude von 1428 m (n = 7, s.d. 134,3) besitzt die Artengruppe der Tangare mit einem Verbreitungsschwerpunkt zwischen 1000 bis 1500 m in der Vegetationszone des superhumiden prämontanen Regenwaldes den höchsten Wert aller Gruppen. Deutlich darunter liegt die durchschnittliche Höhenamplitude von 878 m der Arten (n = 14, s.d. 197,0) mit einem Verbreitungsschwerpunkt unterhalb von 1000 m. Die Gruppe der 9 Tieflandarten weist mit 556 m (s.d. 95,6) mit Abstand den geringsten durchschnittlichen Wert der Höhenamplitude auf. Diese Tieflandarten sind vom Meeresniveau bis in die untersten Hangbereiche der Westanden verbreitet, erreichen dort aber maximal die Höhenstufen bis 700 m. Die durchschnittlichen Höhenamplituden zusammengefasst für die Arealtypen ergeben die höchsten Werte für den chocó-endemischen Arealtyp (n = 15,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

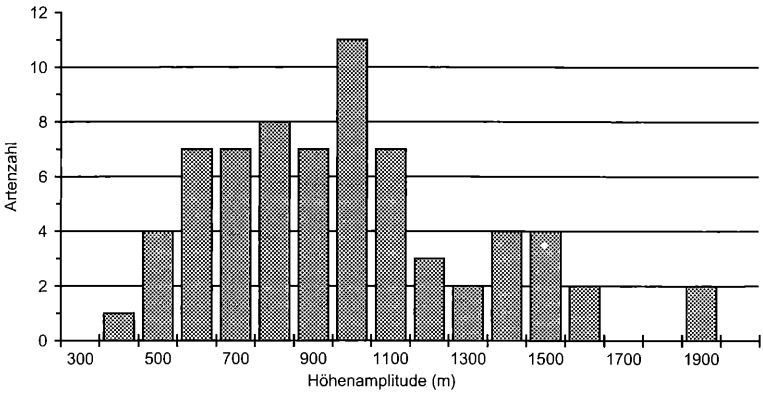

Abb. 4: Höhenamplituden bezogen auf die Artenzahlen. – *Fig. 4: Elevational amplitudes related to species numbers.*

s.d. 363,1) mit 1053 m, gefolgt von dem andinen Arealtyp (n=35, s.d. 286,2) mit 1008 m und geringeren Werten für den cistransandinen 837 m (n=8, s.d. 441,4) und chocó-karibischen Arealtyp (n=9, s.d. 227,8) mit 890 m. Auffällig ist, dass die endemischen Tangare im Vergleich zu anderen Arealtypen die höchsten Amplituden aufweisen. Bei näherer Betrachtung wird jedoch deutlich, dass 10 der insgesamt 15 endemischen Arten ihren Verbreitungsschwerpunkt im mittleren Hangabschnitt im Bereich der Vegetationszone der prämontanen Regenwälder besitzen. Da diese Vegetationszone sich über eine Amplitude von mehr als 1500 m erstreckt, sind auch die Werte für die endemischen Tangarenspezies relativ hoch (STREWE 1999a).

Bisher wurde die horizontale und vertikale Struktur der Areale der Thraupinae weitestgehend getrennt voneinander, bzw. nur auf den Arealtyp bezogen, betrachtet. Im Folgenden sollen die Höhenamplituden bezogen auf die Fläche der Verbreitungsgebiete analysiert werden. Grundlage der weiteren Analyse ist die Topographie des pazifischen Abhanges der Westanden in Nariño. Wie das Geländeprofil (Abb. 2) des Untersuchungsgebietes verdeutlicht, fällt die Westabdachung des Vulkans Cumbal in der Höhenstufe bis 2800 m stark ab; im mittleren Bereich bis etwa 1800 m am Standort La Planada treten geringere Gefälle auf, und im unteren Hangbereich (1500 bis 500 m) wird das Gelände erneut steiler. Auf einer Distanz von ca. 60 km nimmt die Höhe um 4500 m ab. Die Topographie der Küstenebene zeigt keine größeren Höhenunterschiede und das Gelände fällt auf einer Entfernung von ca. 70 km leicht bis zur Küste ab. Die Gesamtdistanz vom Krater des Vulkans Cumbal bis zur Meeresküste beträgt ca. 130 km. Nochmals zu betonen sind das relativ breite und damit großflächige Tiefland der Küstenebene, sowie die teilweise sehr steilen mittleren und unteren andinen Hangbereiche.

Betrachtet man auf dem Hintergrund dieser Topographie des Untersuchungsgebietes die Höhenamplituden der Tangare, so wird deutlich, dass eine Höhenamplitude von beispielsweise 1000 m auf die Fläche des Untersuchungsgebietes bezogen ein sehr kleines Gebiet darstellt, wenn die Art ihren Verbreitungsschwerpunkt an den unteren und mittleren andinen Abhängen besitzt. So im Falle der endemischen Art *Anisognathus notabilis*, die eine Höhenamplitude von 900 m aufweist und in der

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

Höhenstufe zwischen 1300 bis 2200 m verbreitet ist (STREWE 2000). Auf das Profil des Untersuchungsgebietes übertragen bedeutet dies einen sehr geringen Ausschnitt des andinen Hangbereiches von weniger als 20 km. Ähnliches gilt für die Artengruppe der Vegetationszone (800-1500 m) des superhumiden prämontanen Regenwaldes, denn obwohl die Arten dieser Gruppe mit 1428 m durchschnittlicher Höhenamplitude den höchsten Wert aller Gruppen aufweisen, besitzen auch sie aufgrund ihrer Verbreitung im Bereich des steilen mittleren Hangabschnittes nur relativ kleinflächige Verbreitungsgebiete.

Im unteren ebenfalls teilweise sehr steilen Hangbereich der Westanden finden sich weitere noch extremere Beispiele. Die Tangare *Chlorospingus flavovirens* (700 m), *Tangara palmeri* (600 m) und *Bangsia rothschildi* (400 m) weisen sehr geringe Höhenamplituden auf und sind zudem auf Bereiche des andinen Abhanges mit einer sehr steilen Topographie beschränkt. Die eigentlichen Tieflandarten besitzen mit 556 m durchschnittlicher Höhenamplitude zwar die geringsten Werte aller Gruppen, doch besitzen sie ihren Verbreitungsschwerpunkt im Bereich des Küstenstreifens, welcher wie betont flächenmäßig ein relativ großes Gebiet einnimmt.

Bei der Analyse muss also differenziert werden zwischen Arten, die vom Meeresniveau bis in die Höhenstufen zwischen 500-600 m verbreitet sind, und Arten, die ähnliche Höhenamplituden aufweisen, aber im Gegensatz zu den Tieflandarten im Bereich der Abhänge vorkommen. Insgesamt sind 14 (20,3 %) der 69 Tangarenspezies von der Küste bis in die Hügelländer oder unteren Hangbereiche verbreitet und besitzen damit relativ großflächige Verbreitungsgebiete im Untersuchungsgebiet.

Bei Einbezug der Arealtypen in die Analyse lassen sich noch weitergehende Aussagen treffen. So weisen die hochmontanen und montanen Arten im Durchschnitt Höhenamplituden von 812 m bzw. 1053 m auf und kommen teilweise in steilen Bereichen des oberen Abhanges des Vulkans Cumbal vor; weshalb sie auf das Untersuchungsgebiet bezogen nur eine kleinflächige Verbreitung besitzen. Da diese hochmontanen und montanen Arten aber alle dem andinen Arealtyp angehören, besiedeln sie bezogen auf das Gesamtareal ein relativ großflächiges Gebiet; wobei natürlich zwischen Arten differenziert werden muss, die ein geschlossenes Areal besitzen, und Arten, deren Areal disjunkt ist oder die inselhaft verbreitet sind (z.B. *Hemispingus melanotis*). Von großer Bedeutung sind in diesem Zusammenhang natürlich auch die artspezifischen Habitatansprüche und die Anpassungsfähigkeit der einzelnen Arten an anthropogene Störungen der Ökosysteme. Dieser Aspekt soll an dieser Stelle allerdings noch nicht miteinbezogen werden. Die Diskussion wird an anderer Stelle noch einmal aufgegriffen werden. Grundsätzlich besitzen die hochmontanen Arten (z.B. *Diglossa lafresnayii, D. humeralis, Conirostrum cinereum*), die natürlicherweise keine reinen Waldarten sind, sondern im Bereich der Baumgrenze und darüber vorkommen, größere Verbreitungsgebiete als stärker an Wald adaptierte Arten *(Dubusia taeniata* oder *Iridosornis rufivertex)*.

Ein Großteil der Arten des chocó-karibischen (hier Chocó-Magdalena-Arealtyp eingeschlossen) und cis-transandinen Arealtyps sind auffälligerweise vom Meeresniveau bis in die unteren Hangbereiche verbreitet. Sie besitzen somit einerseits großflächige Arealtypen, andererseits kommen sie auch innerhalb des Untersuchungsgebietes auf einer relativ großen Fläche vor. Bei diesen 14 Tangarenarten handelt es sich genau um dieselben Arten, welche schon weiter oben unter dem

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Aspekt der Verbreitungsgebiete im Küstentiefland angesprochen wurden. Ausnahmen innerhalb des cis-transandinen Arealtyps ist die Tangarenart *Euphonia xanthogaster* mit einer Verbreitung im prämontanen Bereich des Abhanges und einer sehr großen Höhenamplitude von 1900 m, sowie die Art *Tangara gyrola* mit einem Verbreitungsgebiet in der Höhenstufe zwischen 700 bis 1300 m. Innerhalb des chocó-karibischen Arealtyps sind die Arten *Tangara icterocephala, T. florida* und *T. larvata* nicht bis auf Meeresniveau verbreitet.

Von besonderer Bedeutung sind die Daten zu vertikalen Arealgrenzen und Höhenamplituden für die endemischen Tangarenspezies des Chocó. Zwar besitzen die 15 Endemiten mit 1053 m einen relativ hohen Durchschnittswert für die Höhenamplitude ihrer Verbreitung im Untersuchungsgebiet, da aber nur eine Art, *Tangara johannae*, bis auf Meeresniveau vorkommt und alle weiteren Endemiten auf die mittleren und unteren Hangbereiche beschränkt sind, relativiert sich dieser Wert. Stellvertretend soll die Art *Chlorospingus flavovirens* (700 m) genannt werden. Neben ihrer sehr eingeschränkten Verbreitung im Bereich des andinen Abhanges ist die Art auch innerhalb der biogeographischen Region Chocó sehr kleinräumig und lokal verbreitet. So gab es bis zu den vorliegenden Untersuchungen nur zwei Fundorte in Nordecuador (Provinz Esmeraldas) und in der kolumbianischen Provinz Cauca (COLLAR et al. 1994; HILTY 1977; RENJIFO et al. 2002; WEGE & LONG 1995).

Eine sehr eingeschränkte Höhenverbreitung im Untersuchungsgebiet besitzt ebenfalls die endemische Art *Bangsia rothschildi*, mit einer Höhenamplitude von 400 m (Abb. 3). Die Art besiedelt innerhalb ihres Gesamtareals eine größere Höhenamplitude, ihre Höhenverbreitung ist aber trotzdem sehr schmal, und auf eine Karte von Südamerika projiziert, ist das Areal nur als haardünne Linie im Bereich des pazifischen Abhanges der Westanden auszumachen. Der Aspekt der rezenten ständig fortschreitenden Fragmentierung und Zerschneidung dieser Areale aufgrund der Lebensraumzerstörung (u.a. GRAVES 1988; STOTZ et al. 1996) wird später diskutiert (STREWE 1999a).

Im Rahmen der Untersuchungen wurden 75 Tangarenarten für das Untersuchungsgebiet nachgewiesen. Die Arten verteilen sich auf 30 Gattungen. Die mit Abstand artenreichste Gattung mit 16 Spezies ist die Gattung *Tangara*, welche auch die umfangreichste Gattung der Avifauna der Neotropis mit 49 Arten darstellt. Weitere Gattungen mit drei oder mehr Arten sind *Chlorospingus, Conirostrum, Dacnis, Diglossa, Euphonia, Hemispingus, Piranga, Tachyphonus* und *Thraupis*. Monotypisch sind die Gattungen *Chlorornis, Dubusia, Erythrothlypis* (von ISLER & ISLER 1987 & 1999 der Gattung *Chrysothlypis* zugeordnet), *Iridophanes, Pipraeidea* und *Tersina*, welche ehemals Familien- oder Unterfamilienstatus hatte (HILTY & BROWN 1986).

Die Verteilung der Artenzahl der Thraupinae (Abb. 5) entlang des Höhengradienten des pazifischen Abhanges der Westanden im Bereich des Untersuchungsgebietes zeigt interessanterweise deutliche Schwankungen. Auf Meeresniveau kommen 14 Tangarenarten vor und im Bereich der unteren andinen Abhänge steigt die Artenzahl bis auf 27 Spezies in der Höhenstufe 400-500 m. Die hohe Artenzahl erklärt sich aus der Überschneidung der Verbreitungsgebiete der Gruppe der Tieflandarten einerseits, welche in dieser Höhenstufe ihre obere Verbreitungsgrenze erreichen, und andererseits aus dem Vorkommen prämontaner Arten am unteren Limit ihres Verbreitungsgebietes.

Im weiteren Verlauf nimmt die Gesamtartenzahl ab und fällt bis auf einen Wert von 19 Arten in der Höhenstufe 1100 bis

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

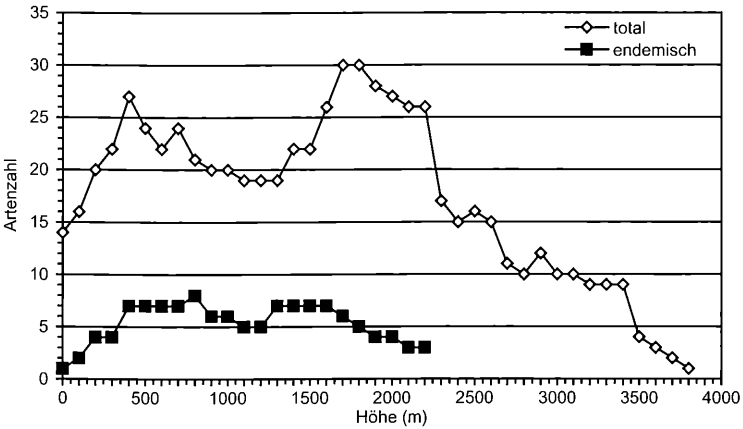

Abb. 5: Artenzahl bezogen auf den Höhengradienten. – *Fig. 5: Species number related to the altitudinal gradient.*

1300 m. In diesem Bereich sind Arten eingeschlossen, welche ihren Verbreitungsschwerpunkt entweder unterhalb von 1000 m oder im Bereich zwischen 1000 bis 1500 m besitzen. Oberhalb von 1300 m steigt die Artenzahl ständig an und erreicht in der Höhenstufe 1700-1800 m ihren maximalen Wert mit 30 Arten. Der artenreichste Standort ist somit La Planada, wo beispielsweise im Bereich der Höhenrücken bis zu 16 verschiedene Tangarenspezies alleine in einem gemischten Vogeltrupp beobachtet werden konnten. Diese maximale Artenzahl für den gesamten Höhengradienten resultiert aus dem gemeinsamen Vorkommen von prämontanen und montanen Arten. Es treffen die Arten der prämontanen Regenwälder auf die Arten der montanen Regenwälder, welche teilweise nur als Zugvögel in dieser Höhenstufe auftreten. Auch die 7 Arten mit einem Verbreitungsschwerpunkt in den superhumiden Regenwäldern kommen bis in diese Höhenstufe von 1700-1800 m vor, wodurch der sehr hohe Wert von 30 Thraupinae in derselben Höhenstufe möglich wird.

Im weiteren Verlauf des Höhengradienten kommt es zu einem deutlichen Abfall der Artenzahl, insbesondere in der Höhenstufe 2300 bis 2400 m nimmt die Artenzahl sprunghaft von 26 auf 17 Arten ab. In dieser Höhenstufe befindet sich der schon zuvor betonte Übergangsbereich der prämontanen zur montanen Vegetationszone, und der damit verbundenen oberen Höhenverbreitungsgrenze der prämontanen Tangarenarten. Oberhalb dieser Höhenstufe kommen nur noch montane Arten vor, die in der Höhenstufe von 3000 m von hochmontanen Spezies ersetzt werden. Von 2500 m nimmt die Artenzahl kontinuierlich ab, mit einem etwas erhöhten Wert in 2900 m, wo eine leichte Überschneidung der Verbreitungsgebiete der prämontanen und montanen Arten erfolgt. In 3800-3900 m treten in der Vegetationszone des Páramo nur noch die Arten *Anisognathus igniventris* und *Diglossa lafresnayi* auf.

Insgesamt betrachtet verteilt sich die Artenzahl (n = 74) der Thraupinae des Untersuchungsgebietes ungleichmäßig entlang des Höhengradienten mit zwei deutlichen Maxima in den Höhenstufen 400 m und 1700-1800 m. Die 15 endemischen Tangarenspezies des Untersuchungsgebietes besiedeln den pazifischen Abhang unterhalb von 2300 m, oberhalb dieser Höhenstufe

©Ornithologische Gesellschaft in Bayern; download unter www.biologiezentrum.at

ist keine endemische Art vertreten (Abb. 5). Außerdem kommt nur eine Art, *Tangara johannae*, bis auf Meeresniveau vor. Den maximalen Wert mit 8 endemischen Arten innerhalb derselben Höhenstufe findet sich im unteren prämontanen Bereich in 800 m Höhe. Die Verteilung der endemischen Arten zeigt insgesamt zwei Schwerpunkte in den Höhenstufen 400 bis 800 m und 1300 bis 1600 m. Der leichte Knick der Artenkurve in dem Bereich 900 bis 1200 m kommt dadurch zustande, dass die prämontanen Endemiten oberhalb dieser Höhenstufe ihre untere Verbreitungsgrenze erreichen, und die Endemiten des unteren Hangfußes unterhalb dieser Höhenstufe ihr Verbreitungslimit besitzen (STREWE 1999a).

Diskussion

Verschiedene Autoren grenzen den Chocó als biogeographische Einheit ab, je nach dem zugrundeliegendem Konzept als Regenwald-Zentrum (CRACRAFT 1985), als pleistozänes Waldrefugium (HAFFER 1967, 1975) oder als Ausbreitungszentrum (MÜLLER 1978, 1981). Die biogeographische Region Chocó reicht vom östlichen Tiefland Panamas südwärts entlang der kolumbianischen Westküste bis zu den östlichen Ausläufern des Golfes von Guayaquil in Nordwest-Ecuador; dort geht der immergrüne Regenwald in laubwerfende Trockenwälder über. Die nördliche Grenze des Chocó fällt mit den Höhenzügen der Serranía de Baudó und Serranía de los Saltos zusammen; die Serranía de los Saltos erstreckt sich bis nach Panama hinein. Die östliche Grenze wird durch die subtropischen temperierten Biome der Anden bestimmt. Die Abgrenzung gegenüber dem Nordandinen Zentrum ist jedoch aufgrund der komplexen Topographie des Westabhanges der Anden und der wechselnden ökologischen Bedingungen über große Distanzen und Höhenunterschiede nicht eindeutig. Im Nordosten bildet das breite Delta des Rio Atrato die Grenze gegenüber der biogeographischen Region Nechi, mittlerweile als eigenständiges Zentrum und nicht als Subzentrum innerhalb des Chocó-Zentrums abgegrenzt (CRACRAFT 1985; HAFFER 1975; MÜLLER 1978; STATTERSFIELD et al. 1998).

Die pleistozänen Klimaschwankungen in Verbindung mit den Effekten orographischer Barrieren werden als dominante Faktoren für die Diversifikation der andinen Biota angesehen (HAFFER 1982, 1985; MAYR & O'HARA 1986; MÜLLER 1978). Der inselhafte Charakter der Topographie der Anden hat die regionale Differenzierung der Fauna und Flora stark begünstigt, so dass auch mobile Formen wie Vögel lokale Differenzierungen erfahren haben und viele Arten nur auf wenige Gebirgszüge und Täler beschränkt sind (OREJUELA 1987). Gerade HAFFER (1975, 1982, 1985) und MÜLLER (1978, 1981) haben die Auswirkungen der Verschiebung des Niveaus der Lebenszonen durch die pleistozänen Glaziale für die Neotropis analysiert und dokumentiert. Geologische, klimatische und biologische Befunde wurden zur Begründung der Speziationsprozesse und der Ausprägung der aktuellen Verbreitungsbilder der Organismen herangezogen; wobei die pleistozänen Klimaschwankungen sowohl die Verbreitungsbilder der Biota der andinen Region wie auch der transandinen Tiefländer Amazoniens beeinflussten (HAFFER 1985, 1997; MÜLLER 1978, 1981). In den Anden hat das kalte und trockene Klima der glazialen Perioden ein Absenken der Waldgrenze verursacht. Oberhalb der Waldgrenze dehnten sich in

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

diesen Zeiträumen baumlose Puna-Steppen und Páramo-Grasländer aus, verbunden mit der Arealexpansion von Nicht-Waldarten (ENDLEER 1982; VUILLEUMIER 1986). Während der Interglaziale verschob sich die Waldgrenze, und die Waldbiota konnten sich nach einer Periode der Isolation und Fragmentation ausdehnen. In den Zeiträumen der Glaziale bzw. Interglaziale hat sich die Vegetation somit nicht nur horizontal, sondern auch vertikal verschoben. Nach HAFFER (1982) kam es im letzten Glazial zu einem vertikalen Schrumpfen der Lebenszonen um 500 bis 1500 m.

Während der glazialen Perioden dienten die fragmentierten und isolierten Waldbestände als Ausbreitungszentren bzw. Waldrefugien für Populationen der Waldbiota; die Waldvegetation konnte die für sie ungünstigen Bedingungen nur innerhalb geographischer Inseln in humiden Zonen überdauern. Während der Feuchtperioden (Interglaziale) erfuhren Waldhabitate und mit ihnen die Waldbiota Expansionsphasen (MÜLLER 1981; VUILLEUMIER 1986; VUILLEUMIER & MONASTERO 1986).

Die geographische Isolation und Fragmentation der Habitate führte zur Allopatrie der Taxa und zu Speziationsprozessen. So ermöglichten die mehrfachen Arealexpansionen und Arealkontraktionen, evolutive Radiation innerhalb verschiedener andiner Vogeltaxa, z.B. bei Thraupinae oder bei Trochiliidae, innerhalb der Gattungen *Metallura* und *Chalcostigma* (HEINDL & SCHUCHMANN 1998; ISLER & ISLER 1999).

Die Determinierung der Waldrefugien des Pleistozän in der Neotropis basiert auf der aktuellen Korrelation der Zentren hoher Diversität und hoher Konzentration endemischer Spezies mit sehr niederschlagreichen Regionen. Nach TERBORGH & WINTER (1983) gibt es zwei Endemismuszentren in der Neotropis mit einem außergewöhnlich hohen Endemitengrad: die Atlantikwälder in Südbrasilien einerseits und die mittlere Höhenstufe am pazifischen Abhang der Westanden im Chocó andererseits. BEHLING & HOOGHIEMSTRA (1998) betonen aufgrund ihrer pollenanalytischen Untersuchungen im Chocó-Tiefland in Nariño die Stabilität der Waldökosysteme des Chocó innerhalb des späten Holozäns (letzte 6000 Jahre); Vergleichsuntersuchungen in Amazonien weisen stärkere Klimaschwankungen und Veränderungen der Waldökosysteme nach. Das durchgehend sehr feuchte Klima des Chocó und die Stabilität der Waldökosysteme hat die Ausprägung der sehr hohen Biodiversität begünstigt.

In der Region Chocó fanden erste ornithologische Untersuchungen bereits 1870 statt und wurden in der Folgezeit sporadisch fortgesetzt (HILTY & BROWN 1986). Doch aufgrund des extrem feuchten Klimas und des schwierigen Terrains ist die Avifauna des Chocó bis heute unzureichend untersucht (SALAMAN 1994; SALAMAN & MAZARIEGOS 1999). So fehlen zu den meisten endemischen Arten Informationen zur genauen Verbreitung, Ökologie, Fortpflanzung, etc. Die biogeographische Region Chocó hat mit 68 endemischen Vogelarten und mehr als 100 endemischen Vogeltaxa eine der weltweit höchsten Konzentrationen an endemischen Vogeltaxa. Mehr als die Hälfte der endemischen oder quasi-endemischen Arten Kolumbiens sind auf diese Region beschränkt (STILES 1993).

Die Ergebnisse der Auswertung der Arealstrukturen der Thraupinae verdeutlichen den hohen Endemitenanteil (20 %) der Thraupinae im Chocó. Während die montanen und prämontanen Tangarenarten überwiegend andine Arealtypen besitzen, zeigen die Arten der unteren Hangbereiche und der Tiefländer stärkere Beziehungen zur Tieflandavifauna der Darién- und karibischen Tiefländer, sowie der amazonischen Tiefländer. Neben den horizontalen wurden vor allem die vertikalen Areal-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

strukturen in die biogeographische Analyse einbezogen. Im Folgenden werden die Arealstrukturen und Arealgrenzen unter Berücksichtigung der autökologischen Daten betrachtet und diskutiert werden (STREWE 1999a).

Zahlreiche Areale der Thraupinae des Untersuchungsgebietes sind durch starke ökologische bzw. topographische Gradienten begrenzt. Überwiegend verlaufen die Areale in Nord-Süd-Richtung parallel zur Struktur der Anden, weshalb viele Arten teilweise sehr schmale und langgestreckte Areale aufweisen (vgl. GRAVES 1985, 1988; TERBORGH 1971, 1977; TERBORGH & WINTER 1983). Die Ost-West-Grenzen dieser andinen Areale ergeben sich aus den topographischen Gradienten. Bei dieser Analyse muss zwischen den reinen Waldarten, die in Bezug auf den ökologischen und geographischen Gradienten sehr eng im Bereich der Anden und Vegetationszonen spezifisch verbreitet sind, und Nicht-Waldarten, welche habitatspezifisch verbreitet sind und verschiedenste Lebenszonen besiedeln, unterschieden werden.

Innerhalb der langgestreckten Areale können dispersale Barrieren in Form von tiefen Trockentälern, welche die feuchten andinen Berghänge unterbrechen, auftreten; als Beispiel ist der Rio Patia nördlich des Untersuchungsgebietes zu nennen, welcher, wie schon betont, u.a. für die Tangarenarten *Chlorochrysa nitidissima* und *Habia cristata* als südliche Arealgrenze fungiert. Während glazialer Perioden waren diese Barrieren aufgrund des kalten und trockenen Klimas noch breiter und ausgeprägter (FJELDSA 1987; HAFFER 1985).

Die nördlichen und südlichen Arealgrenzen der Chocó-Endemiten mit ihren Verbreitungsgebieten in den humiden oder superhumiden Regenwäldern im Tiefland oder im prämontanen Bereich bis 2300 m werden durch ökologische Gradienten bestimmt. Die Verbreitungsgrenzen fallen im Norden der pazifischen Region mit dem Übergang der superhumiden Regenwälder in weniger feuchte Regenwaldtypen zusammen; im zentralen pazifischen Tiefland in Ecuador gehen die Chocó-Wälder in laubwerfende Trockenwälder über.

Die westlichen Arealgrenzen der Tieflandarten unter den Chocó-Endemiten werden durch den pazifischen Ozean bestimmt *(Dacnis berlepschi, Erythrothlypis salmoni, Tangara johannae)*; für die prämontanen Endemiten ist der Übergang der Vegetationszonen der humiden prämontanen Regenwälder zur Zone der humiden Tieflandregenwälder entscheidend (z.B. *Chlorospingus flavovirens, Chlorophonia flavirostris*). Die östliche Arealgrenze resultiert ebenfalls aus dem Übergang zweier Vegetationszonen, und zwar vom humiden prämontanen zum montanen Regenwald in 2300 m Höhe *(Anisognathus notabilis, Chlorospingus semifuscus, Chlorochrysa phoenicotis, Diglossa indigotica)*, sowie innerhalb der prämontanen Stufe vom Übergang der superhumiden zur humiden prämontanen Regenwaldzone *(Bangsia edwardsi, Chlorothraupis stolzmanni)* (STREWE 1999a).

Für 8 Arten der Chocó-Endemiten begrenzen keine topographischen bzw. ökologischen Gradienten ihr Areal, sondern die Arealgrenzen beruhen auf parapatrischen Verbreitungen zwischen sich ersetzenden konkurrierenden Arten in unterschiedlichen Höhenstufen.

Die beiden Chocó-endemischen Arten *Bangsia edwardsi* und *B. rothschildi* schließen sich als konkurrierendes Artenpaar in der prämontanen Stufe des pazifischen Westabhanges der Anden aus; die Kontaktzone der beiden Areale liegt in der Höhenstufe von 600 m (Abb. 3). Im Tal des Rio Ñambi am Standort El Pangán wurde *B. edwardsi* bis in Höhen von 600 m in relativ hohen Abundanzen beobachtet. Weiter unterhalb im selben Talsystem wird diese Art durch *B. rothschildi* ersetzt; auch am

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

Standort Pueblo Nuevo (unterhalb 580 m) ist nur *B. rothschildi* vertreten und wurde regelmäßig beobachtet. Eine Nachweis der beiden Arten zusammen im selben Habitat oder in derselben Höhenstufe gelang nicht. Die Ursachen für die Arealstrukturen wurde durch die Analyse der Autökologie der beiden Arten herausgearbeitet; die ähnlichen Habitatansprüche und Überschneidungen bezogen auf genutzte Vegetationsschichten, die Nahrungsökologie bis hin zu Neststandort bedingen eine hohe interspezifische Konkurrenz zwischen den beiden nahe verwandten *Bangsia*-Arten und erlauben kein gemeinsames Vorkommen. Interessant ist der Vergleich der vertikalen Arealgrenzen für das Gesamtareal; *B. rothschildi* besiedelt eine Höhenamplitude von 250 bis 1100 m, kommt aber auch im Departement Valle schwerpunktmäßig zwischen 300 bis 500 m vor, also ähnlich wie im Untersuchungsgebiet in Nariño. Das Areal dieser Art reicht nördlich bis ins obere Wassereinzugsgebiet des Rio Atrato im Süden der Provinz Chocó; *B. edwardsi* ist hingegen nur bis ins Tal des Rio Dagua in der Provinz Valle verbreitet. Die vertikalen Arealgrenzen dieser Art liegen bei 400 und 2100 m, in der Provinz Valle kommt die Art weitestgehend oberhalb von 1200 m vor (HILTY & BROWN 1986). Die Anmerkung von HILTY & BROWN (1986), dass *B. edwardsi* auch in Nariño schwerpunktmäßig oberhalb von 900 m vorkommt, kann nicht bestätigt werden, da die Art bis 600 m im Tal des Rio Ñambi in hohen Abundanzen auftritt.

Im nördlichen Bereich des Areals von *B. rothschildi* nördlich des Tales Rio Dagua fehlt *B. edwardsi* als konkurrierende Art, und *B. rothschildi* kommt in Höhenstufen bis 1100 m vor; dieses Verbreitungsbild zeigt eindeutig, daß *B. edwardsi* die nahe verwandte Art *B. rothschildi* blockiert und deren Höhenverbreitung begrenzt, wo sie parapatrisch am pazifischen Abhang verbreitet sind. Interessanterweise scheint *B. rothschildi* in der Region im Departement Chocó mit einer weiteren sehr lokal verbreiteten Spezies, *Bangsia aureocincta*, in Konkurrenz zu treten. *B. aureocincta* kommt oberhalb von *B. rothschildi* in der Höhenstufe zwischen 2100 und 2200 m vor (ISLER & ISLER 1999; RENJIFO et al. 2002; TERBORGH & WINTER 1983).

Als weiteres konkurrierendes Artenpaar können die *Chlorospingus*-Arten *flavovirens* und *semifuscus* gegenübergestellt werden (Abb. 3). Beide Arten sind endemisch für den Chocó, allerdings mit unterschiedlichen Verbreitungsgebieten. *C. semifuscus* kommt von der Provinz Pichincha im Norden Ecuadors bis in den Süden der kolumbianischen Provinz Chocó in Höhenstufen zwischen 900 m (Cauca-Provinz) bis 2400 m vor. *C. flavovirens* war bisher nur vom Tal des Rio Anchicaya (1050 m) aus der Provinz Valle und der ecuadorianischen Provinz Pichincha in der Höhenstufe 900 bis 1100 m bekannt (COLLAR et al. 1994; HILTY 1977; RENJIFO et al. 2002).

Die Fundorte innerhalb des Untersuchungsgebietes in Nariño im Tal des Rio Güiza am Standort El Barro, im Tal des Rio Ñambi am Standort El Pangán und am Standort Pueblo Nuevo bedeuten eine Erweiterung der Höhenamplitude der Art *C. flavovirens* um 400 m. Besonders interessant ist das neue Vorkommen der Art im Tal des Rio Güiza, da die nahe verwandte Art *C. semifuscus* direkt oberhalb, nur 2 km Luftlinie entfernt, im Reservat Rio Ñambi nachgewiesen wurde. Leider konnten keine Daten im Bereich der direkten Kontaktzone aufgenommen werden, da in 1100 m zwischen den Standorten El Barro und Rio Ñambi die Straße Pasto-Tumaco verläuft und den natürlichen ökologischen Gradienten unterbricht. Am Standort El Pangán liegt zwar ein fortlaufender Gradient in unberührten Primärwaldbeständen vor, aber aufgrund der fehlenden Erschließung

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

des Geländes konnte nicht in der Kontaktzone im Tal des Rio Ñambi gearbeitet werden. Beide Arten sind Standvögel und bevorzugen Primärwälder. Wie der Vergleich der Nahrungsökologie zeigt, treten deutliche Überschneidungen auf, wodurch eine interspezifische Konkurrenz der Arten zu erklären ist. Zwar sind beide Arten keine Spezialisten hinsichtlich der frugivoren und insektivoren Ernährungsweise, aber die genutzten Vegetationsschichten, Substrate und Suchtechniken ähneln sich zu sehr, als dass beide Arten gemeinsam vorkommen könnten.

Interessanterweise tritt eine dritte *Chlorospingus*-Art, *C. flavigularis*, in der Höhenstufe zwischen 300 bis 1700 m im Untersuchungsgebiet auf, die oberhalb von 1200 m im selben Habitat, ja demselben gemischten Trupp mit *C. semifuscus* vorkommt, und unterhalb von 1100 m die Höhenstufe und Habitate mit *C. flavovirens* teilt. Diese Art bedeutet aufgrund abweichender Nahrungsökologie keine Konkurrenz für die beiden vorgestellten Arten.

Auffällige Arealstrukturen weist das konkurrierende Artenpaar der sehr nahe verwandten Spezies *T. gyrola* und *T. lavinia* auf. Die weit verbreitete Art *T. gyrola* ist in der pazifischen Region in Kolumbien oberhalb von 700 m verbreitet, fehlt also in den Tieflandregenwäldern des Chocó, kommt aber südlich der Provinz Esmeraldas in Ecuador auch bis auf Meeresniveau vor. *T. lavinia* gehört zum Chocó-karibischen Arealtyp und kommt in der pazifischen Region überwiegend unterhalb von 500 m vor, südlich bis in die Provinz Esmeraldas in Ecuador (Abb. 3). *T. gyrola* wird demnach exakt von *T. lavinia* im pazifischen Tiefland des Chocó vertreten und ist südlich der Provinz Esmeraldas bis auf Meeresniveau verbreitet; dieses parapatrische Verbreitungsbild ist ein eindeutiges Indiz für den konkurrenzbedingten Ausschluss der beiden nahe verwandten Arten. Beide *Tangara*-Spezies zeigen hinsichtlich ihrer Habitatansprüche und besonders in Bezug auf ihre Nahrungsökologie starke Übereinstimmungen und können daher nicht nebeneinander existieren (ISLER & ISLER 1999, STREWE 1999a).

Inselhafte allopatrische Verbreitungsmuster (leap-frog pattern) wie im Falle der Gattung *Bangsia* analysieren ebenfalls REMSEN & GRAVES (1995a, 1995b) anhand von andinen Arealen der Gattung *Atlapetes* (Emberizinae). Der relativ häufige Standvogel *Atlapetes rufinucha* des andinen aber nicht geschlossenen Arealtyps wird in den Verbreitungslücken durch die nahe verwandten Arten *A. tricolor* und *A. schistaceus* vertreten. Dort wo *A. rufinucha* alleine vorkommt, besiedelt die Art eine größere Höhenamplitude; wo zwei oder mehrere Arten sympatrisch vorkommen, schließen sich die Arten aus. Diese Resultate von REMSEN & GRAVES (1995a, 1995b) verdeutlichen ebenfalls die Bedeutung des Faktors der interspezifischen Konkurrenz für die Verbreitungsmuster zahlreicher andiner Vogeltaxa. NAVARRO (1992) betont hingegen die Zonierung der Habitate als wichtigsten Faktor für die andinen Verbreitungsbilder. Die interspezifische Konkurrenz zwischen nahe verwandten Arten hat seiner Ansicht nach keinen starken Effekt auf die Arealstrukturen der Avifauna. NAVARRO (1992) betont zusätzlich die Rolle der Modifikation der Habitate durch anthropogene Einflüsse für die Strukturierung der Höhenverbreitung der Vogeltaxa.

TERBORGH (1971, 1977, 1985) hat im Rahmen seiner Analysen von Arealstrukturen der Avifauna am ostandinen Abhang in Peru direkte interspezifische Konkurrenzen definiert und als nachgewiesen betrachtet, wenn eine Art in Bereichen ihres Areals, wo die nahe verwandte konkurrierende Art fehlt, ihr Verbreitungsgebiet in den Höhenbereich der fehlenden Art ausweiten kann (TERBORGH & WESKE 1975;

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

TERBORGH & WINTER 1982). Die interspezifische Konkurrenz ist der Mechanismus für den Ausschluss von Populationen in sekundären Kontaktzonen (TERBORGH 1977). Genau diese Verbreitungsmuster wurden für das Untersuchungsgebiet anhand von Artenpaaren wie *Bangsia*, *Anisognathus* oder *Tangara lavinia* und *T. gyrola* vorgestellt.

Die Faktoren, welche die vertikalen Arealgrenzen der Tangarenarten im Untersuchungsgebiet beeinflussen und bedingen, scheinen nicht nur bezogen auf die Gesamtareale zu variieren und zu unterschiedlichen Verläufen der vertikalen Arealgrenzen zu führen, sondern auch innerhalb des Untersuchungsgebietes treten abweichende Ausprägungen der vertikalen Arealgrenzen auf. Besonders auffällig ist das Artbeispiel der endemischen Art *Chlorochrysa phoenicotis*. Im Tal des Rio Güiza ist die Art vom Reservat Rio Ñambi, wo sie zu den häufigsten Tangarenspezies zählt, bis an den Standort El Barro in einer Höhenstufe von 950 m verbreitet; unterhalb dieser Höhenstufe wurde die Art nicht nachgewiesen. Völlig davon abweichend ist das Verbreitungsmuster im Tal des Rio Ñambi am Standort El Pangán; dort besiedelt die Art einen Höhengradienten bis hinunter auf 650 m in relativ hohen Abundanzen. Eine nahe verwandte eventuell konkurrierende Art für *Chlorochrysa phoenicotis* existiert im Untersuchungsgebiet nicht. Ein völlig übereinstimmendes Verbreitungsmuster bezogen auf die beiden Talsysteme besitzen ebenfalls die endemischen Arten *Bangsia edwardsi* und *Diglossa indigotica*; auch diese Arten kommen im Tal des Rio Ñambi bis hinunter auf 600 m vor, im Tal des Güiza fehlen sie unterhalb von 950 m. Weitere Arten, wie *Tachyphonus delatrii* kommen zwar in beiden Talsystemen in ähnlichen Höhenstufen vor, doch ist *T. delatrii* im Rio Ñambi-Tal eher selten anzutreffen, während sie im Tal des Rio Güiza in hohen Abundanzen auftritt.

Da der Einfluss von konkurrierenden Arten für diese unterschiedlichen Verbreitungsmuster ausscheidet, müssen unterschiedliche ökologische Gradienten als Ursache herangezogen werden. Die ausgewerteten Parameter zur Habitatstruktur und die Unterschiede in der Zusammensetzung der Nahrungspflanzen geben Hinweise auf die Ausprägung unterschiedlicher Waldtypen in übereinstimmenden Höhenstufen. Zu beachten ist die geringe Distanz zwischen den beiden Standorten von nur ca. 15 km. Diese Beispiele verdeutlichen, wie kleinräumig die biotischen Bedingungen im Bereich des pazifischen Abhanges der Westanden in übereinstimmenden Höhenstufen schwanken können, mit entsprechenden Einflüssen auf die Arealstrukturen der Thraupinae (STREWE 1999a).

Endemic Bird Areas

Vögel sind exzellente Indikatoren für die Bedeutung von Lebensräumen als Vorranggebiete für den globalen Schutz der Biodiversität. Sie besiedeln nahezu alle terrestrischen Landschaftszonen und Habitattypen; ihre Taxonomie und Areale sind umfassender bearbeitet als für andere Organismengruppen; die Identifizierung ist relativ problemlos; sie reagieren spezifisch auf Umweltveränderungen und sie besitzen ein großes öffentliches Interesse. Aus diesen Gründen hat BirdLife International ein globales Biodiversitätsprojekt zur Identifizierung von Schutzprioritäten anhand von Vogelarten als Indikatoren für Gebiete mit hohen Endemitenanteilen aufgebaut (STATTERSFIELD et al. 1998). Das Projekt verwendet das neueste Datenmaterial zur Verbreitung endemischer Vogelarten und beruht auf dem Konzept von TERBORGH & WINTER (1983), welche anhand von Computerkarten der Areale von kleinräumig

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

verbreiteten Vogelarten (156 Arten) Endemismuszentren für Kolumbien und Ecuador herausgearbeitet haben. Dabei übernahm BirdLife International das Kriterium der Arealgröße mit einer Flächenausdehnung kleiner als 50 000 km² (entspricht der Fläche von Sri Lanka, Costa Rica oder Dänemark), gruppierte die Arten mit gemeinsamen Verbreitungsstrukturen und identifizierte die gemeinsamen Verbreitungsgebiete als Endemic Bird Areas (EBA). Die Analysen für die Neotropis ergaben das EBA (Nr. 041) Chocó sowie das EBA (Nr. 042) Nördliche Zentralanden in Kolumbien und Ecuador als relevante EBAs für die zugrundeliegende Arbeit (STATTERSFIELD et al. 1998). Das EBA Chocó erstreckt sich im westlichen Kolumbien und Ecuador auf einer Fläche von ca. 100 000 km² in einer Höhenstufe von Meeresniveau bis 3800 m. Die Schlüsselhabitate sind tropische Tieflandwälder, immergrüne Montanwälder und Páramo. Die meisten der begrenzt verbreiteten Arten kommen nur nördlich von Guayaquil bis ca. 2 °S vor.

Das Gebiet schließt den pazifischen Abhang der kolumbianischen Westanden, den pazifischen Abhang der Anden in Nariño, sowie die westlichsten Vulkane und den pazifischen Abhang der Anden bis zur Canar-Provinz in Ecuador ein. Nur einige wenige Arten besiedeln die Kordillere Chilla. Geographische Überschneidungen treten in Nordecuador mit dem EBA Nördliche Zentralanden auf, obwohl dessen Arten überwiegend größere Höhenstufen besiedeln (>2500 m). Im Tiefland erstreckt sich das EBA Chocó vom südlichen Ende der Serranía de Baudó, wo es an das Darien-Tiefland (EBA Nr. 023) grenzt, südwärts entlang des Andenfußes durch das pazifische Küstentiefland bis in den Norden der ekuadorianischen Provinz Esmeraldas und von dort entlang des andinen Abhanges in den Provinzen Pichincha, Los Rios und Guayas (STATTERSFIELD et al. 1998).

Das EBA Chocó gehört zu den artenreichsten Regionen der Welt und mit 68 Arten weist das EBA Chocó die größte Zahl an endemischen Vogelarten aller EBAs der Neuen Welt auf. Eine große Zahl der Arten ist auf die tropischen Tiefländer und die subtropischen Berghänge begrenzt, nur wenige Arten kommen in den hochgelegenen temperierten Gebieten vor. Dies gilt besonders für die kolumbianischen Westanden mit durchschnittlichen Höhen von nur ca. 2000 m und relativ wenigen Gipfeln oberhalb. Die endemischen Arten der subtropischen Zone und der montanen Zone finden sich überwiegend auf den disjunkten Gipfeln der kolumbianischen Westanden (Paramillo, Páramo Frontino, Cerro Tatamá, Cerro Munchique), sowie im südlichen Kolumbien und nördlichen Ecuador (z.B. die Vulkane Cumbal, Chiles, Cotacachi, Pichincha).

Aufgrund der geringen Kenntnis der genauen Verbreitungen, Höhenwanderungen und ökologischen Ansprüche der endemischen Arten ist zur Zeit eine genauere Unterteilung des EBA Chocó nicht möglich (STATTERSFIELD et al. 1998). Es scheint aber wahrscheinlich, dass der Bereich der prämontanen Wälder und das Tiefland durch ein schmales Band des superhumiden Waldgürtels, der im Zentrum des Chocó verläuft, getrennt werden (HILTY & BROWN 1986); denn die Vegetation dieses Waldgürtels verändert sich deutlich zwischen 1000-1500 m, was eine natürliche Grenze zwischen verschiedenen Gruppen des Tieflandes und den oberen pazifischen Abhängen bilden könnte und eine Unterteilung des EBA Chocó eventuell rechtfertigt (STATTERSFIELD et al. 1998).

Die Daten zu den Arealstrukturen der Thraupinae in Nariño können die Unterteilung des EBAs Chocó in dieser Höhenstufe nicht bestätigen, da gerade die vertikalen Arealgrenzen der prämontanen endemi-

© Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

schen Tangarenarten sowohl unterhalb als auch oberhalb dieser Höhenstufe liegen, und es somit zu Überschneidungen im Bereich der superhumiden Vegetationszone kommt. Eher gerechtfertigt wäre eine Unterteilung des EBAs oberhalb von 2300 m, da dort der charakteristische Übergang von den prämontanen zu den montanen Spezies erfolgt; allerdings sind im Untersuchungsgebiet oberhalb dieser Höhenstufe (2300 m) keine endemischen Tangarenspezies und nur die endemische Tukanart *Andigena laminirostris* insgesamt verbreitet (STREWE 1999a).

Fünf endemische Arten *(Otus colombianus, Aglaiocercus coelestis, Semnornis ramphastinus* und die Thraupinae *Habia cristata* und *Iridosornis porphyrocephala)* kommen lokal, obwohl sie zum EBA Chocó gestellt werden, auch auf dem Osthang der Westanden (Cauca-Tal), primär im Bereich niedriger Pässe vor (STATTERSFIELD et al. 1998). Insgesamt 11 der 68 Arten sind nicht nur im EBA Chocó verbreitet, sondern sind auch in weiteren EBAs zu finden. Die beiden Arten *Trogon comptus* und *Erythrothlypis salmoni* kommen bis in die Nechi Tiefländer (EBA Nr. 037) nordöstlich des Chocó vor. Die Art *Bucco noanamae* besiedelt zusätzlich die Darien Tiefländer (EBA Nr. 023), und *Scytalopus vicinior* und *Chlorophonia flavirostris* das Darién Hochland (EBA Nr. 024). Der Ameisenvogel *Dysithamnus occidentalis* besitzt ein disjunktes Areal mit Vorkommen im Chocó und im EBA Ecuador-Peru Ostanden (EBA Nr. 044); ebenfalls räumlich getrennte Verbreitungsgebiete besiedelt die Tangarenart *Dacnis hartlaubi* im Chocó und in den kolumbianischen Ostanden (EBA Nr. 038). Der Pipride *Chloropipo flavicapilla* ist sogar in drei EBAs nachgewiesen, neben dem Chocó, an den kolumbianischen interandinen Abhängen und im EBA Ecuador-Peru Ostanden (EBA Nr. 040 u. 044). Die beiden für Kolumbien endemischen Tangarenarten *Bangsia melanochlamys* und *Chlorochrysa nitidissima* kommen im Chocó und im EBA Kolumbianische Interandine Abhänge (EBA Nr. 040) zusammen mit *Hypopyrrhus pyrohypogaster* vor. Die übrigen 52 kleinräumig verbreiteten Arten sind ausschließlich im EBA Chocó zu finden (STATTERSFIELD et al. 1998). Die endemische Tangarenart *Tangara johannae* wurde innerhalb des Forschungsprojektes erstmals außerhalb des EBA Chocó im EBA Darien Tiefländer nachgewiesen (STREWE 1999a).

Schutzprioritäten – Endemische und gefährdete Arten

Zwar verfügt Kolumbien noch über großflächige, teilweise unberührte Naturlandschaften, vor allem östlich der Anden im Amazonastiefland und den Llanos, doch nimmt der Druck gerade auf die verbliebenen Waldökosysteme der Anden und der pazifischen Region enorm zu. Nicht nur in den montanen und prämontanen Zonen der Anden, sondern auch in der pazifischen Region nimmt die Zerstörung der natürlichen Waldbestände ständig zu. So werden die Holzressourcen des Chocó seit Beginn des 20. Jahrhunderts ausgebeutet; als Folge sind die zugänglichen Gebiete bereits frei an wertvollen Hartholzstämmen und auch die weicheren Hölzer der Sumpfwälder sind bereits größtenteils abgeholzt worden. Insbesondere seit 1976 hat der Holzeinschlag stark zugenommen; so sind innerhalb von 12 Jahren über 15 000 km² der Küstenwälder zerstört worden. Insgesamt sind die Waldgebiete des Chocó seit 1960 zu über 50 % geschädigt bzw. abgeholzt worden, und der Druck auf die verbliebenen Waldgebiete wächst ständig, da die derzeitige Abholzungsrate bei 600 km² jährlich liegt (GARCIA-KIRKBRIDE & FABER-LANGENDOEN 1990). Neben der Bedrohung durch den wahllosen unkontrollierten Holzeinschlag

©Ornithologische Gesellschaft in Bayern; download unter www.biologiezentrum.at

ist die permanente Ausbreitung der Landwirtschaft, besonders die Anlage agroindustrieller Kulturen der afrikanischen Ölpalme *(Elaeis guineensis)* und großflächiger Viehweiden, für die Zerstörung der Waldgebiete verantwortlich. Im unmittelbaren Küstenbereich werden die Ökosysteme durch die Anlage von Shrimp-Farmen vernichtet, und die unkontrollierte Anlage von Goldminen im Hangfußbereich der Anden hat zur massiven Sedimentation und zur Quecksilberkontamination der Flüsse geführt.

In den nächsten 5-10 Jahren ist die Region zusätzlich durch das international geförderte Entwicklungsprojekt "Plan Pacífico 2000" bedroht. Dieser "Plan Pacífico" der kolumbianischen Regierung soll die Erschließung der pazifischen Region vorantreiben und die Nutzung der natürlichen Ressourcen im großen Umfang ermöglichen. Eingeschlossen in dieses Projekt sind Seehäfen, Kanäle, Dämme, Straßen, Pipelines und Militärische Anlagen (BARNES 1993; LEYVA 1993; SALAMAN 1994). Die neuen Straßenbauprojekte und die Vergabe von Holzeinschlagkonzessionen werden den Weg für Siedler bereiten, welche in unberührte Gebiete vordringen und Primärwälder in landwirtschaftliche Flächen verwandeln; diese nachfolgende ungeordnete und nicht geplante Kolonisierung gefährdet die verbliebenen Waldökosysteme des Chocó erheblich (STATTERSFIELD et al. 1998), wie sich am Beispiel des Untersuchungsgebietes in Nariño nachvollziehen lässt. Insbesondere die Hauptstraßen Pasto-Tumaco in der Provinz Nariño und die Straße Cali-Buenaventura in Valle haben den Chocó bereits in Segmente unterteilt und disjunkte Waldkomplexe für Chocó-Endemiten erzeugt.

Schaut man ins benachbarte Ecuador, so stellt man fest, dass dort in der pazifischen Region die Entwicklung noch dramatischer verlaufen ist. Nur noch 5 % der ursprünglichen Waldfläche ist erhalten, davon nur noch 800 km^2 unterhalb von 900 m (DAVIS et al. 1997). Die neu erbaute Küstenstraße San Lorenzo-Tumaco wird diese Situation noch verschlechtern, weshalb die einzigen großflächigen Chocó-Wälder noch in der pazifischen Region in Kolumbien zu finden sind (STREWE 1999a).

Auf dem Hintergrund der Informationen zur Situation der Waldökosysteme in den kolumbianischen Anden, im Chocó und in Nariño werden die Daten sowohl zu den Thraupinae als auch zur Avifauna des Untersuchungsgebietes insgesamt diskutiert. Die Analyse der Arealstrukturen der Thraupinae hat verdeutlicht, dass andine, an Wald adaptierte Vogelarten im Vergleich zu Tieflandarten nur sehr kleinflächige Areale besiedeln, da die montanen und prämontanen Vegetationszonen natürlicherweise im Bereich der andinen Abhänge sehr schmal und fragmentiert sind. Diese Beschränkung auf schmale Lebenszonen in Kombination mit hohen Endemitengraden macht die andine Avifauna viel anfälliger gegenüber Habitatfragmentierung und -zerstörung als die Avifaunen angrenzender Tiefländer, beispielsweise in Amazonien. Montane und prämontane Vogelarten mit sehr schmalen Höhenverbreitungen gehören daher zu den am stärksten gefährdeten Waldarten der Neotropis. Diese Arten sind besonders gefährdet, wenn ihre Verbreitungsgebiete mit Höhenstufen übereinstimmen, deren natürliche Ressourcen von großem kommerziellen und agrarwirtschaftlichen Wert sind. Gerade Waldbestände der Hangfußbereiche von 500-1700 m sind daher extrem zurückgegangen, und sind wahrscheinlich der am schnellsten zurückgehende Waldtyp der Neotropis (DAVIS et al. 1997; STATTERSFIELD ET AL. 1998, STREWE 1999a, 2000a).

Innerhalb des Forschungsprojektes zur Arealstruktur und -dynamik von Thraupinae wurden über die eigentliche Frage-

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

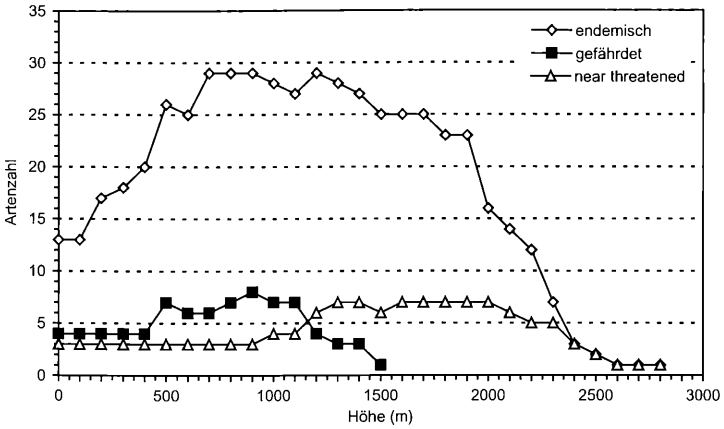

Abb. 6: Vertikale Verbreitung der gefährdeten und endemischen Vogelarten des Untersuchungsgebietes in Nariño.

stellung hinausgehend ebenfalls Daten zur restlichen Avifauna gesammelt, insbesondere zu endemischen und gefährdeten Arten (BIRDLIFE INTERNATIONAL 2000, COLLAR et al. 1992, 1994; RENJIFO et al. 2002, STATTERSFIELD et al. 1998). Die Auswertung dieser Daten bestätigt die zuvor gemachten Aussagen zum Gefährdungspotential der Waldarten im unteren prämontanen Hangbereich, wie aus der vertikale Verbreitung der als gefährdet eingestuften Vogelarten der Avifauna des Untersuchungsgebietes zu entnehmen ist (Abb. 6).

Andere endemische Arten zeigen eine ähnliche Verteilung entlang des Höhengradienten wie die endemischen Thraupinae. Nur eine endemische Art *(Andigena laminirostris)* des Untersuchungsgebietes kommt oberhalb von 2500 m vor; schwerpunktmäßig sind die endemischen Vogelarten zwischen 500 und 1900 m am pazifischen Abhang der Westanden verbreitet; unter- und oberhalb dieser Höhen nehmen die Artenzahlen deutlich ab. Die höchsten Konzentrationen an endemischen Arten treten in den Höhenstufen zwischen 700 und 1200 m mit 29 Spezies auf. Auf Meeresniveau finden sich noch 13 endemische Vogelarten. Die prämontanen Regenwälder sind somit die wichtigsten Waldökosysteme als Habitate für endemische Vogelarten; weniger bedeutend sind die Tieflandregenwälder und die montanen Regenwälder bzw. die Habitate oberhalb der Waldgrenze, wo keine Endemiten vorkommen.

Insgesamt 14 potentiell gefährdete Arten, darunter die Tangarenarten *Iridosornis porphyrocephala* und *Tangara johannae*, verteilen sich mit einem deutlichen Schwerpunkt in der prämontanen Höhenstufe zwischen 1200 bis 2300 m, mit mehr als 5 Arten pro Höhenstufe. Eine gefährdete Art, der Tukan *Andigena laminirostris*, kommt bis in die montane Höhenstufe von 2800 m. Drei Arten besiedeln die Tieflandregenwälder bis auf Meeresniveau (u.a. *Tangara johannae*).

Die 13 national und international gefährdeten Arten verteilen sich auf unterschiedliche Kategorien (critical: 1, endangered: 1, vulnerable: 11, near thretened: 15; BIRDLIFE INTERNATIONAL 2000, RENJIFO et al. 2002). Im Untersuchungsgebiet kommen 8 global gefährdete Arten gemeinsam in der Höhenstufe von 900 m vor. Mehr als 5 global gefährdete Arten besiedeln die prämontanen Regenwälder oberhalb von 500

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bis 1100 m. Auch die global gefährdeten Tangarenarten *Chlorospingus flavovirens* (vulnerable) und *Dacnis berlepschi* (vulnerable) besitzen ihre Verbreitungsgebiete in diesem Bereich. Die weiteren global gefährdeten Arten, *Oroaetus isidori, Penelope ortoni, Odontophorus melanonotus, Neomorphus radiolosus, Glaucidium nubicola, Andigena laminirostris, Cephalopterus penduliger, Vireo masteri* und *Dysithamnus occidentalis* konnten am Standort El Pangán nachgewiesen werden (STREWE 1999a, STREWE 1999c, 2000a).

Die Abb. 6 und deren Interpretation zeigen eindeutig die Verbreitungsschwerpunkte der endemischen und gefährdeten Vogelarten im prämontanen Bereich des Höhengradienten zwischen 500 und 1900 m. Diese Daten liefern äußerst wichtige Anhaltspunkte für die Erarbeitung von Schutzkonzepten für die Region bzw. für den gesamten Chocó.

Im Bereich des EBA Chocó sind zwar 17 Schutzgebiete ausgewiesen, davon 10 in Kolumbien und 7 in Ecuador, aber nur 10 dieser Gebiete besitzen einen echten Schutzstatus; gerade die kolumbianischen Nationalparks existieren teilweise nur auf dem "Papier" und die Umsetzung der Schutzkonzepte erfolgt nur in Ansätzen. In Kolumbien sind die wichtigsten geschützten Gebiete im Bereich der Westanden die Nationalparks Paramillo, Las Orquídeas, Tatamá, Los Farallones und Munchique, sowie die beiden vorgestellten Reservate Rio Ñambi und La Planada; ein weiteres privates Schutzgebiet Tambito im Departement Cauca grenzt an den Nationalpark Munchique an. Die Gesamtfläche dieser Reservate ist jedoch relativ klein und bezieht nur einen geringen Anteil der Tieflandregenwälder und Hangfußwälder unterhalb von 1500 m ein, lässt also hinsichtlich der endemischen und gefährdeten Arten den wichtigsten Bereich des EBA Chocó unberücksichtigt (vgl. BALMFORD & LONG 1994; RENJIFO et al. 2002; STATTERSFIELD et al. 1998); wodurch dem neu ausgewiesenen Reservat El Pangán besondere Bedeutung zukommt.

Weitere Schutzgebiete in Dimensionen wie TERBORGH & WINTER (1983) sie fordern, sind für das Untersuchungsgebiet in Nariño unrealistisch, da die Besiedlung im Talsystem des Rio Güiza weit fortgeschritten ist und keine so großflächigen Waldkomplexe verblieben sind. Daher ist die gezielte Ausweitung und Ergänzung der bestehenden Reservatsstrukturen im Untersuchungsgebiet erforderlich.

Im Hinblick auf die altitudinalen Zugbewegungen ist der Schutz von Wanderkorridoren zwischen großflächigen Waldkomplexen in unterschiedlichen Höhenstufen von Bedeutung. Bezogen auf die Arealstrukturen der Thraupinae und die Verbreitung der endemischen und gefährdeten Arten fehlen eindeutig Schutzkonzepte für Gebiete unterhalb von 1100 m. Dort bestehen die höchsten Schutzprioritäten, belegt durch die Nachweise des Forschungsprojektes der extrem lokal verbreiteten und nahezu unbekannten global gefährdeten Arten, wie *Neomorphus radiolosus* oder der 1992 entdeckten Art *Vireo masteri* (RENJIFO et al. 2002; SALAMAN & STILES 1996). Zwei weitere global gefährdete Arten, *Cephalopterus penduliger* und *Penelope ortoni*, konnten ebenfalls für das Reservat El Pangán nachgewiesen werden. Beide Arten sind frugivor und Beobachtungen deuten auf altitudinale Wanderungsbewegungen hin. Ein sehr hohes Gefährdungspotential für beide Arten ergibt sich aus der Kombination der Faktoren der Arealstrukturen, als Chocó-Endemiten mit einer geringen Höhenamplitude der vertikalen Arealgrenzen im unteren westandinen Hangbereich, der Anfälligkeit gegenüber der Primärwaldzerstörung im Chocó, des Jagddrucks und dem Faktor altitudinale Zugbewegungen.

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

Um Arten mit diesen hohen Gefährdungspotentialen letztendlich konsequent schützen zu können, reichen die bestehenden Reservate am pazifischen Abhang der Westanden in Nariño bei weitem nicht aus; dringend müssen die vorhandenen Schutzgebiete, insbesondere das Reservat El Pangán, erweitert werden, um zusätzliche Flächen in Schutzkonzepte einzubeziehen (STREWE 1999a, 2000a).

Zusammenfassung

Am pazifischen Abhang der Westanden in der kolumbianischen Provinz Nariño wurden innerhalb des Endemic Bird Area Chocó biogeographische Studien zu Arealstrukturen der Tangare Thraupinae durchgeführt. Thraupinae wurden ausgewählt, da sie zu den charakteristischen Gruppen der Avifauna des Chocó gehören, in sämtlichen Höhenstufen des pazifischen Abhanges der Westanden verbreitet sind und einen hohen Endemitenanteil aufweisen. Im Untersuchungsgebiet wurden 75 Tangarenarten nachgewiesen. Die Untersuchungen erfolgten entlang eines Höhengradienten von 400 bis 3200 m und schlossen die Vegetationszonen der humiden Tieflandregenwälder, der pluvialen prämontanen und montanen Regenwälder ein.

Die makrochorologische Analyse der Arealstrukturen ergab sechs Arealtypen, wobei der andine Arealtyp mit 48 % und der Chocó Arealtyp mit 20 % die höchsten Anteile erreichten. Die Auswertung der vertikalen Arealstrukturen verdeutlichte, daß die Chocó-Endemiten ausschließlich unterhalb von 2300 m verbreitet sind. In der prämontanen und montanen Höhenstufe dominierten Arten des andinen Arealtyps. Im unteren Hangfußbereich und im Tiefland herrschten hingegen Arten des trans-cisandinen, des Chocó-Magdalena und des Chocó-karibischen Arealtyps vor. Markante Höhenverbreitungsgrenzen wurden für die Tieflandarten in 500-600 m festgestellt. Für die prämontanen Thraupinae lag eine auffällige Verbreitungsgrenze in der Höhenstufe von 2300-2400 m, im Übergangsbereich der Vegetationszonen der pluvialen prämontanen und montanen Regenwälder.

Beim Artenbestand der Thraupinae entlang des Höhengradienten zeigten sich zwei Maxima mit bis zu 30 Spezies in den Höhenstufen 400 und 1800 m. Die artspezifischen Höhenamplituden für das Untersuchungsgebiet reichten von 400 bis 1900 m. Während Arten mit einer geringen Höhenamplitude (<1000 m) und einer Verbreitung im Küstentiefland und Hangfußbereich relativ großflächige Verbreitungsgebiete besitzen, sind Chocó-Endemiten mit vergleichbaren Höhenamplituden und mit Arealen im prämontanen Bereich des westandinen Abhanges, bedingt durch das steile Relief, sehr kleinflächig verbreitet, wodurch sie sehr anfällig gegenüber anthropogener Habitatzerschneidung bzw. -zerstörung sind.

Die innerhalb des Forschungsprojektes gewonnenen Informationen zu Arealstrukturen und Habitatansprüchen der Thraupinae ermöglichen Rückschlüsse auf Gefährdungspotentiale. Zur Aufstellung von konkreten Schutzkonzepten für den Chocó wurden zusätzlich Daten zu vertikalen Arealstrukturen der Chocó-Endemiten und der global gefährdeten Vogelarten herangezogen. Die Resultate verdeutlichen die Notwendigkeit gezielter Schutzkonzepte für den prämontanen Bereich des Chocó in der Höhenstufe zwischen 600 bis 1800 m.

Literatur

BALMFORD, A. & A. J. LONG (1994): Avian endemism and forest loss. Nature 372: 623-624.

BARNES, J. (1993): Driving roads through land rights: The Plan Pacifico. The Ecologist 23 (4): 135-140.

BEHLING, H. & H. HOOGHIEMSTRA (1998): Holocene history of the Chocó rainforest from Laguna Piusbi, southern pacific lowlands of Colombia. Quaternary research 50: 300-308.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

BIBBY, C. J. & N. D. BURGESS (1992): Bird census techniques. Academic Press, London.

BIRDLIFE INTERNATIONAL (2000): Threatened birds of the world. Lynx Edicions and BirdLife International. Barcelona, España y Cambridge, U.K.

COLLAR, N. J. (1992): Threatened birds of the Americas. The ICBP Red Data Book. Washington.

COLLAR, N. J. & A. CROSBY (1994): Birds to Watch 2. The world checklist of threatened birds. The New Birdlife Conservation Series 4, Cambridge.

CRACRAFT, J. (1985): Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: Areas of endemism. Orn. Monogr. 36: 49-84.

DAVIS, S. R., V. H. HEYWOOD, O. HERRERA-MACBRYDE, J. VILLA-LOBOS & A. C. HAMILTON (eds. 1997): Centres of Plant Diversity. A guide and strategy for conservation, Vol. 3, The Americas. WWF & IUCN The World Conservation Union, Cambridge, UK.

ENDLEER, J. A. (1982): Pleistocene forest refuges: fact or fancy? In: Biological Diversification in the humid tropics: 641-657, ed. G. T. Prance. Columbia Press.

FABER-LANGENDOEN, D. & A. H. GENTRY (1991): The structure and diversity of rain forests at Bajo Calima, Chocó region, Western Colombia. Biotropica 23: 2-11.

FJELDSA, J. (1987): Birds of relict forests in the High Andes of Peru and Bolivia. Copenhagen, Zoological Museum, University of Copenhagen.

FJELDSA, J. (1993): Geographical patterns of neoendemic and older relict species of Andean forest birds: the significance of ecological stability areas. In: H. BALSLEV (ed.): Neotropical montane forest: Biodiversity and Conservation. Aarhus Univ.Press.

FJELDSA, J. & N. KRABBE (1990). Birds of the High Andes. Copenhagen.

GARCIA-KIRKBRIDE, C. & D. FABER-LANGENDOEN (1990): Priorities of conservation sites in the Chocó region of western Colombia. WWF Wash. D.C.

GRAVES, G. R. (1985): Elevational correlates of speciation and intraspecific geographical variation in plumage in Andean forest birds. Auk 105: 556-79.

GRAVES, G. R. (1988): Linearity of geographical range and ist possible effect on the population structure of Andean birds. Auk 105: 47-52.

HAFFER, J. (1967): Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. Am. Mus. Novit. No. 2294.

HAFFER, J. (1975): Avifauna of northwestern Colombia, South America. Bonn. Zool. Monogr. 7.

HAFFER, J. (1982): General aspects of the refuge theory. In: G. T. PRANCE (ed.): Biological Diversification in the humid tropics: 6-24. Columbia Press.

HAFFER, J. (1985): Avian zoogeography of neotropical lowlands. Neotropical ornithology. Ornith. Monogr. 36: 113-146.

HEINDL, M. & K.-L. SCHUCHMANN (1998): Biogeography, geographical variation and taxonomy of the andean hummingbird genus *Metallura*. J.Ornithologie 139: 425-473.

HILTY, S. L. (1977a): *Chlorospingus flavovirens* rediscovered, with notes on other pacific Colombian and Cauca valley birds. Auk 94: 44-49.

HILTY, S. L. & W. L. BROWN (1986): Birds of Colombia. Princeton New Jersey.

HOLDRIDGE, L. (1967): Lifezone ecology. San Jose, Costa Rica, Tropical Science Center.

ISLER, M. L. & P. R. ISLER (1987): The Tanagers. Smithsonian Inst. Press, Washington D.C.

ISLER, M. L. & P. R. ISLER (1999): The Tanagers. Natural history, distrubution and identificacion. Smithsonian Institution Press. Washington D.C., USA.

LEYVA, P. (1993, ed.): Colombia – Pacifico, Tomo 1 y 2. FEN Colombia, Proyecto Biopacifico, Bogotá.

MAYR, E. & R. J. O'HARA (1986): The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. Evolution 40: 55-67.

MÜLLER, P. (1978): Andean dispersal centers and their affinities. In: SCHMITHÜSEN, J. (1976, ed.): Biogeographica – Neotropische Ökosysteme.

MÜLLER, P. (1981): Arealsysteme und Biogeographie. Stuttgart.

NAVARRO, A. G. (1992): Altitudinal distribution of birds in the Sierra Madre del Sur, Guerrero Mexico. Condor 94: 29-39.

OREJUELA, J. E. (1987): La Reserva Natural "La Planada" y la biogeografia andina. Humboldtia 1: 117-148.

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

REMSEN, J. V. & W. S. GRAVES (1995a): Distribution patterns and zoogeography of *Atlapetes* brush-finches (Emberizinae) of the Andes. Auk 112 (1): 210-224.

REMSEN, J. V. & W. S. GRAVES (1995b): Distribution patterns of Buarremon brush-finches (Emberizinae) and interspecific competition in Andean birds. Auk 112 (1): 225-236.

RENJIFO, L. M., A. M. FRANCO-MAYA, J. D. AMAYA-ESPINEL, G. H. KATTAN & B. LOPEZ-LANUS (eds., 2002): Libro rojo de las aves de Colombia. Instituto de Investigaciones de Recursos Biologicos Alexander von Humboldt y Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, Colombia.

RIDGELY, R. S. & P. J. GREENFIELD (2001): The Birds of Ecuador Vol 1 & 2. Cornell University Press. Hong Kong.

RIDGELY, R. S. & G. TUDOR (1989): The birds of South America. Vol. 1. Oxford.

SALAMAN, P. (1994): Surveys and conservation of biodiversity in the Choco South-west Colombia. BirdLife International Study Report No. 61: Final report of three conservation expeditions to western Narino. Cambridge.

SALAMAN, P. & L. A. MAZARIEGOS (1999): The hummingbirds of Nariño, Colombia. Cotinga 10: 30-36.

SALAMAN, P. & F. G. STILES (1996): A distinctive new species of vireo (Passeriformes: Vireonidae) from the Western Andes of Colombia. Ibis 138: 610-619.

SALAMAN, P., T. CUADROS, J. G. JARAMILLO & W. H. WEBER (2001): Lista de Chequeo de las aves de Colombia. Sociedad Antioqueña de Ornitología, Medellin.

SIBLEY, C. G. & MONROE, J. R. (1990): Distribution and taxonomy of birds of the world. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut.

STATTERSFIELD, A. J., M. J. CROSBY, A. J. LONG & D. C. WEGE (1998): Endemic Bird areas of the world: Priorities for conservation. Birdlife International, Conservation series No. 7, Cambridge.

STOTZ, D. F., J. W. FITZPATRICK, T. A. PARKER III & D. K. MOSKOVITS (1996): Neotropical birds – Ecology and conservation. Univ. of Chicago Press, Chicago.

STREWE, R. (1999a): Arealstrukturen und -dynamiken von Tangaren (Thraupinae) im südwestlichen Kolumbien. Diss. Institut für Biogeographie. Universität des Saarlandes, Saarbrücken.

STREWE, R. (1999b): Notes on the rediscovery of the Baudó Oropendola *Psarocolius cassini* in Chocó, Colombia. Cotinga 12: 40-43.

STREWE, R. (1999c): Notas sobre la distribucion y anidacion del Aguila Poma, *Oroaetus isidori*, en Nariño, Colombia. Boletin SAO 10: 45-52.

STREWE, R. (2000a): Birds and conservation value of Reserva Natural El Pangán, Nariño, south-west Colombia. Boletin SAO, Vol. XI, No. 20: p. 56-73.

STREWE, R. (2000b): First breeding records for the Black-chinned Mountain-Tanager *Anisognathus notabilis* and first nesting records in the wild for the Blue-winged Mountain-Tanager *Anisognathus flavinucha* with ecological notes. Cotinga 14: 38-42.

TERBORGH, J. (1971): Distribution on environmental gradients: Theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. Ecology 52: 23-40.

TERBORGH, J. (1977): Bird species diversity on an Andean elevational gradient. Ecol. 58: 1007-19.

TERBORGH, J. (1985b): The role of ecotones in the distribution of Andean birds. Ecol. 66: 1237-1246.

TERBORGH, J. & J. S. WESKE (1975): The role of competition in the distribution of Andean birds. Ecol. 56: 562-576.

TERBORGH, J. & B. WINTER (1982): Evolutionary circumstances of species with small ranges. In: G.T. PRANCE (ed.): Biological Diversification in the humid tropics: 587-600. Columbia Press.

TERBORGH, J. & B. WINTER (1983): A method for siting parks and reserves with special reference to Colombia and Ecuador. Biol. Conserv. 27: 45-58.

VUILLEUMIER, F. & M. MONASTERIO (1986, eds.): High altitude tropical biogeography. New York.

VUILLEUMIER, F. (1986): Origins of the tropical avifaunas of the high Andes. In: Vuilleumier, F. & M. Monasterio (1986, eds.): High altitude tropical biogeography.

WEGE, D. C. & LONG, A. J. (1995): Priority areas for threatened birds in the Neotropics. Birdlife Conserv. Series No. 5, Cambridge.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Anhang

Artenliste der Thraupinae mit Angaben zum Häufigkeitsstatus im Untersuchungsgebiet (c=häufig; uc=regelmäßig; r=selten). – *Species list of the Thraupinae with information on relative abundance in the study area* (c: *common, uc: uncommon, r: rare*).

Anisognathus flavinucha	Blue-winged Mountain-Tanager	Blauschwingen-Bergtangare	c
Anisognathus igniventris	Scarlet-bellied Mountain-Tanager	Mennigohr-Bergtangare	c
Anisognathus notabilis	Black-chinned Mountain-Tanager	Schwarzkinn-Bergtangare	uc
Bangsia edwardsi	Moss-backed Tanager	Edwardstangare	uc
Bangsia rothschildi	Golden-chested Tanager	Rothschildtangare	uc
Buthraupis montana	Hooded Mountain-Tanager	Blaurücken-Bergtangare	c
Chlorochrysa phoenicotis	Glistening-green Tanager	Rotohr-Bunttangare	c
Chlorornis riefferii	Grass-green Tanager	Papageitangare	uc
Chlorophanes spiza	Green Honeycreeper	Kappennaschvogel	uc
Chlorophonia flavirostris	Yellow-collared Chlorophonia	Halsbandorganist	uc
Chlorophonia pyrrhophrys	Chestnut-breasted Chlorophonia	Schwarzbrauenorganist	uc
Chlorospingus flavigularis	Yellow-throated Bush-Tanager	Gelbkehl-Buschtangare	c
Chlorospingus flavovirens	Yellow-green Bush-Tanager	Schwarzstirn-Buschtangare	r
Chlorospingus semifuscus	Dusky-bellied Bush-Tanager	Graubrust-Buschtangare	c
Chlorothraupis olivacea	Lemon-browed Tanager	Gelbbrauentangare	uc
Chlorothraupis stolzmanni	Ochre-breasted Tanager	Ockerbrusttangare	c
Conirostrum albifrons	Capped Conebill	Kappenspitzschnabel	uc
Conirostrum cinereum	Cinereous Conebill	Weißstirn-Spitzschnabel	uc
Conirostrum sitticolor	Blue-backed Conebill	Blaurücken-Spitzschnabel	uc
Creurgops verticalis	Rufous-crested Tanager	Ockerschopftangare	uc
Cyanerpes caeruleus	Purple Honeycreeper	Purpurnaschvogel	uc
Cyanerpes cyaneus	Red-legged Honeycreeper	Türkisnaschvogel	c
Dacnis berlepschi	Scarlet-breasted Dacnis	Rotbrustpitpit	r
Dacnis cayana	Blue Dacnis	Blaukopfpitpit	uc
Dacnis venusta	Scarlet-thighed Dacnis	Rotschenkelpitpit	uc
Diglossa albilatera	White-sided Flower-Piercer	Schieferhakenschnabel	c
Diglossa caerulescens	Bluish Flower-Piercer	Silberhakenschnabel	uc
Diglossa cyanea	Masked Flower-Piercer	Maskenhakenschnabel	c
Diglossa humeralis	Black Flower-Piercer	Schwarzbauch-Hakenschnabel	c
Diglossa indigotica	Indigo Flower-Piercer	Indigohakenschnabel	uc
Diglossa lafresnayii	Glossy Flower-Piercer	Stahlhakenschnabel	c
Diglossa sittoides	Rusty Flower-Piercer	Rostbauch-Hakenschnabel	uc
Dubusia taeniata	Buff-breasted Mountain-Tanager	Silberbrauen-Bergtangare	uc
Erythrothlypis salmoni	Scarlet-and–white Tanager	Seidenflankentangare	uc
Euphonia minuta	White-vented Euphonia	Weißbauchorganist	uc
Euphonia saturata	Orange-crowned Euphonia	Orangescheitelorganist	uc
Euphonia fulvicrissa	Fulvous-vented Euphonia	Rotsteißorganist	uc
Euphonia xanthogaster	Orange-bellied Euphonia	Goldbauchorganist	c
Hemispingus atropileus	Black-capped Hemispingus	Schwarzkappen-Hemispingus	uc

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

Hemispingus melanotis	Black-eared Hemispingus	Schwarzwangen-Hemispingus	uc
Hemispingus superciliaris	Superciliaried Hemispingus	Augenbrauen-Hemispingus	uc
Heterospingus xanthopygus	Scarlet-browed Tanager	Brauenschopftangare	c
Iridophanes pulcherrima	Golden-collared Tanager	Halsbandtangare	r
Iridosornis porphyrocephala	Purplish-mantled Tanager	Purpurmanteltangare	r
Iridosornis rufivertex	Golden-crowned Tanager	Goldscheiteltangare	uc
Mitrospingus cassinii	Dusky-faced Tanager	Rußgesichttangare	c
Pipraeidea melanonota	Fawn-breasted Tanager	Schwarzrückentangare	uc
Piranga leucoptera	White-winged Tanager	Weißbindentangare	r
Piranga rubriceps	Red-hooded Tanager	Scharlachkopftangare	r
Ramphocelus icteronotus	Lemon-rumped Tanager	Feuerbürzeltangare	c
Tachyphonus delatrii	Tawny-crested Tanager	Schwarzachseltangare	uc
Tachyphonus luctuosus	White-shouldered Tanager	Trauertangare	uc
Tachyphonus rufus	White-lined Tanager	Schwarztangare	c
Tangara arthus	Golden Tanager	Goldtangare	c
Tangara florida	Emerald Tanager	Smaragdtangare	uc
Tangara gyrola	Bay-headed Tanager	Grüntangare	uc
Tangara heinei	Black-capped Tanager	Heinetangare	c
Tangara icterocephala	Silver-throated Tanager	Silberkehltangare	uc
Tangara johannae	Blue-whiskered Tanager	Blaubarttangare	uc
Tangara labradorides	Metallic-green Tanager	Schwarznackentangare	uc
Tangara larvata	Golden-hooded Tanager	Purpurmaskentangare	uc
Tangara lavinia	Rufous-winged Tanager	Goldflügeltangare	uc
Tangara nigroviridis	Beryl-spangled Tanager	Silberfleckentangare	c
Tangara palmeri	Gray-and-gold Tanager	Palmertangare	uc
Tangara parzudakii	Flame-faced Tanager	Rotstirntangare	uc
Tangara ruficervix	Golden-naped Tanager	Goldnackentangare	uc
Tangara rufigula	Rufous-throated Tanager	Rostkehltangare	uc
Tangara vassorii	Blue-and-black Tanager	Vassoritangare	c
Tangara xanthocephala	Saffron-crowned Tanager	Gelbkopftangare	uc
Tersina viridis	Swallow Tanager	Schwalbentangare	uc
Thlypopsis ornata	Rufous-chested Tanager	Zimtbrusttangare	r
Thraupis cyanocephala	Blue-capped Tanager	Gelbschenkeltangare	uc
Thraupis episcopus	Blue-gray Tanager	Bischofstangare	c
Thraupis palmarum	Palm Tanager	Palmentangare	c

Ralf Strewe
Fundación Pro-Sierra Nevada de Santa Marta
Calle 17 No. 3 – 83, Santa Marta, Kolumbien,
E-Mail: rstrewe@prosierra.org; ralf.strewe@t-online.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Ornithologischer Anzeiger

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: 42_2

Autor(en)/Author(s): Strewe Ralf

Artikel/Article: Arealstrukturen von Tangaren (Thraupinae) im südwestlichen Kolumbien 111-146