

5761s  
NH

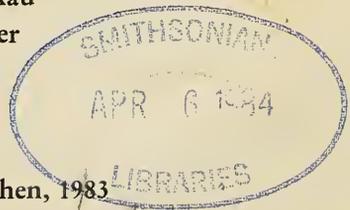


# SPIXIANA

## Zeitschrift für Zoologie

Festschrift  
zu Ehren von  
Dr. Johann Baptist Ritter von Spix

Herausgegeben von E. J. Fittkau  
Schriftleitung L. Tiefenbacher



Zoologische Staatssammlung München, 1983

SPIXIANA	Supplement 9	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512
----------	--------------	----------------------------	----------------

# SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

herausgegeben von der  
ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

SPIXIANA bringt Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Zoologischen Systematik mit Schwerpunkten in Morphologie, Phylogenie, Tiergeographie und Ökologie. Manuskripte werden in Deutsch, Englisch oder Französisch angenommen. Pro Jahr erscheint ein Band zu drei Heften. Umfangreiche Beiträge können in Supplementbänden herausgegeben werden.

SPIXIANA publishes original papers on Zoological Systematics, with emphasis on Morphology, Phylogeny, Zoogeography and Ecology. Manuscripts will be accepted in German, English or French. A volume of three issues will be published annually. Extensive contributions may be edited in supplement volumes.

Redaktion – Editor-in-chief  
Priv.-Doz. Dr. E. J. FITTKAU

Schriftleitung – Managing Editor  
Dr. L. TIEFENBACHER

## Redaktionsbeirat – Editorial board

Dr. F. BACHMAIER

Dr. M. BAEHR

Dr. E. G. BURMEISTER

Dr. W. DIERL

Dr. H. FECHTER

Dr. R. FECHTER

Dr. U. GRUBER

Dr. R. KRAFT

Dr. J. REICHHOLF

Dr. F. REISS

Dr. G. SCHERER

Dr. F. TEROFAL

Dr. L. TIEFENBACHER

Dr. I. WEIGEL

Manuskripte, Korrekturen und Besprechungs-exemplare sind zu senden an die

Manuscripts, galley proofs, commentaries and review copies of books should be addressed to

Redaktion SPIXIANA  
ZOOLOGISCHE STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN  
Maria-Ward-Straße 1 b  
D-8000 München 19, West Germany

**SPIXIANA – Journal of Zoology**  
published by  
**The State Zoological Collections München**

**Festschrift  
zu Ehren von  
Dr. Johann Baptist Ritter von Spix**

**Herausgegeben  
von  
E. J. Fittkau**

**Schriftleitung L. Tiefenbacher**

**Zoologische Staatssammlung München, 1983**





Original im Besitz der Bayer. Akad. d. Wiss., München

# Ergebnisse moderner ornithologischer Forschung im tropischen Amerika

Eine Übersicht\*)

Von Jürgen Haffer

Abstract

Einleitung

Ornithologische Exploration

Ornithogeographie

Verbreitung und Vorkommen

Ornithogeographische Analysen, Artentstehung, Evolution

Geologische Fragmentationsvorgänge

Verbreitungsmuster neotropischer Vögel

Tieflandvögel

Gebirgsvögel

Vergleich biogeographischer und geowissenschaftlicher Aspekte

Systematik neotropischer Vögel

Ökologie und Lebensweise neotropischer Vögel

Studien über einzelne Arten

Fruchtfressen

Vogelgemeinschaften

Populationsdynamik

Gemischte Vogeltrupps

Arena-Balz

Co-Evolution von Vögeln mit anderen Organismen

Jahreszyklen

Wanderungen

Schlußwort und Hinweise auf offene Fragenkomplexe

Literatur

---

\*) Erweiterte Fassung eines am 21. November 1981 in der Zoologischen Staatssammlung, München, gehaltenen Vortrages. Die Arbeit ist gewidmet dem Andenken an Dr. Eugene Eisenmann (1906–1981, vormals American Museum of Natural History, New York), dessen stete Hilfsbereitschaft und fundierte Ratschläge dem Verfasser bei seiner Arbeit im tropischen Amerika oft zugute kamen.

## Results of modern ornithological research in tropical America

### A review

Much ornithological research in tropical America is being carried out in traditional fields such as systematics and biogeography; the problems of bird speciation in the lowlands and mountains are analysed in a historical framework. New questions are posed and pursued through detailed ecological and ethological studies in the field. Ornithologists participate, on the basis of data from South America, in discussions on different subjects of general biological significance such as, e. g., aspects of vicariance and dispersal biogeography, the separation of ecological and historical (geological) factors of tropical species richness, the composition of bird communities of different tropical habitats, the analysis of arena systems, of mixed bird parties and other sociobiological behavior patterns and the population dynamics of tropical species.

Open problems inviting future research include:

- 1) The maintenance of parapatric contact zones between bird species whose ranges are in contact without overlap in ecologically fairly uniform regions. The details of competitive behavior of these species along the contact zones are poorly understood as are the historical or ecological factors that determine the geographic location of the contact zones and prevent sympatry of these species.
- 2) The frequency of superspecies in the avifauna of tropical America. The preparation of ornithogeographical atlases would be particularly revealing.
- 3) The significance of interspecific competition as a factor in an interpretation of extant distribution patterns and the composition of local bird communities in tropical America.
- 4) The annual mortality of nests and adults and the role of predators in undisturbed rainforests as a key factor for an understanding of the population dynamics of tropical bird species.
- 5) Factors determining the annual cycle of Amazon forest birds.
- 6) Relations between northern migrants and tropical residents.
- 7) The fossil history of tropical American birds is poorly known. CAMPBELL (1976, 1979) published some data on the Pleistocene avifaunas near the Pacific coast of Ecuador and Peru. Hopefully, fossil bird faunas will be encountered and studied also in the Amazon lowlands east of the Andes.

In view of the rapid destruction of tropical forests it is questionable whether a complete registration of the Neotropical faunas and a solution of the numerous open problems will be possible. Portions of the magnificent tropical biotas may be preserved in nature reserves being established in various countries of South America; however, time grows short to study faunas inhabiting undisturbed neotropical forests.

## Einleitung

Mittel- und Südamerika sind mit rund 3300 Arten der „Kontinent der Vögel“. Die unermesslichen Tieflandwälder und die komplexen Lebensräume der Gebirge unter tropischem Klima ermöglichen die Existenz des reichen Vogel Lebens der Neotropischen Region. Die Verbreitung der Vögel und einiger Schmetterlingsgruppen ist im Vergleich zu der anderer Tiergruppen tropischer Breiten vergleichsweise gut bekannt, weil seit über hundert Jahren viele Naturforscher reiches Material auch aus entlegenen Regionen zusammengetragen haben. Dennoch gibt es Gebiete in Amazonien und entlang den Anden, die ornithologisch auch heute noch wenig erforscht sind. Über die Nistgewohnheiten, das Verhalten, die zwischenartlichen Beziehungen, die Populationsdichte und -dynamik, Jahreszyklen und Wanderungen neotropischer Vögel sind Einzelheiten nur für wenige Arten bekannt, obwohl viele wichtige Daten während der letzten Jahrzehnte gesammelt wurden.

Die meisten diesbezüglichen Veröffentlichungen sind im weit verzweigten amerikanischen Schrifttum erschienen und deshalb in Europa nur teilweise bekannt. Es wird im folgenden der Versuch unternommen, die wichtigsten Ergebnisse der modernen ornithologischen Forschung im tropischen Amerika in einer thematischen Übersicht darzustellen unter Betonung ihrer allgemeinen biologischen Be-

deutung. Dabei konnte ich einen kurzen Artikel von D. SNOW (1980 a) mit ähnlicher Zielsetzung als Ausgangspunkt meiner Studie benutzen. Die zahlreichen taxonomischen Arbeiten zur subspezifischen Gliederung neotropischer Arten sowie kurze Beiträge zur Faunistik und zu anderen Themen bleiben unberücksichtigt, so daß keineswegs Vollständigkeit in der Auflistung aller neueren Veröffentlichungen angestrebt wird. In geographischer Hinsicht beschränke ich mich im wesentlichen auf die Vogelfauna der tropischen Teile von Mittel- und Südamerika unter Ausschluß der Gebiete von Mexiko und Guatemala im Norden sowie von Paraguay, Uruguay, Argentinien und Chile im Süden.

An den Beginn dieser Übersicht stelle ich ein Kapitel über die ornithologische Exploration des tropischen Südamerika, die zur Zeit der Reise von Johann Baptist von Spix in ihren Anfängen stand und auch heute noch keineswegs abgeschlossen ist.

## Ornithologische Exploration

Von den biologischen Forschungsreisen des vorigen Jahrhunderts in das tropische Südamerika war die Expedition unter der gemeinsamen Führung des Zoologen J. B. VON SPIX und des Botanikers C. F. VON MARTIUS während der Jahre 1817–1820 besonders bedeutungsvoll, weil sie neben Berichten aus Südost-Brasilien erstmalig ausführliche Nachrichten und reiches Material auch aus weiten Teilen der Regenwälder Amazoniens zur Kenntnis der Wissenschaft brachte. Vor J. B. VON SPIX hatten nur ALEXANDER R. FERREIRA (1783–1793) und F. W. SIEBER (1801–1812) in einigen begrenzten Gebieten Amazoniens Vögel gesammelt, deren spätere Bearbeitung in Europa jedoch nur unvollständig blieb (STRESEMANN 1950). Demgegenüber hat SPIX das von ihm zusammengetragene Balgmaterial gleich nach der Rückkehr aus Brasilien ausführlich beschrieben und auch z. T. illustrieren lassen (SPIX 1824–1825). Durch HELLMAYR's (1906) sorgfältige Revision der noch heute in München erhaltenen Typen aus der Spix'schen Vogelsammlung konnten manche Unklarheiten behoben und damit die gesamten ornithologischen Ergebnisse der damaligen Forschungsreise wissenschaftlich genutzt werden.

J. B. von Spix bereiste auch Südost-Brasilien, wo vor und gleichzeitig mit ihm neben anderen Forschern Maximilian, Prinz zu Wied-Neuwied (1815–17), G. W. Freyreiss (1813–1825), F. Sellow (1814–1831), J. Natterer (1817–1824) und A. de St. Hilaire (1816–1822) zoologische Sammlungen anlegten. Der Österreicher Johann Natterer sammelte anschließend an seine Tätigkeit in Südost-Brasilien auch in weiten Gebieten Amazoniens (1825–1835) mit hervorragendem Erfolg. Die Bearbeitung seines ornithologischen Materials besorgte nach Natterers Tod A. VON PELZELN (1868–1870) erst wesentlich später, so daß die SPIX'schen Daten für lange Zeit nahezu die einzigen Angaben zur Ornithologie Amazoniens blieben.

Zahlreiche Forschungsreisende und Berufssammler trugen im weiteren Verlauf des vorigen und in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts ein riesiges Balgmaterial aus den Tropen der Neuen Welt zusammen, das in den Archiven der Museen von Europa, Südamerika und Nordamerika bearbeitet wurde und zu einer vergleichsweise recht guten, aber noch immer nur groben Kenntnis der Verbreitung und Taxonomie der Vogelarten im tropischen Südamerika führte (kurze historische Übersicht bei HAFER 1974). Die Ergebnisse wurden in dem vielbändigen „Catalogue of Birds of the Americas“ (1918–1949) zusammengefaßt, der – vorwiegend von C. E. HELLMAYR erstellt – noch heute als Ausgangsbasis für zahlreiche ornithologische Arbeiten dient. Nach dem 2. Weltkrieg verschob sich das Schwergewicht der Forschung zunehmend auf Detailuntersuchungen zur Ökologie und Brutbiologie von einzelnen Vogelarten und auf Populationsstudien, wofür inzwischen eingerichtete Forschungsinstitute als Arbeitsbasis im Gelände dienten (z. B. Finca La Selva, Costa Rica; Rancho Grande, Venezuela; Punta Betín, Colombia; Palenque, Peru; Arima Valley, Trinidad). Die ornithologische Durchforschung entlegener Teile Südamerikas wurde in den letzten Jahrzehnten weiterhin erfolgreich fortgesetzt, vielfach durch Sammler nationaler Museen und Institute. Auch heute ist jedoch die Erfassung der schier unerschöpflichen neotropischen Avifauna noch keineswegs abgeschlossen, wie die folgenden Übersichten zeigen:

Enten: *Tachyeres leucocephalus* Humphrey & Thompson 1981; Taucher: *Podiceps gallardoi* Rumboll 1974; Geier: *Cathartes melambrotus* Wetmore 1964; Fasanenartige: *Odontophorus dialeucus* Wetmore 1963; Möwen: *Larus atlanticus* Olrog 1958<sup>2)</sup>; Segler: *Cypseloides phelpsi* Collins 1972, *Cypseloides lemosi* Eisenmann & Lehmann 1962; Kolibris: *Threnetes grzimeki* Ruschi 1973, *Phaethornis margaritae* Ruschi 1972, *Phaethornis nigrivestris* Ruschi 1973, *Phaethornis maranhoensis* Grantsau 1968, *Eriocnemis mirabilis* De Schauensee 1967, *Amazilia distans* Wetmore & Phelps 1956; Töpfungel: *Cincludes pabsti* Sick 1969<sup>3)</sup>, *Cincludes olrogi* Nores & Yzurieta 1979, *Philydor hylobius* Wetmore & Phelps 1956; Ameisenvögel: *Phlegopsis baringeri* De Schauensee 1951<sup>4)</sup>, *Grallaria chthonia* Wetmore & Phelps 1956; Bürzelstelzer: *Scytalopus novacapitalis* Sick 1958<sup>5)</sup>, *Merulaxis stresemanni* Sick 1960; Schmuckvögel: *Tijua condita* Snow 1980; Schnurrvögel: *Pipra vilasboasi* Sick 1959; Fliegen-schnäpper: *Contopus albugularis* (Berlioz 1962), *Serpophaga griseiceps* Berlioz 1959; Zuckervögel: *Coniostrum tamarugensis* Johnson & Millie 1972; Finken: *Sporophila zeledi* Narosky 1977<sup>6)</sup>.

2. Vogelarten beschrieben von Peru während der Jahre 1951–1981<sup>7)</sup>:

Eulen: *Xenoglaux loweryi* O'Neill & Graves 1977, *Otus marshalli* Weske & Terborgh 1981, *Otus* n. sp.<sup>8)</sup>; Kolibris: *Phaethornis koepckeae* Weske & Terborgh 1977, *Helangelus regalis* Fitzpatrick, Willard & Terborgh 1979, *Metallura odomae* Graves 1980; Spechte: *Picumnus subtilis* Stager 1968; Töpfungel: *Synallaxis courseni* Blake 1971, *Synallaxis zimmeri* Koepcke 1957; *Asthenes cactorum* Koepcke 1959; Ameisenvögel *Cymbilaimus sanctaemariae* Gyldenstolpe 1941<sup>9)</sup>, *Cercomacra* n. sp.<sup>8)</sup>, *Formicarius rufifrons* Blake 1962, *Grallaria n. sp.<sup>8)</sup>*, *Grallaria eludens* Lowery & O'Neill 1969, *Grallaria* n. sp.<sup>8)</sup>; Schmuckvögel: *Conioptilon mcilhennyi* Lowery & O'Neill 1966, *Zaratornis stresemanni* Koepcke 1954; Fliegenschnäpper: *Poecilatriccus albifacies* (Blake 1959<sup>10)</sup>, *Pogonotriccus* n. sp.<sup>8)</sup>, *Idioptilon cinnamomeipectus* (Fitzpatrick & O'Neill 1979); Zaunkönige: *Henicorhina leucoptera* Fitzpatrick, Terborgh & Willard 1977, *Thryothorus* n. sp.<sup>8)</sup>; Stärlinge: *Cacicus koepckeae* Lowery & O'Neill 1965, *Agelaius xanthophthalmus* Short 1969; Zuckervögel (?): *Nephelornis oneilli* Lowery & Tallman 1976; Tangare: *Tangara* n. sp.<sup>8)</sup>, *Hemispingus parodi* Weske & Terborgh 1974, *Hemispingus rufosuperciliaris* Blake & Hocking 1974, *Buthraupis aureodorsalis* Blake & Hocking 1974, *Wetmorethraupis sterrhopteron* Lowery & O'Neill 1964; Finken: *Incapiza ortizi* Zimmer 1952.

Anmerkungen zu den beiden Listen neuerer Arten:

- 1) Weitere Namen aus diesem Zeitraum, die Synonyma sind oder sich auf Hybriden gründen, sowie neue Taxa, die als konzeptionsfisch mit früher benannten Arten angesehen werden, sind:  
*Threnetes loehkeni* Grantsau 1969 = *T. leucurus loehkeni*; siehe Novaes (Publ. Av. Mus. Goeldi 25, 1974) und Pinto 1978. – *Augasma cyano-beryllina* Berlioz 1965 species *inquivenda* (siehe MAYR 1971; = wahrscheinlich Hybriden). – *Picumnus fulvescens* Stager 1961 = *P. limae fulvescens*. – *Pipra obscura* Sick 1959 = Weibchen von *P. vilasboasi* (siehe SNOW 1979). – *Knipolegus subflammulatus* Berlioz 1959 = *K. signatus cabanisi* (siehe MAYR 1971 und TRAYLOR 1979 b). – *Tyranniscus australis* Olrog & Contino 1966 = *Phyllomyias sclateri* (siehe TRAYLOR 1979 b). – *Serpophaga berliozii* Dorst 1957 = *Myiopagis g. gaimardii* (siehe MAYR 1971). – *Hylophilus puellus* Mees 1974 = wahrscheinlich *Tenenura callinota*. J. FARRAND (briefl.) und G. F. MEES (briefl.) vermuten, daß der Typus von „puellus“ ein Exemplar von *T. callinota* ist. – *Schizoeaca perijana* Phelps 1977 = *Sch. fuliginosa perijana*. – *Threnetes cristinae* Ruschi 1975 = *T. leucurus loehkeni*. – *Threnetes grzimeki* Ruschi 1973 = ? *Glaucis hirsuta* (siehe MAYR & VUILLENMIER, J. Ornith. 124, 1983).
- 2) Als Subspezies von *Larus belcheri* beschrieben; siehe jedoch DEVILLERS (1977).
- 3) PINTO (1978) hält es für möglich, daß diese Form nur eine Subspezies des weit verbreiteten *C. fuscus* ist.
- 4) Das einzige bekannte Exemplar sieht WILLIS (1979 c) als Hybrid zwischen *P. erythroptera* und *P. nigromaculata* an.
- 5) Als Subspezies von *S. indigoticus* beschrieben; siehe jedoch SICK (1960).
- 6) WOLTERS (Die Vogelarten der Erde, Lief. 6, 1980) vermutet, daß sich dieser Name möglicherweise auf Hybriden zwischen *Sporophila palustris* und *S. cinnamomea* bezieht.
- 7) Weitere Namen aus diesem Zeitraum, die als Synonyma ungültig sind:  
*Megaxenops ferrugineus* Berlioz 1966 = *Simoxenops ucayalae* (Chapman 1928); siehe DE SCHAUENSEE 1966: 260, TERBORGH et al. 1982. – *Percnostola macrolopha* Berlioz 1966 = *P. lophotes* Hellmayr & Seilern 1914; siehe PARKER (1982), TERBORGH et al. 1982.

Während der letzten 30 Jahre (1951–1981) wurden aus Südamerika neben vielen neu beschriebenen Unterarten (auf die hier nicht näher eingegangen wird) eine unerwartet große Zahl neuer Spezies bekannt, nämlich insgesamt 50 Arten, von denen 24 Arten allein aus Peru beschrieben wurden. Dazu kommen 7 weitere peruanische Arten, die kürzlich entdeckt wurden, deren Namen und Beschreibung aber noch nicht veröffentlicht sind (s. oben). In Peru führten zunächst in den fünfziger Jahren die Untersuchungen von MARIA KOEPECKE zur Entdeckung einiger Arten auf der pazifischen Seite der Anden und wurden gefolgt von den noch laufenden detaillierten Geländestudien vor allem des Museum of Zoology der Louisiana-Universität (J. LOWERY, J. O'NEILL und Mitarbeiter, Baton Rouge), und des Field Museum of Natural History (E. R. BLAKE, J. W. FITZPATRICK und Mitarbeiter, Chicago). Einige der auffälligen neuen Arten sind mit einer Anzahl anderer Formen endemisch für ein relativ kleines Gebiet im Regenwald des Amazonas-Tieflandes von Südost-Peru (*Grallaria eludens*, *Formicarius rufifrons*, *Conioptilon mcilhennyi*, *Cacicus koepckeae*). Die meisten neuen Arten aus Peru wurden jedoch in den Anden entdeckt, wo sie wahrscheinlich räumlich begrenzte Vorkommen besitzen – in Nebelwäldern mittlerer Berglagen, in wenig zugänglichen Habitaten nahe der Baumgrenze und auf isolierten Bergzügen am Rande des Anden-Gebirges. In isolierten randlichen Bergketten konnten reliktiäre Populationen möglicherweise wegen reduzierter interspezifischer Konkurrenz überdauern und zu neuen Arten differenzieren (FITZPATRICK 1976).

Nur wenige der neuen Arten sind die peruanischen Vertreter (Allospiezies) weit verbreiteter Superpezies; die meisten neuen Arten sind selbständige („unabhängige“) Arten ohne nahe Verwandte. 5 Arten stehen taxonomisch so isoliert, daß sie eigenen (monotypischen) Genera zugeordnet wurden (*Xenoglaux*<sup>11</sup>), *Conioptilon*, *Zaratornis*, *Nephelornis*, *Wetmorethraupis*). Die feuchttropischen Anden erreichen ihre größte Breite und topographisch-ökologische Komplexität in Peru, was die relativ große Zahl neuer Arten erklären mag, die bei der heutigen detaillierten Durchforschung auch entlegener und mehr oder weniger isolierter andiner Habitate gefunden wurden und werden. Die Annahme der Existenz einer älteren Reliktafauna in Peru, deren Vertreter in anderen Teilen der Neotropis ausgestorben seien (SNOW 1980 a), erscheint daher nicht nötig. Es ist zu erwarten, daß bei der genaueren ornithologischen Untersuchung auch anderer Teile der weniger breiten feuchttropischen Anden noch einige neue Arten entdeckt werden, wenn auch wahrscheinlich in einer gegenüber Peru relativ kleineren Zahl.

Auch die 26 Vogelarten, die in den letzten drei Jahrzehnten von anderen Teilen Südamerikas außerhalb von Peru beschrieben wurden, besitzen aus unterschiedlichen Gründen wahrscheinlich sehr begrenzte Areale und wurden deshalb so lange übersehen. Sicher gibt es noch weitere solcher Arten in den ausgedehnten Tiefländern der Neotropis, weshalb die Zeit der Entdeckung neuer Spezies in Südamerika noch keineswegs vorbei ist.

Von einer ganzen Anzahl weiterer neotropischer Vögel ist kaum mehr bekannt als ihr vor Jahrzehnten veröffentlichter Name und die Beschreibung der Typus-Exemplare, wie z. B. die Cayenne-

<sup>8</sup>) Beschreibung durch verschiedene Autoren in Vorbereitung (J. P. O'NEILL und J. W. FITZPATRICK, pers. Mitt.) Von diesen 7 neuen Vogelarten aus Peru wurde *Grallaria carrikeri* Schulenberg & Williams (Wils. Bull. 94: 105–113, 1982) als erste kürzlich beschrieben; gefolgt von *Grallaricula ochraceifrons* Graves, O'Neill & Parker (Wilson Bull. 95, 1983, 1–6).

<sup>9</sup>) Als Subspezies von *C. lineatus* beschrieben; siehe jedoch PIERPONT & FITZPATRICK (1983).

<sup>10</sup>) FITZPATRICK (1976) hatte *Todirostrum albifacies* Blake mit *T. tricolor* Berla vom Rio Madeira synonymisiert und dieses Taxon als konspezifisch mit *T. capitale* Scater von Ost-Ecuador angesehen. An Hand weiteren Materials faßt J. FITZPATRICK (pers. Mitt.) diese seltenen Fliegenschnäpper nunmehr zusammen als eine Superpezies auf mit Vertretern in Ost-Ecuador (*capitale*), Ost-Peru (*albifacies*) und West-Brasilien (*tricolor*) und vereinigt diese Arten generisch, TRAYLOR (1977, 1979 b) folgend, mit den Arten *Taeniotriccus andrei* und *Poecilotriccus ruficeps* unter *Poecilotriccus*.

<sup>11</sup>) WOLTERS (Die Vogelarten der Erde, Lief. 6, 1980) reiht die Art *loweryi* allerdings in die Gattung *Glaucidium* ein.

Nachtschwalbe *Caprimulgus maculosus*, einige heimlich lebende terrestrische Ameisenvögel der Andenwälder (*Grallaria chthonia*, *G. alleni*, *G. milleri*), sowie mehrere Furnariiden, Formicariiden und Tyrannen-Fliegenschläpper Amazoniens (*Thripophaga cherriei*, *Thamnophilus praecox*, *Myrmeciza disjuncta*, *M. stictothorax*, *Idioptilon aenigma*, *Todirostrum senex*). Es ist zu erwarten, daß die weitere ornithologische Forschung Aufklärung über die Lebensweise und die systematischen Beziehungen der genannten Arten bringen wird, wie z. B. im Falle der andinen Kaiserbekassine (*Gallinago imperialis*), die hundert Jahre lang nur nach der Beschreibung von 2 Bälgen ohne genaue Herkunftsangaben bekannt war und die jetzt im feuchten Hochgebirge der peruanischen Anden nahe der Baumgrenze wiederentdeckt wurde (TERBORGH & WESKE 1972). Eine kleine Population des Weißschwinger-Guan (*Penelope albipennis*), der seit der Beschreibung vor über 100 Jahren nur nach drei Exemplaren bekannt war und als ausgestorben galt, wurde in Trockenwäldern Nordwest-Peru erst im Jahre 1977 wieder aufgefunden (WILLIAMS 1980). Ähnliches gilt für den blauen Ara-Papagei *Anodorhynchus leari*, den man nur von wenigen Exemplaren aus dem Tierhandel kannte und den SICK (1979 b, SICK & TEIXEIRA 1980) nun erstmalig in freier Wildbahn in Nordost-Brasilien aufspürte, wo diese Art ein sehr begrenztes Areal besitzt.

Die Avifauna der schmalen Landenge von Mittelamerika ist im Gegensatz zu derjenigen Südamerikas wahrscheinlich vollständig erfaßt. In den letzten 30 Jahren wurden nur drei Taxa als neue Arten beschrieben, die jedoch als konspezifische geographische Vertreter (Subspezies) weit verbreiteter Arten anzusehen sind: *Amazilia tzacatl handleyi*, *Eupherusa poliocerca cyanophrys*, *Sporophila schistacea subconcolor* (siehe MAYR 1971). In einem weiteren Falle wurde eine früher als Subspezies angesehene Form nunmehr als selbständige biologische Art in Mittelamerika ermittelt (*Tyrannus couchii*; siehe TRAYLOR 1979 a).

## Ornithogeographie

### Verbreitung und Vorkommen.

Aufgrund der vervollständigten Kenntnis über die geographische Verbreitung und das ökologische Vorkommen neotropischer Vögel wurden in den letzten zwei Jahrzehnten in erfreulich großer Zahl regionale Kataloge, Landesfaunen, illustrierte Übersichten, Feldführer und Handbücher veröffentlicht, deren Ausarbeitung nicht zuletzt angeregt und gefördert wurde und wird durch die rasch zunehmende ornithologische Reisetätigkeit im Rahmen des weltweit wachsenden Tourismus. Durch die Verarbeitung des ausgedehnten speziellen Schrifttums vermitteln diese regionalen Buchveröffentlichungen den jeweiligen Kenntnisstand und regen Besucher und einheimische Ornithologen zu Studien an, wofür früher keine illustrierten Feldführer vorhanden waren. Dieser Umstand ist wahrscheinlich die Ursache dafür, daß der Beitrag nicht-professioneller Ornithologen zur Erforschung der südamerikanischen Avifauna im Gegensatz zur Situation im tropischen Afrika bisher so gering war (SNOW 1980). Diese Situation hat sich jedoch schon in letzter Zeit zu ändern begonnen.

Illustrierte ornithologische Führer für ganz Südamerika veröffentlichten OLROG (1968) und DE SCHAUENSEE (1970), für einzelne Länder DE SCHAUENSEE (1964, Colombia), DE SCHAUENSEE & PHELPS (1978, Venezuela), SNYDER (1966, Guyana), HAVERSCHMIDT (1968, Surinam), FRENCH (1973, Trinidad), JOHNSON (1965–1967, Chile), FRISCH (1981, Brasilien), OLROG (1959, Argentinien), und KOEPCKE (1963–1971, 1970, Peru). Mit Interesse wird das Erscheinen der in Vorbereitung befindlichen Bücher über die Avifaunen von Peru (O'NEILL) und Brasilien (SICK) erwartet. Gute Feldführer stehen nunmehr auch für das nördliche und südliche Mittelamerika zur Verfügung (EDWARDS 1972, PETERSON & CHALIF 1973, LAND 1970, RIDGELEY 1976); das Buch von DAVIS (1972) über die Avifauna ganz Mittelamerikas ist wegen der eigenwilligen Taxonomie trotz der guten Farbtafeln mit Vorsicht zu benutzen. Sammlungen hervorragender Farbfotographien neotropischer Vögel hat DUNNING (1970, 1982) veröffentlicht.

Das „Manual of Neotropical Birds“ (BLAKE 1977), von dem bisher der erste Band erschienen ist, wird ein Standardwerk zur Beschreibung, Verbreitung und Taxonomie neotropischer Vögel; Daten

Neben zahlreichen lokalen Artenverzeichnissen und Sammlungslisten sind außerdem regionale Kataloge und Handbücher mit wichtigen Verbreitungsangaben und z. T. auch kurzen allgemeinen ökologischen Angaben erschienen für Mittelamerika (EISENMANN 1955), Südamerika (DE SCHAUENSEE 1966), Kolumbien (DE SCHAUENSEE 1948–1952), Venezuela (PHELPS & PHELPS 1950, 1958, 1963), Surinam (HAWERSCHMIDT 1955), Peru (PARKER et. al. 1978), Ekuador (BUTLER 1979), Brasilien (PINTO 1938, 1944, 1978), Uruguay (CUELLO & GERZENSTEIN 1962, GORE & GEPP 1978). Neuere regionale Handbücher für Teilgebiete von Mittelamerika sind die von RUSSELL (1964) für British Honduras, MONROE (1968) für Honduras, SLUD (1964) für Costa Rica und WETMORE (1965–1972) für Panama. In diesem Zusammenhang ist auch die Reihe der äußerst nützlichen ornithologischen Ortsverzeichnisse (gazetteers) für Südamerika zu nennen, von denen 6 Hefte bereits erschienen sind: Kolumbien (PAYNTER & TRAYLOR 1981), Venezuela (PAYNTER, 1982), Ekuador (PAYNTER & TRAYLOR 1977), Bolivien (PAYNTER, TRAYLOR & WINTER 1975), Paraguay (PAYNTER & CAPERTON 1977) und Uruguay (RAND & PAYNTER 1981); weitere sind in Vorbereitung.

### Ornithogeographische Analysen, Artenstehung, Evolution

Die artenreichste Flora und Fauna dieser Erde bewohnt die tropischen Tiefländer von Südamerika, Afrika und Südost-Asien. Zwei unterschiedliche Aspekte des tropischen Artenreichtums, die es getrennt zu analysieren gilt, sind 1. die Entstehung der vielen Arten und 2. die Erhaltung des Artenreichtums oder seine ökologischen Voraussetzungen. Durch eine erhöhte Komplexität tropischer Habitate, Nischenreduktion und Nischenüberlappung vieler Arten, sowie erhöhte interspezifische Konkurrenz unter jahreszeitlich mehr oder weniger konstanten Klimabedingungen wird wahrscheinlich die Koexistenz einer gegenüber den gemäßigten Breiten erhöhten Zahl von Arten ermöglicht. Die Analyse der ökologischen Merkmale tropischer Lebensräume führt zu einem Verständnis des Funktionierens komplexer Ökosysteme. Die Ergebnisse solcher ökologischer Untersuchungen tragen jedoch nicht zur Klärung der historischen Frage bei, wie es zur Entstehung der zahlreichen tropischen Arten gekommen ist. Die Kenntnis der ökologischen Voraussetzungen für den hohen tropischen Artenreichtum macht den Prozeß der Speziation in den Tropen nicht verständlich.

MAYR (1964 a, b) und CROIZAT (1958, 1976) führten zoogeographische Untersuchungen über die neotropische Avifauna auf der Basis sehr unterschiedlicher Methodik durch. Einige vergleichende ornithogeographische Aspekte Südamerikas haben KEAST (1972 b) und LEIN (1972) unter modernen Gesichtspunkten analysiert. Die neotropische Avifauna ist im Vergleich zu derjenigen des tropischen Afrikas und Australiens taxonomisch sehr verschieden und enthält wegen der langen geographischen Isolation im Gegensatz zu diesen Kontinenten einen hohen Prozentsatz an endemischen Familien (30%). Die reiche Differenzierung der neotropischen Vogelfauna wird durch folgende Zahlen verdeutlicht: Das Verhältnis von Arten zu Familien ist mit 33.9 in Südamerika hoch gegenüber 22.4 für Afrika und 14.6 für Australien. Ein ähnliches Verhältnis ergeben die Zahlen für Arten pro 100000 Quadratmeilen mit 39.7 für Südamerika, 20 für Afrika und 16.6 für Australien (27.4 für Australien und Neuguinea). Der außerordentliche avifaunistische Reichtum Südamerikas hat verschiedene Gründe: a) Die weite Verbreitung von Regenwäldern (Bedeckung des Kontinents 30%) mit ihrer Fähigkeit, reiche Faunen zu beherbergen; b) die „Verdoppelung“ der Fauna durch die Vereinigung einer tropisch-nordamerikanischen mit einer tropisch-südamerikanischen Fauna am Ende des Pliozän, als die mittelamerikanische Landbrücke geschlossen wurde; c) möglicherweise starben nur relativ wenige tropisch-amerikanische Arten während des Quartär aus; d) reiche Speziation auch noch während des Pleistozän.

Auf jedem Kontinent sind einige Familien dominant, d. h. haben eine besonders starke adaptive Radiation erlebt mit dem Ergebnis, daß die verschiedenen Nahrungszonen der Kontinente von taxonomisch recht verschiedenartigen Vogelgruppen besetzt werden (LEIN 1972). Beispiele dominanter neotropischer Familien sind die Tyrannen-Fliegenschwärmer (Tyrannidae) sowie Töpfervogel und Ver-

wände (Furnariidae), die die ökologischen Äquivalente einer ganzen Reihe von Vogelfamilien oder Teile solcher der anderen Kontinente umfassen (KEAST 1972a, VAURIE 1980). Ökologische und taxonomische Vergleiche der Avifaunen Amazoniens bzw. des Chaco-Waldlandes mit ihren afrikanischen Äquivalenten gaben AMADON (1973) bzw. SHORT (1980).

Die taxonomische Grundeinheit biogeographischer Untersuchungen ist die Art und ihr Areal, weshalb die Ansichten über die Entstehung von Arten die Basis für biogeographische Analysen von Verbreitungsmustern darstellen. Seit C. DARWIN und Moritz WAGNER wird dem Faktor der geographischen Isolation als Voraussetzung für eine genetisch-morphologische Differenzierung von Populationen im Artniveau besonderes Gewicht beigemessen (allopatrische Artentstehung; MAYR 1963). Parapatrische Speziation erfolgt durch genetische Differenzierung kontinuierlich verbreiteter Populationen unter dem Einfluß ökologischer Gradienten. Ihre Bedeutung für die Differenzierung zumindest von Wirbeltierfaunen, insbesondere Vögeln, war wahrscheinlich ebenso wie diejenige sympatrischer Speziation nur gering (MAYR 1963, FUTUYAMA & MAYER 1980). Bei Wirbellosen und in Einzelfällen auch bei Wirbeltieren mögen Arten auch nicht-allopatrisch entstehen. Geographische Isolation von Populationen (Arealdisjunktionen) ist von grundsätzlicher Bedeutung für die Differenzierung kontinentaler Faunen und wird durch zwei unterschiedliche Vorgänge verursacht:

1. Fragmentation (Separation, „Vikarianz“) eines vorher zusammenhängenden Artareals;
2. Aktives Überspringen von Verbreitungsschranken durch ein einzelnes Individuum oder einige Individuen, die eine Gründerpopulation bilden.

Zwei weitere denkmögliche Ursachen für Arealdisjunktionen können wegen ihrer geringen Wahrscheinlichkeit in den meisten Fällen bei neotropischen Vögeln vernachlässigt werden, nämlich 3. Mehrfach-Entstehung derselben taxonomischen Art in verschiedenen (disjunkten) Gebieten von demselben oder verschiedenen Vorfahren (polytope Artentstehung) und 4. Verfrachtung durch den Menschen<sup>12)</sup>.

### Geologische Fragmentationsvorgänge.

Fragmentationen unterschiedlicher geologischer Signifikanz und unterschiedlichen Alters führten zu Arealdisjunktionen und damit zur Allopatrie von Populationen zahlloser Arten während der Erdgeschichte. Damit wurden jeweils die Voraussetzungen für die genetisch-morphologische Differenzierung der isolierten Populationen geschaffen, deren Ausmaß im Verlaufe unterschiedlicher Zeiträume Subspezies- oder Art-Niveau erreichte.

#### Kontinentaldrift.

Die Trennung von Südamerika und Afrika durch horizontale Krustenbewegungen während der frühen Kreidezeit und anschließende Drift der Kontinente isolierte den westlichen Teil der Gondwanafauna. Darunter waren bei Vögeln möglicherweise primitive Papageien (Psittacidae), Bartvögel (Capitonidae), Trogons (Trogonidae), Vorfah-

<sup>12)</sup> HAEMIG (1978, 1979) vermutete Verfrachtung durch Indianer in präkolumbianischer Zeit als Erklärung für das isolierte Vorkommen im nördlichen Mittelamerika von einigen südamerikanischen Arten (z. B. *Ara militaris*) und sogar von artlich differenzierten Vertretern südamerikanischer Superspezies (z. B. *Cyanocorax dickeyi*). Wenn diese Erklärung auch in Ausnahmefällen zutreffen mag, ist sie als generelle Interpretation der zahlreichen und häufig weiträumigen Arealdisjunktionen in Südamerika (z. B. Vorkommen südlich und nördlich von Amazonien) und zwischen Südamerika und dem nördlichen Mittelamerika wohl nicht zu akzeptieren. Es ist wenig wahrscheinlich, daß der Mensch den kleinen Raubvogel *Gampsonyx swainsonii* von Kolumbien nach Nicaragua transportiert hat, den unscheinbaren Furnariiden *Cranioleuca vulpina* von Venezuela zur Coiba-Insel vor der pazifischen Küste von Panama oder einen Wald-Granatellus (*Granatellus pelzelni*) von Süd-Venezuela nach Mexiko, wo dieser ähnlich dem Häher *Cyanocorax dickeyi* seit seiner Verfrachtung schon artlich differenziert worden wäre. Eine Interpretation dieser und anderer Arealdisjunktionen auf der Grundlage von pleistozänen Klima- und Vegetationsfluktuationen (siehe unten) erscheint wesentlich plausibler (HAFFER 1975: 70).

ren der Hokkohühner (Cracidae), Glanzvögel (Galbulidae), Tukane (Ramphastidae) und mehrerer Familien der Schreibvögel (Suboscines); CRACRAFT (1973). Diese Gruppen entwickelten sich im Laufe des Tertiär und Quartär zu ihrer heutigen Vielfalt.

#### Epikontinental-Meere.

Großräumige vertikale Krustenbewegungen führten zur Bildung oder zum Wechsel in der Ausdehnung epikontinentaler Meere und damit zur Trennung vorher kontinuierlicher Faunen. Die paläogeographische Entwicklung Südamerikas (HARRINGTON 1962) führte während des Tertiärs wiederholt zur Isolierung größerer biogeographischer Regionen. Die Verbreiterung des Amazonas-Beckens zu Beginn des Tertiärs trennte die Fauna des Guayana-Schildes im Norden von der des Brasilianischen Schildes südlich davon. Dieser Vorgang mag die Vorfahren einiger heutiger Vögel isoliert haben, die zumeist als monotypische Gattungen im Gebiet des Guayana-Schildes überleben (*Rupicola rupicola*, *Perissocephalus tricolor*, *Haematoderus militaris*, *Cyanicterus cyanicterus*) und des Brasilianischen Schildes (*Rhea americana*, *Cariama cristata*, *Chunga burmeisteri*) sowie zahlreicher Genera in Südost-Brasilien.

#### Gebirgsbildung.

Die endgültige Heraushebung des Gebirgskörpers der Anden gegen Ende des Tertiärs führte zur Bildung eines diskontinuierlichen Korridors zwischen den Faunen der nördlichen und südlichen Gemäßigten Zone der westlichen Hemisphäre und zum Trockenfallen der Tiefländer, die den Gebirgskörper umgeben. Die Anden bildeten damit eine sehr effektive Barriere gegen den freien Austausch der trans- und cis-Andinen Tieflandfaunen. Diese Faunen kommunizierten während des Quartär hauptsächlich in den Tiefländern des nördlichen Kolumbien und von Nordwest-Venezuela. In begrenztem Umfang fand ein derartiger Faunenaustausch wahrscheinlich auch in dem Gebiet statt, wo die Ost-Kordillere Kolumbiens mit der Zentral-Kordillere in Verbindung steht (Quellgebiet des Rio Magdalena) sowie in der Region des Porculla-Passes (2150 m) in Nord-Peru (CHAPMAN 1917, HAFFER 1967).

#### Gebirgserosion.

Unterschiedliche Zerstörung von Bergregionen durch Abtragungsvorgänge über Jahrmillionen hinweg mag zur Isolation von Teilen einer ursprünglich kontinuierlichen Berglandfauna auf solchen Gebirgsmassiven führen, die aus unterschiedlichen Gründen hinter dem Prozeß der regionalen Nivellierung zurückblieben. Die Entstehung endemischer Amphibien auf isolierten Hochplateaus des Guayana-Berglandes wurde auf tertiäre Erosionsvorgänge dieser tepui-Landschaft zurückgeführt (RIVERO 1970).

#### Meeresspiegelschwankungen.

Während pleistozäner Glazialperioden mit niedrigem Meeresspiegel waren die Küstentiefländer gegenüber dem heutigen Zustand vergrößert und Inseln auf dem Kontinentalschelf waren untereinander und mit dem Kontinent verbunden, z. B. einige heutige Inseln nahe der Nordküste Südamerikas und entlang der Küste Südost-Brasiliens. Einige zusätzliche Inseln entstanden als Teile der heutigen Küstentiefländer während des jeweiligen Maximums des interglazialen Meeresspiegelanstiegs (etwa 50–60 m über dem heutigen NN) überflutet wurden.

#### Entstehung des Amazonas-Flußsystems.

Einige Autoren haben angenommen, daß das gegen Ende des Tertiärs entstandene Netz des Flußsystems in Amazonien das Areal einer vorher mehr oder weniger kontinuierlichen Fauna in zahlreiche isolierte Gebiete zerteilte; dadurch sollen sich viele Populationen auf gegenüberliegenden Ufern bis zum Niveau eigener Arten entwickelt haben. Diese Theorie wurde jedoch bisher weder formell vorgestellt noch quantitativ diskutiert.

#### Vegetationsfluktuationen.

Periodische Klimaschwankungen während des Tertiärs und besonders ausgeprägt während der letzten 2 Millionen Jahre im Quartär führten abwechselnd zur Fragmentation von Wäldern und Savannen in Südamerika. Ökologische Schranken wurden dadurch verringert oder verschwanden während ökologisch günstiger Klimaperioden, in denen die betreffenden Wald- bzw. offenen Vegetationsgebiete erneut miteinander verbunden wurden. Untersuchungen quartärer Ablagerungen und ihres Polleninhalts sowie geomorphologische Analysen der Oberflächenformen südamerikanischer Landschaften haben erhebliche Vegetationsfluktuationen in den tropischen Tiefländern zumindest während des späten Pleistozän trotz geringer Temperaturschwankungen aufgezeigt, die durch starke Klimaänderungen verursacht wurden. Ähnliches gilt wahrscheinlich auch für das frühe Pleistozän. Regenwälder

© dehten sich während feuchter interglazialer Klimaperioden aus und blieben während trockener Glazialperioden in wahrscheinlich relativ begrenzten „Refugien“ erhalten (Gebiete mit günstiger orographischer und hydrographischer Lage, z. B. entlang größerer Flüsse als Galleriewälder und nahe der Basis oder entlang dem Abhang von Bergzügen vor regenführenden Winden). Umgekehrt gilt für Trockenwälder und offene Vegetation unter trockenerem Klima, daß sie während arider Perioden eine weite Ausdehnung hatten und während humider Klimaperioden auf mehr oder weniger isolierte Refugien zusammenschrumpften (Literaturübersicht HAFFER 1979, 1983 a und mehrere Arbeiten in PRANCE 1982).



Abb. 1: Geowissenschaftliches Modell pleistozäner Vegetationsfluktuationen im tropischen Südamerika. Isolierte Regenwälder (Wald-, „Refugien“, schwarz) und generell humide Gebiete (gestreift) während der letzten trockenen Glazialperiode des Pleistozän vor 18000–13000 Jahren (Würm-Wisconsin). Nicht angedeutet sind ausgedehnte Galleriewälder entlang von Flüssen. Rekonstruktion basierend auf geomorphologischen und paläoklimatisch-bodenkundlichen Daten (nach AB'SABER, 1982).

Geologische, mineralogische und mikropaläontologische Analysen von Bohrkernen des Meeresbodens in der Karibischen See und vor dem nordöstlichen Südamerika deuten auf ein trockenes Klima während der letzten Glazialzeit im nördlichen Südamerika. Bestimmte Bodenbildungen und Formen der Landoberfläche in mehreren Untersuchungsgebieten in Amazonien und anderen Teilen der südamerikanischen Tiefländer zeigen, daß diese Gebiete während zumindest einer früheren Trockenperiode im Gegensatz zu den heutigen Verhältnissen nur von spärlicher Vegetation bedeckt waren. In Amazonien erweiterte sich wahrscheinlich der Bereich der Trockenwälder, Lianenwälder, Bambuswälder und Savannen und trennten dadurch die Regenwälder zahlreicher Waldrefugien (Abb. 1). Pollenanalytische Untersuchungen von Quartärsedimenten in mehreren Gebieten der Tiefländer des tropischen Südamerika, einschließlich von Randzonen Amazoniens, erlauben eine Analyse des zeitlichen Wandels der Vegetation an diesen Lokalitäten; jedoch fehlen bisher Pollendaten für weite Gebiete Amazoniens während des Pleistozän (die meisten bisher untersuchten Profile aus diesem Raum sind jüngeren Alters). Andererseits liegt für die Hochebene der nördlichen Anden eine lückenlose pollenanalytische Dokumentation der Verschiebungen der Vegetationsgürtel während des gesamten Quartär vor (VANDER HAMMEN 1974). Modellstudien des Juli-Klimas vor 18000 Jahren zur Zeit des Höhepunktes der letzten Eiszeit deuten ebenfalls darauf hin, daß zu dieser Zeit weltweit Trockengebiete auf Kosten feuchter Klimabereiche stark ausgedehnt waren. Die Verbreitung des Mangrovegürtels an der Pazifikküste des nordwestlichen Südamerika reichte während feuchter Klimaperioden der letzten 7000 Jahre wesentlich weiter nach Süden als heute. Die fossilen Faunen der Asphaltquellen in West-Ecuador und Nordwest-Peru deuten die Existenz eines Savannen-Waldlandes während gewisser Zeiten des späten Pleistozän in diesen Gebieten an, wo sich heute Wüste dehnt (CAMPBELL 1979).

© 2017 Selbstverständlich haben sowohl die Vegetation der Wälder als auch die der Steppen und Savannen ein hohes Alter (Kreide-Tertiär). In Gebieten ihres ununterbrochenen Vorkommens boten Savannen und Wälder tropischen Faunen kontinuierlich ihre unterschiedlichen konstanten Lebensbedingungen. Was sich im Verlaufe der dramatischen Klimaschwankungen des Pleistozän geändert hat, ist die generelle geographische Verbreitung (Ausdehnung) der Wald- und Savannengebiete. Das Tropenklima war während des Pleistozän zwar im Hinblick auf die Temperaturbedingungen relativ ausgeglichen, jedoch in bezug auf die Niederschlags- und Vegetationsverhältnisse über weite Kontinentalräume und große Zeiträume hinweg äußerst inkonstant.

Die genannten Ergebnisse erster paläoökologischer Untersuchungen von Geomorphologen, Quartärgeologen, Palynologen und Paläoklimatologen im Tiefland des tropischen Südamerika haben übereinstimmend ergeben, daß das Klima während des letzten Glazials erheblich trockener als heute gewesen ist und daß die perhumiden Regenwälder wahrscheinlich auf gewisse lokale Rückzugsgebiete (Refugien) zusammengeschrumpft waren, während trockenere Vegetationsformationen (Saison-, Übergangs- und Trockenwälder bis zu Savannen) umgekehrt eine größere Verbreitung als heute hatten. Auf die Zeit des ganzen Pleistozän ausgedehnt, käme man zu der Vorstellung eines wiederholten dynamischen Wechsels zwischen Ausdehnung der feuchten Wälder während der feuchten Interglazialzeiten und ihres Schrumpfens während trockener Glazialperioden.

Wenn wir dieses geowissenschaftliche Modell klimatisch bedingter quartärer Vegetationsfluktuationen im tropischen Amerika auf den gesamten Bereich Amazoniens anwenden (ob zu Recht, werden die Ergebnisse zukünftiger Geländestudien erweisen), dann steht zu erwarten, daß die biogeographische Verteilung mehrerer Tiergruppen trotz der heutigen Kontinuität der Wälder Amazoniens Auswirkungen von geologisch jungen (spät-pleistozänen) Vegetationsverschiebungen zeigt, wie z. B.

1. Häufung lokaler Tierarten des Regenwaldes in bestimmten Gebieten: Endemiten-Zentren, die die generelle Lage von Rückzugsgebieten andeuten könnten.
2. Häufung sekundärer Kontaktzonen zwischen Endemiten-Zentren, entlang welcher Zonen Subspezies oder Arten bei Arealerweiterungen in Kontakt kamen.
3. Vorkommen von zahlreichen Arealdisjunktionen.
4. Auftreten von Formen, die in ihrem Differenzierungsgrad zwischen Subspezies und Spezies stehen und relativ junge Artbildungsvorgänge andeuten.

Es wurden als Test dieser Voraussagen folgende Gruppen untersucht, deren Verbreitung in Amazonien und anderen Teilen des tropischen Amerika relativ gut bekannt ist: einige Familien der Schmetterlinge, Eidechsen, Pflanzen sowie Vögel. Die Ergebnisse derartiger Studien haben in allen Fällen die Erwartungen bestätigt (mehrere Arbeiten in PRANCE 1982).

Biogeographische Interpretationen auf der Basis anderer Speziationsmodelle, wie z. B. dem der parapatrischen Artbildung (ENDLER 1977, 1982), berücksichtigen die geowissenschaftlichen Ergebnisse im Hinblick auf Vegetationsfluktuationen in den Neotropen nicht oder nur ungenügend. Dennoch erscheint es wahrscheinlich, daß die Artbildung bei einigen neotropischen Tier- und Pflanzengruppen auch oder ausschließlich parapatrisch abgelaufen ist, nämlich bei solchen Gruppen, für die vollständige geographische Isolation keine Voraussetzung zur Speziation darstellt. Es mag sich ferner herausstellen, daß der Prozeß der Speziation in der neotropischen Tierwelt entlang einem breiten Spektrum abgelaufen ist, von Allopatrie an einem Extrem und Parapatrie am anderen, mit vielen verwirklichten Zwischenstadien (TURNER 1982).

### Verbreitungsmuster neotropischer Vögel.

Die Methoden der biogeographischen Untersuchung, die für eine historische Analyse von Speziationismustern in der Neotropischen Region angewandt wurden, sind folgende (SIMPSON & HAFFER 1978):

1. Kartierung der Verbreitungsgebiete von endemischen Arten und scharf differenzierten Subspezies; Feststellung von Kerngebieten (biogeographischen Zentren) endemischer, ökologisch ähnlicher Formen mit Arealen ähnlicher Lage und Ausdehnung sowie Kartierung solcher Endemismus-Zentren mit Hilfe von Isolinien (Linien gleicher Zahl endemischer Arten) durch Superposition der Areale.

2. Kartierung von Art- und Unterart-Arealen kombiniert mit der Kartierung und Analyse von Kontaktzonen zwischen geographischen Vertretern, die entweder hybridisieren (Subspezies) oder einander ohne Mischung geographisch ersetzen bzw. füreinander vikariieren (parapatrische Arten). Vergleich der Lage biogeographischer Zentren mit der der Kontaktzonen; die letzteren können unregelmäßig verteilt auftreten oder bei gehäufterem Vorkommen faunistische Suturzonen bilden und zwischen den Zentren liegen (Abb. 2).

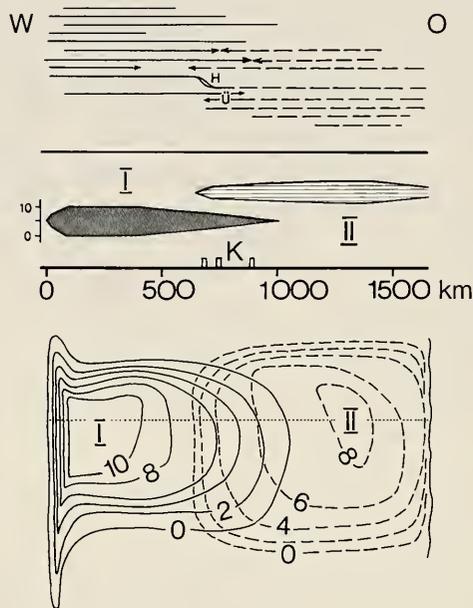


Abb. 2: Biogeographische Analyse der Verbreitungszentren (Kernareale) von Gruppen endemischer Arten und deutlich differenzierter Unterarten von Tieren oder Pflanzen mit relativ begrenzten Arealen und ähnlichen ökologischen Ansprüchen in einem Tieflandbereich zwischen einem Gebirge (links) und einer Küste (rechts). Schematische Darstellung. *Oben* – Profildarstellung der Verbreitung endemischer Formen der westlichen und östlichen Gruppen I bzw. II. Einige Arten jeder Gruppe sind taxonomisch „unabhängig“; andere sind geographische Vertreter, die füreinander vikariieren und Superspezies bilden. Die Vertreter anderer Formenpaare überlappen ihre Areale randlich (Ü) und sind hier sympatrisch; Vertreter weiterer Formenpaare hybridisieren am Kontakt (H) und sind daher noch konspezifisch. *Mitte* – Zusammenfassende Profildarstellung. K Kontaktzonen; vertikaler Maßstab zeigt Anzahl von Arten. *Unten* – Kartendarstellung durch Projektion der Artareale und Kartierung von Linien gleicher Anzahl endemischer Formen jeder Gruppe. Die Lage der Kontaktzonen zwischen Verbreitungszentren wurde aus Gründen der Übersichtlichkeit hier nicht angedeutet. Die punktierte Linie gibt die Lage des Profils (*Oben* und *Mitte*) an. Historische Interpretation: Die sekundären Kontaktzonen deuten die ungefähre Lage einer heute verschwundenen ökologischen Barriere an, die einst die Verbreitungsgebiete der Gruppen I und II voneinander trennte. Während der Zeit der geographischen Isolation mögen einige der endemischen Arten und Unterarten differenziert worden sein; andere ältere Arten blieben erhalten oder starben aus.

3. Statistische Analyse der geographischen Variation einzelner weit verbreiteter Arten mit dem Ziel der Kartierung von Gebieten mit relativ geringer Variation von mehreren Merkmalen und dazwischenliegenden und vielfach schmalen Zonen, innerhalb derer dieselben Merkmale übereinstimmend eine weit höhere Variation aufweisen (Hybridzonen).



Abb. 3: Aspekte der Verbreitung von Vögeln in den neotropischen Tiefländern. *Links* – Verbreitungszentren endemischer Arten und Unterarten mit relativ begrenzten Arealen in bewaldeten Tiefländern (punktiert) und offenen Vegetationsgebieten (Quadrate) des tropischen Südamerika. Anzahl endemischer Formen in Amazonien angedeutet durch Isolation und vereinfacht durch Auslassen einiger versetzter Isolines jenseits größerer Flüsse. *Rechts* – Geographische Lage von Kontaktzonen zwischen parapatrischen Arten oder hybridisierenden Subspezies. Gestrichelte und punktierte Linien deuten Kontaktzonen parapatrischer Arten Amazoniens an, Hybridzonen sind schraffiert. Zickzack-Linien zeigen die Lage von Kontaktzonen zwischen Vertretern der Avifauna offener, waldfreier Vegetationsgebiete im südlichen zentralen Südamerika. Beachte die Häufung von Kontaktzonen in Gebieten zwischen Verbreitungszentren. Nach HAFFER (1978, 1979).

4. Genetische Analyse von Hybridzonen wurden bisher bei einigen Insekten durchgeführt.
5. Vergleich der Ergebnisse biogeographischer Untersuchungen mit denjenigen unabhängig durchgeführter geowissenschaftlicher Analysen, insbesondere im Hinblick auf die mögliche frühere Existenz und vermutliche Lage von Rückzugsgebieten („Refugien“) für bestimmte Lebensgemeinschaften während paläogeographisch oder ökologisch ungünstiger Perioden der geologischen Vergangenheit.

#### Tieflandvögel.

In Amazonien kennzeichnen Vogelarten mit begrenzter Verbreitung eine Anzahl biogeographischer Zentren, die von je 10–50 charakteristischen Arten gebildet werden (HAFFER 1978); siehe Abb. 3; auch die trans-andine Vogelfauna im pazifischen Tiefland von Kolumbien und in Mittelamerika läßt biogeographische Zentren erkennen (HAFFER 1975). VANZOLINI & WILLIAMS (1970) haben bei der Analyse der geographischen Variation der neotropischen Eidechse *Anolis chrysolepis* biogeographische Kernareale kartiert wie auch MÜLLER (1973) bei der regionalen Untersuchung der neotropischen Wirbeltier-Fauna (siehe weitere Angaben über andere Tiergruppen bei WHITMORE 1983 und PRANCE 1982). Zwischen den Verbreitungszentren finden sich faunistische Suturezonen, die gekennzeichnet sind durch das gehäufte Auftreten von Kontaktzonen zwischen geographischen Vertretern unterschiedlichen Differenzierungsgrades (Unterarten bis Arten); Abb. 3. Ein drittes auffälliges Verbreitungsmuster sind weite Arealdisjunktionen zwischen konspezifischen Populationen oder nahe verwandten Arten. Diese biogeographische Situation, die durch das Vorkommen von Verbreitungszentren (Endemismus-Zentren), Kontaktzonen und Arealdisjunktionen charakterisiert ist, ist gut vergleichbar mit der auf geowissenschaftlicher Basis unabhängig entwickelten Vorstellung pleistozäner

©Vegetationsfluktuationen verbunden mit Habitatverschiebungen im tropischen Amerika. Die Verbreitungszentren endemischer Formen mögen die ungefähre geographische Lage spät-pleistozäner ökologischer Refugien andeuten. Die Theorie pleistozäner Refugien, in denen zahlreiche heutige Tier- und Pflanzenarten entstanden sein mögen, basiert auf der guten Korrelation der Ergebnisse biogeographischer und geowissenschaftlicher Untersuchungen.

In einer ausführlichen Studie analysierte SHORT (1975) die Avifauna des Chaco-Gebietes in Paraguay, Bolivien und Nord-Argentinien und zeigte ihre Zusammensetzung und ihre Beziehungen zu den Faunen anderer, ökologisch ähnlicher Trockengebiete Südamerikas. M. KOEPCKE (1954, 1963 a) untersuchte die Vögel des peruanischen Andenabhanges im Hinblick auf ökologische Anpassungen und geographische Isolation. FITZPATRICK (1980 b) diskutierte die Differentiation mehrerer Tyrannen-Fliegenschnäpper Amazoniens und des südlichen Südamerikas sowie biogeographische Implikationen. Wasservogel wie Taucher, Reiher, Enten und Gänse und andere Gruppen werden bei ornithogeographischen Arbeiten vielfach vernachlässigt. Aspekte ihrer ökologischen Biogeographie im subtropischen Südamerika hat REICHHOLF (1975, 1983) diskutiert und dabei geographische Trends bei fischfressenden Reiherarten und detritusfressenden Enten verglichen. Während die Zahl der Reiherarten entsprechend der allgemeinen Situation in den Tropen zunimmt, verringert sich umgekehrt die Zahl der Entenarten von den hohen in Richtung auf die niederen Breiten, möglicherweise, weil Enten in Nahrungskonkurrenz mit der artenreichen tropischen Fischfauna stehen. Dieser Interpretation mag auch die Tatsache entsprechen, daß das Verhältnis der Artenzahl von Wasservögeln zu der von Landvögeln in den niederen Breiten auffällig abnimmt und in den feuchten Tropen am niedrigsten ist (SLUD 1976). Ohne allerdings nach den Ursachen der gefundenen Beziehungen zu fragen, analysierte und kartierte der letztere Autor auch die relativen Anteile der hauptsächlich taxonomischen Gruppen an der Zusammensetzung der neotropischen Avifauna, wie z. B. den regional wechselnden Anteil der Suboscines (Schreibvögel), die im Amazonaswald ihren Verbreitungsschwerpunkt haben. Der relative Anteil der Nicht-Passeriformes verringert sich generell in feuchten Klimabereichen und bei Gebirgsfaunen mit steigender Höhe über dem Meeresspiegel. Regionale Aspekte der mittelamerikanischen Vogelfauna und ihre Beziehungen zu derjenigen Amazoniens haben HOWELL (1969) und HAFFER (1975) diskutiert.

Ökologische Gegebenheiten bedingen wahrscheinlich auch grundsätzliche Unterschiede in der artlichen Differenzierung von vorwiegend fruchtfressenden gegenüber vorwiegend insektenfressenden Vogelfamilien (SNOW 1971 a). Früchte sind auffällig und „wollen“ gefressen und verbreitet werden, möglichst von vielen verschiedenen Tierarten; demgegenüber sind Insekten bestrebt zu entkommen, um nicht gefressen zu werden, und wenden zahlreiche Methoden an, um unauffällig zu bleiben. Als Folge dieser unterschiedlichen „Strategien“ von Früchten und Insekten bieten die ersteren den Fruchtfressern weniger Möglichkeiten für Spezialisierung an als die Insekten den Insektenfressern, die viele verschiedene Suchtechniken entwickelt haben. Diese Situation ist wahrscheinlich die allgemeine Ursache dafür, daß vorwiegend fruchtfressende Vogelgruppen relativ artenarm sind (Cotingidae 90 Arten, Pipridae 59 Arten) gegenüber nahe verwandten, insektenfressenden Vogelfamilien (Formicariidae 222 Arten, Tyrannidae 365 Arten), wobei ein prinzipiell ähnliches Alter dieser Familien vorausgesetzt wird.

### Gebirgsvögel.

Aufbauend auf den grundlegenden Arbeiten von CHAPMAN (1917, 1926) über die montanen Avifaunen von Kolumbien und Ekuador wurden die ornithologischen Untersuchungen der neotropischen Gebirge in den letzten Jahrzehnten intensiv fortgesetzt und führten zu mehreren biogeographischen Analysen der Vogelfauna der Anden (DORST 1967, VUILLEUMIER 1969 a, b; 1970 b, 1980, HAFFER 1970) und des Guayana-Hochlandes („Pantepui“; MAYR & PHELPS 1967, COOK 1974). Dabei wurden einerseits historische Einflüsse betont und andererseits statistische Analysen angeführt, deren Ergebnisse die heutigen Verbreitungsbilder aufgrund von ökologischen Parametern verständlich zu machen scheinen. Auch TERBORGH (1971) und TERBORGH & WESKE (1975) brachten Argumente dafür, daß einige

wichtige Aspekte der Verbreitung anderer Vögel, insbesondere die vertikalen Verbreitungsgrenzen einiger Arten durch interspezifische Konkurrenz mit nahe verwandten Arten bedingt sind. In einer ausführlichen Studie über hoch-andine Vögel wiesen VUILLEUMIER & SIMBERLOFF (1980) auf die konzeptuellen Schwierigkeiten hin, ökologische und historische Komponenten bei einer Analyse von Verbreitungsmustern zu trennen. Inwieweit sind heute wirksame Ursachen, z. B. regionale Habitatunterschiede, Ausbreitungstendenz der Arten und interspezifische Konkurrenz für die geographische Verteilung von Vogelarten der Hoch-Anden verantwortlich? Und in welchem Ausmaß haben historische Vorgänge wie die vertikale Verschiebung der Klima- und Vegetationszonen im Andengebirge während der pleistozänen Glazial- und Interglazialzeiten die Entstehung der heutigen Verbreitungsmuster beeinflusst? Ökologische und historische Faktoren waren zu allen Erdperioden gleichzeitig wirksam; eine detaillierte Trennung und genaue Darstellung ihrer jeweiligen biogeographischen Auswirkungen mag heute kaum mehr durchführbar sein (VUILLEUMIER & SIMBERLOFF 1980).

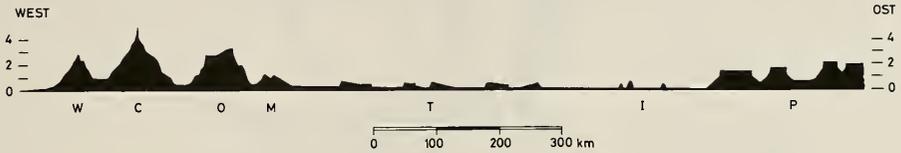


Abb. 4: Zahlreiche nahe verwandte Vogelarten bewohnen die geologisch unabhängig entstandenen Gebirgssysteme der Anden in Kolumbien (links) und der Tafelberge Süd-Venezuelas (Pantepui, rechts). Schematisches Profil. W – West-Kordillere, C – Zentral-Kordillere, O – Ost-Kordillere, M – Sierra de la Macarena, T – Tafelberge, I – Inselberge, P – Plateauberge (Pantepui). Senkrechter Maßstab in tausend Meter. Nach HAFFER (1974).

Ebenfalls schwer abzuschätzen ist, wie oft Arealdisjunktionen bei Gebirgsvögeln durch Überfliegen von Tieflandbarrieren entstehen. Diese Interpretation liegt nahe bei montanen Vogelarten, die geologisch unabhängig entstandene Gebirgssysteme bewohnen (z. B. die Anden und das weit isolierte Guyana-Hochland, „Pantepui“) und in dem dazwischenliegenden Tiefland fehlen (Abb. 4). Hier muß aktive Ausbreitung von dem einen Gebirge als Entstehungsraum der Art zum anderen Gebirgssystem angenommen werden. Eine zweimalige, unabhängige Entstehung derselben montanen Vogelart in den beiden Gebirgen von einem oder verschiedenen Vorfahren des Tieflandes (polytope Artenstehung) ist nach dem heutigen Kenntnisstand sehr unwahrscheinlich. Auch bei diesen Verbreitungsmustern mag ein historischer Faktor (pleistozäne Klimaschwankungen) die aktive Ausbreitung montaner Vögel gefördert haben, indem der geographische Abstand der Habitate durch Verlagerung montaner Lebensbereiche auf niedrigere Höhenstufen während kühler Klimaperioden reduziert wurde. Hinzukommt, daß zwischen den Anden und Pantepui liegende niedrige Berge während pleistozäner Kaltzeiten wahrscheinlich schon in 500 m Meereshöhe subtropisches Klima hatten. Es ist jedoch nicht vorstellbar, daß die betreffenden montanen Vogelarten jemals ein kontinuierliches Areal im Tiefland zwischen den weit getrennten montanen Arealteilen bewohnt haben.

#### Vergleich biogeographischer und geowissenschaftlicher Aspekte.

Vergleiche der Lage biogeographischer Zentren und Kontaktzonen mit geowissenschaftlichen Strukturen mögen Hinweise darauf geben, welche erdgeschichtliche Vorgänge die Differenzierung von Artpopulationen eingeleitet oder verursacht haben könnten bzw. im umgekehrten Sinne, welche Vorgänge wahrscheinlich auszuschließen sind.

In Nordwest-Kolumbien haben geologische Strukturen wie Gebirgsketten und dazwischen liegende Sedimentbecken eine nördliche bis nordwestliche Längserstreckung und ziehen kontinuierlich nach Panama in die mittelamerikanische Landbrücke hinein (Abb. 5). Die Regenwälder, die diese Strukturen heute überdecken, werden von zahlreichen Vogelarten und Unterarten bewohnt, deren Areale

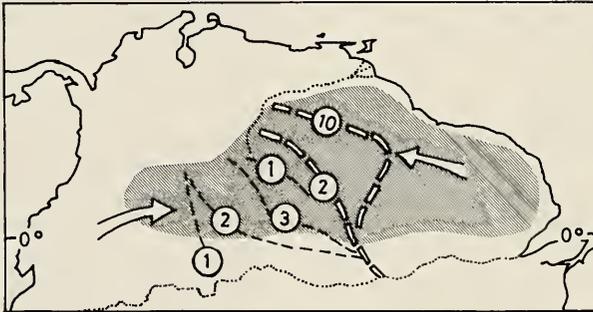
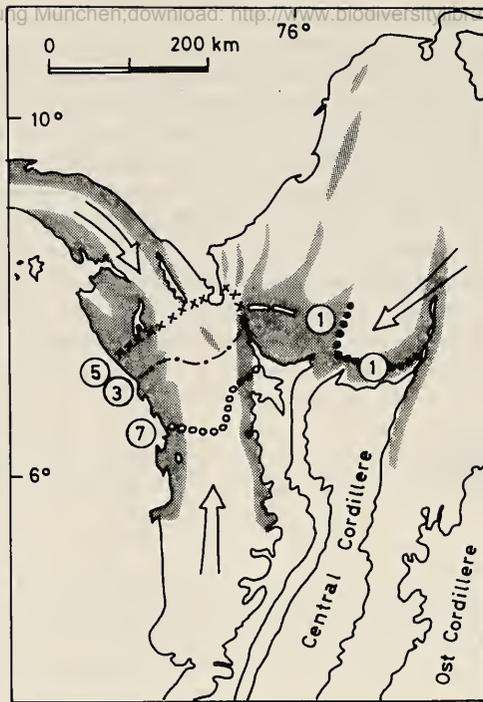


Abb. 5: Vergleich des Verlaufs geotektonischer Struktureinheiten (schattiert) und der Lage von Kontaktzonen parapatriischer Arten und hybridisierender Unterarten neotropischer Waldvögel. Kontaktzonen sind durch unterschiedliche Symbole angedeutet: Zahlen entsprechen der Anzahl von Paaren in Kontakt. Pfeile deuten Ausbreitungsrichtungen der heute in Kontakt stehenden Formen an. *Oben* – Nordwest-Kolumbien und Ost-Panama mit tertiären Bergzügen (punktiert) in nördlicher Fortsetzung der West- und Küsten-Kordilleren, die von Kontaktzonen mehr oder weniger senkrecht gequert werden. Andengebirge sind durch die ausgezogene 1000 m Konturlinie gekennzeichnet. *Unten* – Der Guayana-Schild des nördlichen Südamerika (schraffiert) wird von zahlreichen Kontaktzonen gequert. Rio Orinoco und Rio Amazonas sind als punkturierte Linien dargestellt.

nicht die geographische Kontinuität des geologischen Unterbaus besitzen. Vielmehr zeigen sich scharfe Diskontinuitäten (die Kontaktzonen), entlang welcher hybridisierende und nicht hybridisierende Formen einander geographisch recht abrupt ersetzen. Dabei kreuzen die Kontaktzonen die geologischen Strukturen in nahezu rechtem Winkel. Eine direkte Korrelation biogeographischer Muster mit geologischen Strukturen ist in diesem Falle nicht möglich und die Annahme eines Kausalzusammen-

hangs zwischen ihrer Entstehung unwahrscheinlich. Ähnlich verhält es sich in Venezuela, wo im Gebiet des Guayana-Schildes zahlreiche Kontaktzonen zwischen west- und ost-amazonischen Vogelformen liegen (Abb. 5). Geologische Strukturen oder Vorgänge in diesem seit vielen Jahrmillionen geologisch stabilen Schild-Gebiet, die diese biogeographische Differenzierung hervorgerufen haben könnten, sind unbekannt. Quartäre Vegetationsfluktuationen, durch die ökologische Barrieren entstanden und auch wieder verschwanden und damit Sekundärkontakte von Populationen erlaubten, erklären in beiden oben genannten Fällen die biogeographische Situation besser und einfacher als geologisch-tektonische Vorgänge.

Breite Flüsse Amazoniens begrenzen in vielen Fällen wenigstens auf eine gewisse Entfernung hin die Areale von Vogelarten und stark differenzierten Unterarten (HAFFER 1978). Flüsse reduzieren auch durch ihre Schrankenwirkung den Genfluß bei vielen hybridisierenden Populationen und führen zu lateralem Versatz von Hybridzonen. In dieser Hinsicht haben eine besonders ausgeprägte Wirkung der Amazonas selbst, der untere Rio Negro und einige südliche Nebenflüsse des Amazonas (Rio Madeira, Tapajós, Tocantins). Eine Reihe von Unterarten bei Vögeln sind im Quellgebiet der betreffenden

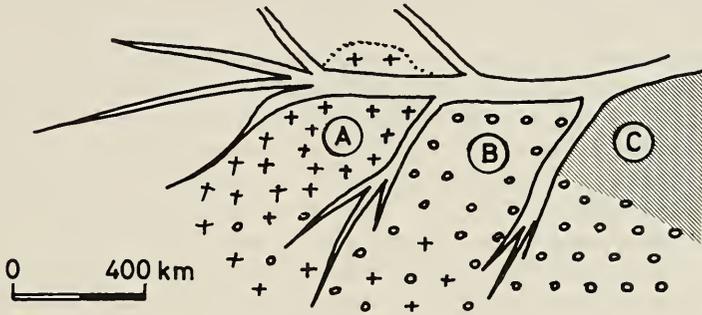


Abb. 6: Verbreitung unterschiedlich differenzierter Formen von Vögeln im Bereich eines Flußsystems in Amazonien. Schematische Darstellung. Formen A und B bilden breite Mischpopulationen im Quellgebiet eines südlichen Zuflusses und sind daher konspezifisch. Form A besitzt einen ausgedehnten „Brückenkopf“ am Nordufer des Hauptstromes. Formen B und C bleiben parapatrisch und sind daher artlich differenziert.

Flüsse breit und graduell miteinander verbunden (Abb. 6). Eine Differenzierung zu Arten würde in diesen Fällen nur dann möglich werden, wenn diese Verbindung im Quellgebiet durch zusätzliche Mechanismen, wie z. B. Vegetationsverschiebungen, unterbrochen würde. In anderen Fällen, in denen Vogelarten die betreffenden Flüsse überqueren können oder wo sogar „Brückenköpfe“ bestehen, mögen verwandte Arten auf dem gegenüberliegenden Ufer die Ausbreitung durch ökologische Konkurrenz verhindern (HAFFER 1978, 1983 b), d. h. auch hier würde der *Schrankenwirkung der Flüsse nur eine sekundäre Bedeutung zukommen*. Daneben ist es aber möglich, daß in mehreren Fällen Arten in Amazonien entstanden sind durch geographische Isolation im Zuge partieller Überflutung des zentralen Amazonas-Beckens während der Interglazialperioden des Pleistozän oder durch Flußverlagerungen.

Die zukünftige Erstellung kladistischer Analysen neotropischer Vögel und anderer Tiergruppen im Vergleich mit den Ergebnissen ähnlicher Analysen geologischer Einheiten oder Strukturen einschließlich Wald- oder Savannengebieten in Form von Area-Kladogrammen (PLATNICK & NELSON 1978, NELSON & PLATNICK 1980) mag zeigen, inwieweit eine Korrelation zwischen beiden gegeben ist und damit eine Vikarianz-Interpretation der taxonomischen Differenzierung wahrscheinlich macht. Ein anderer Test, um die Unterscheidung zwischen einer Vikarianz- und Dispersions-Interpretation disjunkter Verbreitungsmuster zu ermöglichen oder wahrscheinlich zu machen, ist bei Vögeln schwierig anzuwenden: Bei assoziierten und koevoluierten Tiergruppen ist zu erwarten, daß im Falle einer Vikarianz

© The copyright holder for this preprint (which was not certified by peer review) is the author/funder, who has granted bioRxiv a license to display the preprint in perpetuity. It is made available under aCC-BY-NC-ND 4.0 International license.

die betreffende Gruppe auch im disjunkten Areal mehr oder weniger intakt angetroffen wird. Bei passivem oder aktivem Überspringen der geographischen Schranke wird erwartet, daß nur ein Vertreter oder ausgewählte Vertreter der betreffenden assoziierten Gruppe im disjunkten Areal vorkommen (EDMUNDS 1981).

Falls derartige Analysen auch auf dem erdgeschichtlichen Sektor an Hand ausreichenden Datenmaterials für Südamerika durchführbar werden, würde damit eine Möglichkeit gegeben sein, die Zuordnung der Entstehung bestimmter Arten zu gewissen geologischen Ereignissen wahrscheinlich zu machen. Im Augenblick muß es noch offen bleiben, welche der zahlreichen geologischen Fragmentationsvorgänge unterschiedlichen Alters (paläogeographisch-tektonische Ereignisse im Tertiär und Vegetationsfluktuationen im Quartär) die Entstehung bestimmter heutiger Arten verursacht hat. Im allgemeinen wird angenommen, daß zahlreiche Vogelarten der Welt während der wiederholten Arealzerstörungen im Zuge früh-pleistozäner Habitatverschiebungen entstanden sind und stark differenzierte Unterarten durch ähnliche Vorgänge im späten Pleistozän gebildet wurden. Daneben gibt es Vogelarten und Arten anderer Tiergruppen (z. B. Käfer, COOPE 1979), die wahrscheinlich schon im Tertiär entstanden sind und die die pleistozänen Vegetationsfluktuationen ohne auffällige Differenzierungen erlebt und lediglich durch gewaltige Arealverschiebungen beantwortet haben. *Die heutigen Faunen setzen sich also wahrscheinlich aus Arten sehr unterschiedlichen Alters zusammen.*

Ich habe die auffälligen quartären Klima- und Vegetationsverschiebungen in den Tropen betont, da sie die Voraussetzung schufen für eine wahrscheinlich erhebliche und geologisch junge Differenzierung der Fauna und Flora im taxonomischen Niveau der Art und Unterart (PRANCE 1982). Demgegenüber wurde jahrzehntelang angenommen, daß die meisten oder sogar alle Tier- und Pflanzenarten der Tropen tertiären Alters sind und daß quartäre Klimaschwankungen kaum Einfluß auf die tropische Lebenswelt und die Differenzierung ihrer Faunen und Floren gehabt hätten.

Im Hinblick auf die gegenwärtigen intensiven Diskussionen über die Konzepte der Dispersionsbiogeographie und Vikarianz-Biogeographie (PIELOU 1979, NELSON & ROSEN 1981) sei zusammenfassend betont, daß der Einfluß historischer (geologischer) Prozesse unterschiedlichen Alters durch Fragmentation von Art-Arealen (Vikarianz-Ereignisse) auf die taxonomische Differenzierung der Faunen und auf die Entstehung der gegenwärtigen Verbreitungsmuster neotropischer Landvögel wahrscheinlich erheblich gewesen ist, ohne daß jedoch bisher das geringere Ausmaß der gleichzeitigen Rolle von ökologischen Faktoren, einschließlich von aktiver Ausbreitung über Barrieren hinweg (Gründerpopulationen) und von parapatrischer Artenstehung abgeschätzt werden kann. Auf globaler Basis zeigt die Besiedlung ozeanischer Inseln (die niemals Verbindung mit einem Kontinent hatten) durch zahlreiche Organismen die Bedeutung der Ausbreitung über ökologische Schranken hinweg ebenso wie innerhalb von Kontinenten die Besiedlung geologisch unabhängiger tropischer Gebirgssysteme durch weit verbreitete montane Tierarten.

## Systematik neotropischer Vögel

Detaillierte biochemische Untersuchungen an Eiweißproteinen zahlreicher neotropischer Vögel führten SIBLEY (1970) und SIBLEY & AHLQUIST (1972) im Rahmen weltweiter Studien durch und diskutierten ausführlich relevante systematische Probleme. Inzwischen wenden diese Autoren die Methode der DNA-Hybridisation an, haben jedoch im Hinblick auf neotropische Vögel bisher nur erste Ergebnisse veröffentlicht (SIBLEY & AHLQUIST 1981, 1983). Innerhalb der vorwiegend neotropischen Schreivögel (Tyranni) mit etwa 1000 Arten charakterisiert ein auffällig unterschiedlicher Bau der Syrinx die beiden taxonomischen Untergruppen der Furnarioidea und Tyrannoidea (AMES 1971). Außer den Acanthisittidae besitzen alle Schreivögel eine abgeleitete (fortschrittliche) Gestalt des an der Basis aufgeblähten Gehörknochens (Columella). Bei den Singvögeln (Oscines) und den Acanthisittidae Neuseelands ist dagegen die von den Reptilien und von vielen anderen Vogelordnungen bekannte einfache

ere Ausbildung der Columella erhalten geblieben (FEDUCCIA 1975, 1980). Die neotropische Familie der „Conopophagidae“ innerhalb der Suboscines wurde aufgrund anatomischer Merkmale aufgelöst (HEIMERDINGER & AMES 1967, AMES et. al. 1968).

Revisionen und Monographien von taxonomischen Gruppen und einzelnen Arten neotropischer Vögel vertiefen die Kenntnis der Zusammensetzung von Artpopulationen als Grundlage für eine Interpretation von Differenzierungsprozessen und erlauben Rückschlüsse auf die systematischen Zusammenhänge verwandter Arten und Genera. Es wurden in letzter Zeit u. a. folgende neotropische Gruppen analysiert (Familien oder kleinere Einheiten), wobei einige Autoren auch ausführliche Daten über die Naturgeschichte der betreffenden Vogelarten und über ihre Verhaltensweisen zusammengefaßt haben: Caracaras (*Polyborus*-Arten, VUILLEUMIER 1970), Hokkohühner (Cracidae; VUILLEUMIER 1965, VAURIE 1968, DELACOUR & AMADON 1973; *Penelope*, ELEY 1979), Papageien (Psittacidae, FORSHAW 1973), Spechtvögel (Phylogenie und Klassifikation der Piciformes; SWIERCZEWSKI & RAIKOW 1981, SIMPSON & CRACRAFT 1981), Glanzvögel (Galbulidae, HAFFER 1974), Tukane (Ramphastidae, HAFFER 1974), einige Spechte (*Colaptes*-Arten SHORT 1972), Baumrutscher (Dendrocolaptidae, FEDUCCIA 1973), Töpfervögel und Verwandte (Furnariidae, FEDUCCIA 1973, VAURIE 1980), Bürzelstelzer (Rhinocryptidae, SICK 1960), Schmuckvögel (Cotingidae, D. SNOW 1973 a, b, 1982), Schnurrvögel (Pipridae, SNOW 1975), Tyrannen-Fliegenschnäpper (Tyrannidae, TRAYLOR 1977, LANYON 1978, FITZPATRICK 1973, 1976, 1980 b, SMITH & VUILLEUMIER 1971; ökologische und ethologische Aspekte zur Stützung taxonomischer Argumente diskutierten KEAST 1972 b und insbesondere SMITH 1971 und FITZPATRICK 1980 a; das Kopfskelett untersuchte WARTER 1965), Blütenstecher (*Diglossa*, VUILLEUMIER 1969 b, GRAVES 1982), Tangarenfinken (*Atlapetes*, PAYNTER 1972, 1978), Häher (Corvidae, HARDY 1969 a) und Finken (*Sporophilla*-Arten, OLSON 1981 a, b, c).

Die angewandte Methodik bei diesen systematischen Untersuchungen umfaßt ornithogeographische Studien und traditionelle morphologische, biochemische und bioakustische Merkmalsanalysen, in einigen Fällen verbunden mit Tonbandversuchen im Gelände zur Abgrenzung einander ähnlicher Arten (LANYON 1978). Kladistische Merkmalsanalysen wurden bei diesen Studien bisher nur von SWIERCZEWSKI & RAIKOW (1981) und SIMPSON & CRACRAFT (1981) durchgeführt. Es werden zunehmend die Ergebnisse ökologisch-biologischer und ethologischer Beobachtungen und Analysen für systematische Schlußfolgerungen auch bei den Vögeln benutzt.

Die oben genannten systematischen Untersuchungen haben u. a. gezeigt, daß Superspezies bei neotropischen Vogelfamilien häufig sind (ebenso wie bei den Avifaunen Afrikas, HALL & MOREAU 1970, und Südost-Asiens, MAYR 1969). Superspezies (Artenkreise) sind monophyletische Gruppen sehr nahe verwandter Arten (Allospesies), die einander (noch) geographisch vertreten (Abb. 7 und 8). Allospesies einer Superspezies sind einander ökologisch so ähnlich, daß sie parapatrisch bleiben und ihre Areale nicht transgredieren. Diese geographischen Vertreter haben den Speziationsprozeß nicht ganz vollendet und nur erst reproduktive Isolation, aber noch keine ökologische Isolation von ihren Verwandten erreicht. Weltweit wurden jedoch kaum diesbezügliche Geländestudien entlang von Kontaktzonen parapatrischer Arten durchgeführt. Superspezies und solche unabhängigen biologischen (taxonomischen) Arten, die zu keiner Superspezies gehören, sind als zoogeographische Arten (biogeographische oder ökologische Arten) die Grundeinheiten bei biogeographischen Studien (MAYR 1980). Listen von Superspezies und unabhängigen biologischen Arten veranschaulichen die Zahl der ökologischen Grundeinheiten in der Natur, während Listen von biologischen oder taxonomischen Arten die wesentlich größere Zahl der reproduktiven Grundeinheiten erkennen lassen (BOCK & FARRAND 1980). Bei einigen daraufhin untersuchten neotropischen Familien stehen den zoogeographischen (ökologischen) Arten etwa doppelt so viele biologische (taxonomische) Arten gegenüber (z. B. 14 zoogeographische Arten gegenüber 33 taxonomischen Arten bei Tukanen, 8 gegenüber 17 bei Glanzvögeln, HAFFER 1974). Es ist zu hoffen, daß weitere Familien auf das Vorkommen von Superspezies untersucht werden, um zusammen mit den unabhängigen biologischen Arten die ökologischen Grundeinheiten der neotropischen Avifauna (die zoogeographischen Arten) erkennen zu lassen. In dieser Hinsicht wären besonders wünschenswert systematische Revisionen der artenreichen Familien der

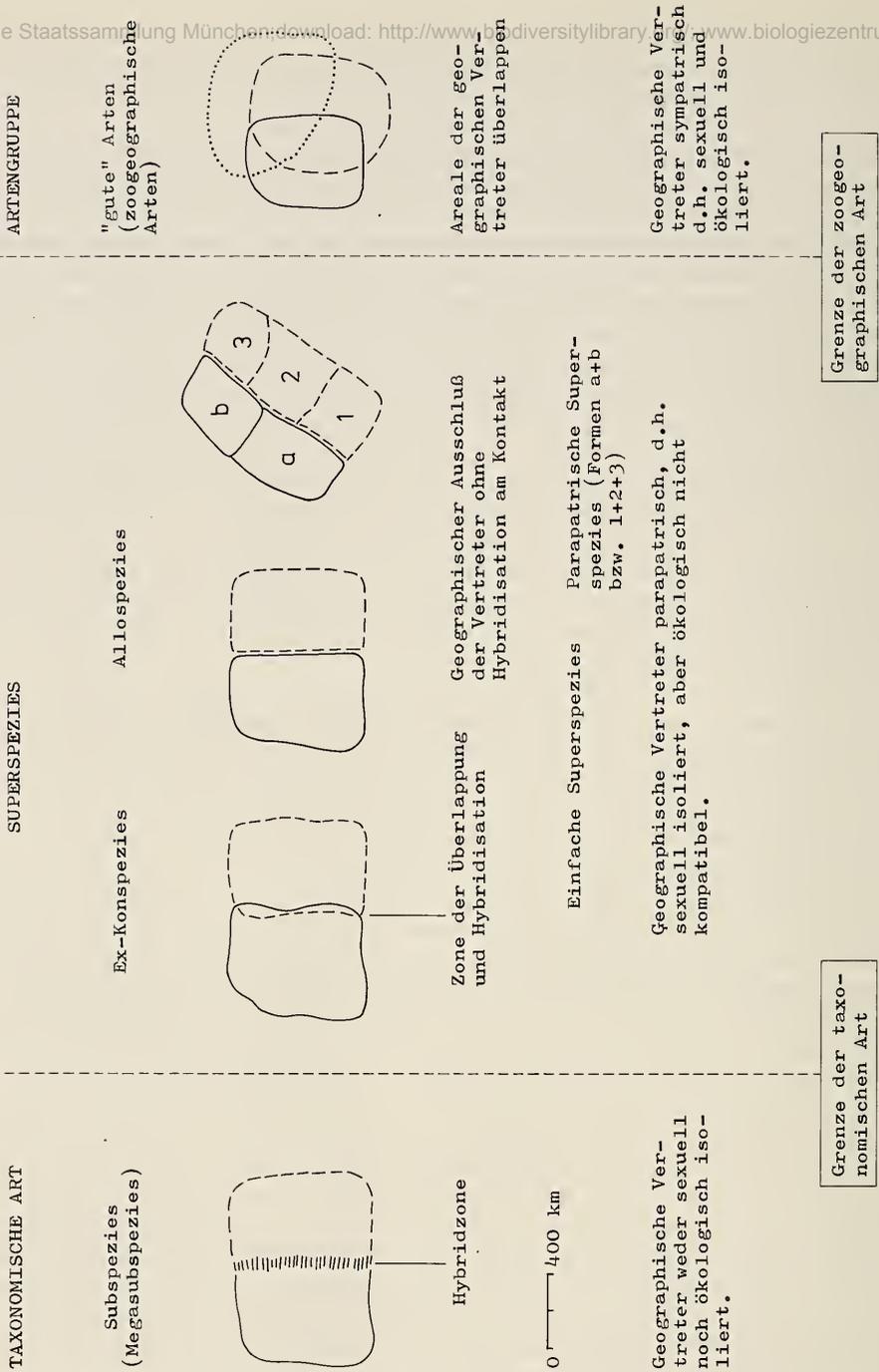


Abb. 7: Stadien intermediärer Differenzierung geographischer Vertreter zwischen den Kategorien der Subspezies (links) und der „guten“ Art (rechts). Schematische Darstellung der Areale von geographischen Vertretern und deren Beziehungen zueinander entlang von Kontaktzonen. Einfache Superspezies des Diagramms sind polytypische Superspezies im Sinne von BOCK & FARRAND (1980).

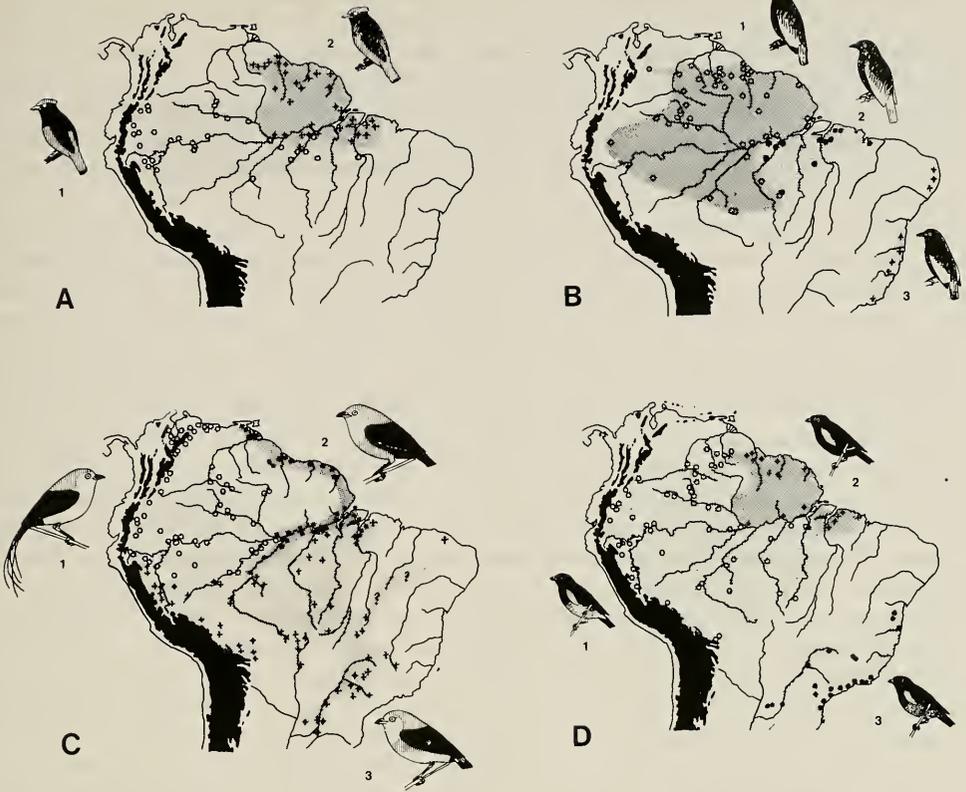


Abb. 8: Superspezies amazonischer Waldvögel. A *Phoenixircus carnifex* Superspezies (1. *P. nigricollis*, 2 *P. carnifex*); der Hinterkörper ist ausgedehnt rot (schraffiert). B *Xipholena punicea* Superspezies (1. *X. punicea*, 2 *X. lamellipennis*, 3 *X. atropurpurea*; Gefiederfärbung dunkel purpurn mit weißen Flügeln und rosa oder weißem Schwanz). C *Pipra aureola* Superspezies (1 *P. filicauda*, 2 *P. aureola*, 3 *P. fasciicauda*); Gefiederfärbung schwarz (schwarz), rot (gestreift) und gelb (punktiert). D *Euphonia cayennensis* Superspezies (1 *E. rufiventris*, 2 *E. cayennensis*, 3 *E. pectoralis*); Gefiederfärbung stahlblau und schwarz (schwarz), kastanienbraun (punktiert). Anden über 2000 m in Schwarz. Abgeändert nach HAFFER (1970 a).

Kolibris (Trochilidae), Ameisenvögel (Formicariidae), Tyrannen-Fliegenschnäpper (Tyrannidae) und Tangare (Thraupidae), möglichst in Verbindung mit einer genauen Kartierung der Areale der Superspezies und ihrer jeweiligen geographischen Vertreter (Allospezies). Weltweit mögen den gegenwärtig bekannten 9021 taxonomischen Arten etwa 5000–6000 zoogeographische Arten entsprechen (BOCK & FARRAND 1980) bzw.  $7000 \pm 200$  zoogeographische Arten nach der Schätzung von MAYR (1980).

Verschiedenartige Situationen, die uns heute den Prozeß der Artenentstehung illustrieren wie das Vorkommen isolierter Populationen und sekundärer Kontaktzonen, finden sich nach VUILLEUMIER (1981) bei Vögeln der meisten neotropischen Habitate, sind jedoch möglicherweise etwas auffälliger bei Vögeln geschlossener Wälder als bei Vögeln offener Habitate. Während der Speziation entstehen wahrscheinlich auch hin und wieder auffällige Änderungen der ökologischen Präferenzen (Habitatverschiebungen), dokumentiert durch das Vorkommen von wald- und nichtwaldbewohnenden Allospezies innerhalb derselben Superspezies. VUILLEUMIER (l. c.) erwähnt als Beispiele die *Phrygilus gayi* Superspezies, die *Phalcoabaenus megalopterus* Superspezies, die *Thamnophilus caerulescens* Superspezies und vermutet, daß ähnlich wie in Afrika auch in Südamerika weniger als 10% der Superspezies aus Vertre-

tern bestehen, die entweder Waldgebiete oder offene Habitate bewohnen. Das Modell des „vanishing refuge“ (VANZOLINI & WILLIAMS 1981) ermöglicht eine Vorstellung über den ökologischen Mechanismus der Entstehung derartiger Habitatverschiebungen nahe verwandter Arten in Gebieten, die Klima und Vegetationsschwankungen erlebt haben. Eine umfassende Analyse der Rolle ökologischer Faktoren für den Artbildungsvorgang neotropischer Vögel wird erst möglich sein, wenn quantitative Daten über Habitatpräferenzen, Nischenbreite, Gelegegröße, territoriales und anderes soziales Verhalten, Nahrungssuche und Lebensalter einer großen Anzahl verschiedener Vogelarten Südamerikas bekannt sein werden (VUILLEUMIER 1981).

Zahlreiche Beispiele unterschiedlicher taxonomischer Differenzierung bei geographischen Vertretern von der Kategorie der Subspezies über Allospeszies bis zu „guten“ biologischen Arten (Abb. 7) wurden bei neotropischen Vögeln analysiert; z. B. die Hybridzonen zwischen den Tukanformen *Ramphastos t. tucanus* × *cuvieri*, *R. v. vitellinus* × *culminatus* und *R. v. ariel* × *culminatus* (HAFFER 1974), das Vorkommen zahlreicher Allospeszies und die begrenzte geographische Überlappung (Sympatrie) bei einzelnen Allospeszies innerhalb von Verwandtschaftsgruppen, deren übrige Vertreter allopatrisch oder parapatrisch sind (HAFFER 1983 a). Beispiele für die letztere Situation begrenzter Überlappung sind die Tukane *Ramphastos vitellinus ariel/R. bicolorus* in Südost-Brasilien und die Hokkohühner *Penelope jacquacu/P. marail* in Süd-Venezuela. In jeder dieser Verwandtschafts-Gruppen sind die transgredierenden Arten nicht nur reproduktiv voneinander isoliert (wie ihre parapatrischen Verwandten), sondern auch ökologisch kompatibel. Sie charakterisieren ihre jeweiligen Verwandtschaftsgruppen als Übergangsstadien zwischen den Kategorien der Superspezies und Artengruppe (Abb. 7). Andere Verwandtschaftsgruppen bestehen aus 4–6 (oder mehr) Allospeszies, von denen 2 und 2 oder 2 und 3 (etc.) untereinander näher verwandt sind als mit den anderen Allospeszies ihrer jeweiligen Verwandtschaftsgruppe; diese Gruppen sind als parapatrische Superspezies anzusehen.

Wenn bei der monographischen Bearbeitung einer größeren taxonomischen Einheit keine Superspezies oder Artengruppen erfaßt werden (können), sollte in jedem Falle der Versuch einer informellen Gruppierung und diesbezüglichen Diskussion der Arten innerhalb größerer Gattungen gemacht werden, um eine gegebenenfalls vorhandene unterschiedliche biologische Differenzierung der Arten bzw. Gruppen von Arten zum Ausdruck zu bringen. Die traditionellen taxonomischen Kategorien der Subspezies, Spezies und Gattung erlauben zwar eine wichtige und biologisch sinnvolle Klassifizierung, die jedoch im Hinblick auf die fein abgestuft differenzierten Subspezies- und Art-Populationen nur sehr grob ist.

Die ausgeprägte geographische Variation vieler neotropischer Vögel wurde bisher im traditionellen Rahmen unter Betonung taxonomischer Aspekte von Populationsunterschieden in Körpergröße und Gefiederfärbung untersucht, was zur Beschreibung von zahllosen Subspezies südamerikanischer Vögel führte, aber die Analyse regionaler Muster der geographischen Variationen nicht ermöglichte. HAFFER & FITZPATRICK (MS) haben erstmalig quantitative Untersuchungen der geographischen Variation mehrerer amazonischer Vogelarten mit unterschiedlicher Lebensweise durchgeführt und die Ergebnisse mit Hilfe von Computerprogrammen analysiert (ähnlich den Untersuchungen mehrerer Autoren über Arten der nördlichen gemäßigten Breiten). Dabei wurden Konturkarten geographischer Merkmalsausprägung erstellt, die regional unterschiedliche Gradienten von Merkmalsänderungen der einzelnen Arten illustrieren. Gebiete mit mehr oder weniger einheitlicher Merkmalsausprägung und dazwischenliegende Zonen steiler oder flacher Merkmalsänderung können auf den Karten mühelos identifiziert werden und lassen artlich verschiedene regionale Muster der geographischen Merkmalsvariation erkennen.

Nur für einen sehr kleinen Teil der rund 3300 neotropischen Vogelarten sind Einzelheiten über Lebensweise, Brutbiologie und Verhalten bekannt, obwohl eine rasch zunehmende Zahl von Beobachtern reiches Material zusammenträgt. In den ersten Jahrzehnten dieses Jahrhunderts taten dies insbesondere William BEEBE (z. B. BEEBE et al. 1917), der in British Guiana (jetzt Guyana) und Venezuela arbeitete, und Frank M. CHAPMAN (z. B. 1929, 1938), der auf Barro Colorado Island im Panamakanal beobachtete. Seitdem haben folgende Ornithologen, die kontinuierlich viele Jahre in den Tropen der Neuen Welt leben oder gelebt haben, die Kenntnis zahlreicher Arten vervollständigt: In Mittelamerika arbeitet Dr. ALEXANDER F. SKUTCH seit 1930 und hat über die Biologie, insbesondere die Nistgewohnheiten, einer großen Zahl von Vogelarten in vielen hervorragend geschriebenen Publikationen berichtet (z. B. 1954, 1960, 1967, 1969b, 1972, 1981). „Spätere Geschlechter werden ihn unter die großen Klassiker der Feld-Ornithologie einreihen“ sagte E. STRESEMANN (1955) in der Besprechung einer der wichtigen Veröffentlichungen von A. SKUTCH. Dr. Helmut SICK lebt seit 1939 in Brasilien und hat auf vielen beschwerlichen Expeditionen wichtige Beobachtungen zur Lebens- und Nistweise der Vögel des Landes angestellt, so z. B. über den heimlich lebenden Bodenkuckuck *Neomorphus geoffroyi* (1949), den amazonischen Schirmvogel *Cephalopterus ornatus* (1954) und die Balz der Schnurrvögel (Pipridae; 1959b). Eine Zusammenfassung seiner Lebensarbeit ist als „Einführung in die Ornithologie Brasiliens“ in Vorbereitung. François HAVERSCHMIDT lebte in Surinam während der Jahre 1948–1968 und hat wesentliche Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise zahlreicher neotropischer Vogelarten geliefert; die meisten seiner Veröffentlichungen sind in seinem Hauptwerk „The Birds of Surinam“ (1968) zusammengestellt. Paul A. SCHWARTZ untersuchte über 25 Jahre lang die Gewohnheiten und die Stimmen zahlreicher Arten Venezuelas bis zu seinem plötzlichen Tod im April 1979; er war einer der besten Kenner der Vögel des nördlichen Südamerika und hat viele in Venezuela temporär arbeitende Ornithologen selbstlos unterstützt.

Sehr detaillierte Studien über ausgewählte Vögel neotropischer Wälder haben auch das Ehepaar Dr. D. W. SNOW und Mrs. B. SNOW sowie Dr. E. O. WILLIS durchgeführt, erstere vorwiegend über Schmuckvögel (Cotingidae), Schnurrvögel (Pipridae) und Kolibris (Trochilidae); eine hervorragend geschriebene Zusammenfassung ihrer Untersuchungsergebnisse liegt in Buchform vor (D. SNOW 1976b). Dr. WILLIS arbeitet besonders über die Lebensgewohnheiten von Ameisenvögeln (Formicariidae) und Baumrutscher (Dendrocolaptidae).

### Studien über einzelne Arten

Im folgenden stelle ich in systematischer Reihenfolge einige wichtige Arbeiten aus neuerer Zeit zusammen, die in unterschiedlich umfassender Weise über die Biologie einzelner Arten oder Gruppen berichten. Für alle Familien sind in jedem Falle die Bücher von SKUTCH (1954, 1960, 1967, 1969b, 1972, 1981) über seine Beobachtungen in Mittelamerika heranzuziehen; siehe auch HAVERSCHMIDT (1968) für Vögel des nordöstlichen Südamerika und MARCHANT (1960) für Vögel der trockenen Santa Elena-Halbinsel in West-Ecuador. Eine große Zahl von Rufen und Gesängen neotropischer Vögel ist während der letzten Jahrzehnte auf Band aufgenommen worden und im Original oder in Kopie zumeist in der größten Stimmensammlung amerikanischer Vögel, der Library of Natural Sounds der Cornell Universität (USA), vorhanden (GULLEDGE 1979). Die in Form von Schallplatten oder Kassetten veröffentlichte Auswahl an südamerikanischen Vogelstimmen sind in den Discographien von BOSWALL & FREEMAN (1974) und BOSWALL & KETTLE (1980) zusammengestellt und kommentiert worden; kürzlich ist eine Kassette mit peruanischen Vogelstimmen hinzugekommen (COFFEY & COFFEY 1981).

#### *Non-Passeriformes.*

Steißhühner (Tinamidae): *Nothocercus bonapartei* in den venezolanischen Anden (SCHÄFER 1954), *Nothoprocta ornata* der trockenen Hochebene von Süd-Peru (A. & O. PEARSON 1955), *N. cinerascens* der Buschländer von Pa-

Taucher (Podicipedidae): eine vergleichend-ökologische Studie über peruanische Taucher (FJELDSÅ 1981 a, d).

Reiher (Ardeidae): Kuhreiher *Bubulcus ibis* nach Beobachtungen in Kolumbien (LANCASTER 1970, BORRERO 1972); die stürmische Ausbreitung dieser Art insbesondere in der Neuen Welt haben HANDTKE & MAUERSBERGER (1977) analysiert.

Wehrvögel (Anhimidae): Beobachtungen über den Horn-Wehrvogel in Kolumbien (GILL et al. 1974).

Greifvögel (Accipitridae): Harpyie-Adler (*Harpia harpyja*) in Surinam (FOWLER & COPE 1964, RETTIG 1978); *Oroaëtus isidori* in den kolumbianischen Anden (LEHMANN 1959).

Rallen (Rallidae): Hochandine Blässhühner *Fulica americana* und *F. gigantea* (FJELDSÅ 1981 a, b).

Kuckucke (Cuculidae): *Tapera naevia* in Surinam (HAVERSCHMIDT 1961), *Neomorphus geoffroyi* (SICK 1949, ROTH 1981) in Brasilien, *crotophaga*-Arten (kooperatives Gruppenbrüten) und *Coccyzus pumilus* nach Beobachtungen in Kolumbien und Costa Rica (KÖSTER 1971, SMITH 1971, RALPH 1975, VEHRENCAMP 1977, 1978).

Fettschwalm (Steatornithidae): Brutbiologische und ökologische Untersuchungen am Fettschwalm (*Steatornis caripensis*) in Trinidad (D. SNOW 1961, 1962 c) und in Ecuador (B. SNOW 1979).

Segler (Apodidae): *Chaetura*- und *Cypseloides*-Arten nach Beobachtungen in Trinidad (SNOW 1962 d, COLLINS 1968), *Chaetura*-Arten in Brasilien (SICK 1950, 1959 a).

Kolibris (Trochilidae): zahlreiche quantitative ökologische und ethologische Beobachtungen an verschiedenen Arten haben die Kenntnisse der Biologie dieser großen Familie sehr gefördert: in Mexiko (WAGNER 1954, 1955, 1959, 1966), in Kolumbien (BORRERO 1975, SCHUCHMANN 1978, SCHMIDT-MARLOH & SCHUCHMANN 1980, SNOW & SNOW 1980), an *Glaucis*- und *Phaethornis*-Arten in Trinidad und im nordöstlichen Südamerika (B. SNOW 1973 a, b; D. & B. SNOW 1973) sowie in Mittelamerika (STILES & WOLF 1979), allgemeine Untersuchungen am Riesenkolibri *Patagonas gigas* der Hoch-Anden (ORTIZ-CRESPO 1974) und die detaillierte Studie von CARPENTER (1976; siehe auch LANGNER 1973) am Hochlandkolibri *Oreotrochilus estella* in Bolivien unter Betonung physiologischer Aspekte. SCHUCHMANN (1979 a, b) und SCHUCHMANN et al. (1979) analysierten energetische Fragen der Lebensweise mehrerer kolumbianischer Arten im Gelände und im Labor. Weitere Daten zur Lebensweise mehrerer Arten in Abhängigkeit von der Nahrungsverteilung werden in den Abschnitten über Co-Evolution (S. 151) sowie über Arena-Balz (S. 150) zusammengefaßt.

Trogons (Trogonidae): Beobachtungen am Quetzal (*Pharomachrus mocinno*; LA BASTILLE et al. 1972).

Glanzvögel (Galbulidae): Der Paradiesglanzvogel (*Galbula dea*) in Guyana (BURTON 1977); biologische Vergleiche zwischen Glanzvögeln und Bienenfressern (FRY 1970).

Tukane (Ramphastidae): Der Rotschnabeltukan (*Ramphastos tucanus*) in Guyana (BOURNE 1975) und der Fischeertukan (*R. sulfuratus*) der nordwestlichen Neotropis (SKUTCH 1971).

### Passeriformes.

Baumrutscher (Dendrocolaptidae) und Horneros (Furnariidae): FEDUCCIA (1970) hat eine nützliche Zusammenfassung über die Naturgeschichte dieser Familien veröffentlicht (siehe auch FEDUCCIA 1973 und VAURIE 1980). Detailstudien einzelner Arten sind die von WILLIS (1972 b, 1979 a) über die Lebensweise und das Verhalten von *Dendrocincla fuliginosa* und *D. merula* sowie die von HERMANN & MEISE (1965) und FRAGA (1980) über den Töpfervogel *Furnarius rufus*. Kooperatives Gruppennisten gibt es beim Dornvogel *Phacellodomus rufifrons* (SKUTCH 1969 a). M. KOEPCKE (1965) berichtete über die Lebensweise einiger Furnariiden des trockenen pazifischen Andenabhangs von Peru.

Ameisenvögel (Formicariidae): Mehrere Arten, die in den tropischen Wäldern mehr oder weniger regelmäßig den Zügen der Wanderameisen folgen, um von den Ameisen aufgescheuchte Insekten und Spinnen zu erbeuten, wurden von E. O. WILLIS im Detail studiert (WILLIS 1967, 1968 a, b, 1969, 1972 c, 1973, 1979 c, 1981). Beobachtungen an mehreren Arten Nord-Venezuelas hat SCHÄFER (1969) veröffentlicht. Weitere Daten liegen vor für *Grallaricula ferrugineipectus* (SCHWARTZ 1957), *Sakesphorus canadensis* (HAVERSCHMIDT 1953), *Gymnopithys rufignola* (ONIKI 1971), *Myrmeciza exsul* (WILLIS & ONIKI 1972), *Thamnophilus punctatus* (ONIKI 1975) und *Rhopornis ardesiaca* (WILLIS & ONIKI 1981).

Schmuckvögel (Cotingidae): Einzelheiten der Lebensweise mehrerer Arten dieser ausschließlich neuweltlichen Waldvögel sind heute bekannt, z. B. über *Xipholena*-Arten (SICK 1970, 1979 a), *Carpodectes antoniae* (SKUTCH 1970), *Zaratornis stresemanni* (PARKER 1981) *Querula purpurata*, bei welcher Art kooperative Gruppenbildung vorkommt (SNOW 1971 b), über die schwarz-goldene Kotinga *Tijuca atra* (SNOW & GOODWIN 1974), den amazonischen Schirmvogel *Cephalopterus ornatus* (SICK 1954), den Kapuzinenvogel *Perissocephalus tricolor* (B. SNOW

1972) und über Glockenvögel (*Procnias*-Arten; D. SNOW 1973 b, B. SNOW 1970, 1973 c, 1977). Eine ausgezeichnete zusammenfassende Darstellung der Lebensweise aller Arten dieser Familie hat D. SNOW (1982) gegeben.

Felsenhähne (Rupicolidae): Das eigenartige Arena-Balzverhalten des Felsenhahns (*Rupicola rupicola*) untersuchte erstmalig GILLIARD (1962); weitere Daten zur Brutbiologie brachte SNOW (1971 c).

Schnurrvögel (Pipridae): Die Arenabalz, das Brutverhalten und die Populationsökologie von *Pipra erythrocephala* und *Manacus manacus* sind in Einzelheiten bekannt (SNOW 1962 a, LILL 1976 bzw. SNOW 1962 b, LILL 1974, 1975, 1976) und machen diese Arten zu den best untersuchten Vögeln des tropischen Südamerika. Weitere aufschlußreiche, aber weniger detaillierte Studien über andere Schnurrvögel sind die von SCHWARTZ & SNOW (1979) über *Pipra filicauda* (Abb. 11) und von SLUD (1957), D. SNOW (1971 d, 1977 b) und FOSTER (1976, 1977, 1981) über *Chiroxiphia*-Arten. Vergleichende Übersichten und Analysen des unterschiedlich komplizierten Balzverhaltens der Schnurrvogel-Arten brachten nach eigenen Beobachtungen SICK (1959, 1967) und SNOW (1963). Das für einen breiteren Leserkreis bestimmte Buch „The Web of Adaptation. Bird Studies in the American Tropics“ (D. SNOW 1976 b) enthält neben Angaben über andere Themen eine flüssig geschriebene Zusammenfassung der Untersuchungen des Ehepaars SNOW über die Biologie der Schmuck- und Schnurrvögel.

Tyrannen-Fliegenschläpper (Tyrannidae): Einige der neueren Arbeiten über Arten dieser Familie sind die Notizen über die Lebensgewohnheiten von *Myiozetetes cayennensis* (HAVERSCHMIDT 1971), *Tolmomyias flaviventris* (HAVERSCHMIDT 1974), *Contopus albobularis* (MEES 1973), *Pipromorpha oleaginea* (WILLIS et al. 1978, B. & D. SNOW 1979), den Flammenkopf *Oxyruncus cristatus* (SICK 1971) und über das Verhalten von Arten der *Serpophaga*- und *Muscisaxicola*-Gruppen (SMITH in SMITH & VUILLEUMIER 1971, SMITH 1971). Eine vergleichende Analyse der unterschiedlichen Verhaltensweisen der Arten der Familie bei der Nahrungssuche (FITZPATRICK 1980 a) stützt die auf anatomischen und anderen Strukturmerkmalen unabhängig entwickelte Klassifikation der Tyrannen durch TRAYLOR (1977).

Rabenvögel (Corvidae): Über die Lebensweise einiger südamerikanischer Häher hat HARDY (1969 b) berichtet.

Stärlinge (Icteridae): Eine ausführliche Monographie der Stirnvögel *Psarocolius decumanus* und *P. angustifrons* nach Studien von SCHÄFER (1957) in Venezuela macht diese in Beutelnestern koloniebrütenden, auffälligen Vögel zu gut bekannten Vertretern der neotropischen Avifauna; siehe auch die früheren Beobachtungen von TASHIAN (1957) und DRURY (1962) über den Nestbau und das Nistverhalten von *P. decumanus*. Weitere ausgewählte Veröffentlichungen über Arten dieser Familie sind die von ORIAN (1973) über *Agelaius phoeniceus* im tropischen Röhricht, von ORIAN et al. (1977) über den bolivianischen *Oreopsar bolivianus* und von SICK & OTTOW (1958) über *Molothrus bonariensis*.

Schwalbentangare (Tersinidae): Eine ausführliche Naturgeschichte von *Tersina viridis* hat SCHÄFER (1953) in Nord-Venezuela erarbeitet.

Zuckervögel (Coerebidae): Daten zur Biologie einiger Arten publizierten GROSS (1958), MOYNIHAN (1968) sowie B. & D. SNOW (1971).

Tangare (Thraupidae): Die Arten der Gattung *Habia* sind durch die Beobachtungen von WILLIS (1960 a, b; 1961, 1966 a, 1972 a) recht gut bekannt und MOYNIHAN (1962 a, b) hat gewisse Verhaltensweisen von *Ramphocelus dimidiatus* und von *Chlorospingus*-Arten beschrieben. B. & D. SNOW (1971) stellten vergleichende Untersuchungen zur Ökologie der Nahrungssuche mehrerer Arten in Trinidad an.

Finken (Fringillidae): Im Bergland Mittel- und Südamerikas sowie im gesamten gemäßigten Südamerika lebt in offenen (waldlosen) Gebieten, auch in Parks der Städte, der Morgenammer *Zonotrichia capensis*, dem A. & V. MILLER (1968) eine ausführliche Monographie nach Beobachtungen in Kolumbien gewidmet haben. An dieser häufigen Art wurden in verschiedenen Teilen des ausgedehnten Verbreitungsgebietes auch Untersuchungen über die geographische Variation des Gesangs angestellt (Dialektbildung; NOTTEBOHM & SELANDER 1972, KING 1972) und über jahreszeitliche Brut- und Mauerzyklen (MILLER 1961, WOLF 1969, DAVIS 1971, EPPLE et al. 1972, HANDFORD 1980). Als Beispiele weiterer Studien an südamerikanischen Finken seien die Beobachtungen von MOYNIHAN (1963 a) über das Ausdrucksverhalten von *Arremonops conirostris*, von ALDERTON (1963) über die Brutbiologie des Grasfinken *Volatinia jacarina* sowie die von M. KOEPCKE (1963 b) über mehrere Arten des peruanischen Küstengebietes genannt.

*Eingebürgerte Vogelarten:* Nur 5 eingeführte Arten haben sich in Südamerika voll integriert und sind damit Bestandteil der Fauna geworden (SICK 1968 b): die Kalifornische Schopfwachtel (*Lophortyx californicus*) in Teilen von Chile und Argentinien; der afrikanische Wellenastrild (*Estrilda astrild*) in der Umgebung einiger Städte Südost-Brasiliens, aber auch in Manaus am mittleren Rio Amazonas (siehe auch OREN & SMITH 1981); der Haussperling (*Passer domesticus*), der das ganze gemäßigte Südamerika bewohnt und nunmehr den Straßen und Ortschaften folgend nordwärts in das tropische Ame-

rika vorrückt. Er hat an der Pazifikküste Lima–Callao passiert und dringt der Küste und dem neuen Straßennetz folgend sogar nach Amazonien ein (Manaus, Belém; SMITH 1980); der Grünling (*Carduelis chloris*) und der Distelfink (*Carduelis carduelis*) sind in Uruguay eingebürgert worden, wo sie nur die Umgebung der Stadt Montevideo bewohnen.

*Kooperatives Nisten (kommunale Brutpflege)*: ein Aspekt der Lebensweise tropischer und subtropischer Vögel, der in den letzten Jahren im Rahmen soziobiologischer Diskussionen über „Altruismus“ herausgestellt wurde, ist das kooperative Nisten vieler Arten, wobei außer den Eltern ein oder mehrere „Helfer“ an der Aufzucht der Jungen teilnehmen (Helfer sind unabhängige Jungvögel in ihrem 1. Lebensjahr oder ältere Vögel, die aber noch nicht fortpflanzungsfähig sind sowie erwachsene Vögel, die selbst brüten oder nicht brüten). Beobachtungen über kooperative Brutpflege bei Vögeln wurden zunächst von SKUTCH (1935, 1961) an neotropischen Arten zusammenfassend diskutiert, aber erst wesentlich später in ihrer evolutionsbiologischen Bedeutung und weltweiten Verbreitung erkannt (BROWN 1978, FRY 1978). In einigen Fällen zeigen die Ergebnisse, daß Helfer den Bruterfolg tatsächlich erhöhen (durch Hilfe bei der Nahrungssuche, beim Füttern von Nestlingen und ausgeflogenen Jungen, bei Bebrütung und Nestbau, bei der Verteidigung des Nestterritoriums, bei der Entdeckung von Feinden und beim Hassen auf sie); siehe auch BROWN et al. (1982). Möglicherweise sind im Hinblick auf die relativ niedrige Mortalität nichtwandernder, tropisch-subtropischer Vögel die Habitate in diesen Breiten „gefüllt“; das könnte zur Verzögerung der Fortpflanzungsfähigkeit und zum Verbleiben von Jungvögeln im wohlbekanntem elterlichen Brutgebiet führen, um sogleich dann anwesend zu sein, wenn ein Teil oder das ganze elterliche Territorium frei werden. Kooperative Brutpflege ist schon von über 100 Vogelarten bekannt, kommt aber wahrscheinlich bei wesentlich mehr Arten vor (jedoch nur selten bei Koloniebrütern) und wurde von über 40 neuweltlichen Arten beschrieben (WOOLFENDEN 1976, FRAGA 1979): einige Vertreter der Greifvögel, Kuckucksvögel (*Crotophaga*, *Guira*, *Opisthocomus*), Segler (*Chaetura*), Buccos (*Monasa*), Tukane (*Pteroglossus*), Spechte und Vertreter von mehreren Familien der Sperlingsvögel (Passeriformes).

Ökophysiologische Aspekte der Lebensweise neotropischer Vögel wurden bei Kolibris untersucht (s. oben). Das Verständnis wurde weiter gefördert durch die Messung der Körpertemperaturen (ONIKI 1972, 1974) und die Bestimmung der metabolischen Umsatzraten (VLECK & VLECK 1979, WEATHERS 1979) mehrere Arten des tropischen Tieflandes.

Zahlreiche Beobachtungen über ökologische Einpassungen unterschiedlicher Lebensformen bei peruanischen Vögeln sind in dem breit angelegten Werk von H.-W. KOEPECKE (1973) enthalten.

## Fruchtfressen

Ein Aspekt der Ernährung tropischer Vögel mit weitreichenden Implikationen ist das Fruchtfressen (SNOW 1971 a, MORTON 1973, FOSTER 1978). Die Ausbreitung von Früchten durch Tiere wie Reptilien, Vögel und Säuger ist wahrscheinlich vor langen Zeiträumen in den Tropen entstanden und hat zu sehr komplexen Anpassungen auf beiden Seiten geführt. Wind-Ausbreitung von Samen kommt dagegen unter weniger günstigen Umweltbedingungen in höheren Breiten und unter stärker jahreszeitlichen Klimaten vor und ist wahrscheinlich eine spätere Entwicklung. Die symbiotische Beziehung zwischen Fruchtfressern und Pflanzen besteht darin, daß das Fruchtfleisch den Vögeln als Nahrung dient und die Kerne (Samen) von den Vögeln an entfernter Stelle unversehrt entweder ausgewürgt oder aus dem Darm ausgeschieden werden. Verschiedenartige „Strategien“ der Früchte im Hinblick auf ihre Ausbreitung durch Vögel sind a) auffällige Farbe, b) leichte Zugänglichkeit, c) relativ hoher Nährstoffgehalt, d) die Produktionsfülle sowie e) in manchen Fällen eine zeitliche Staffelung von Blüte- und Fruchtperioden nahe verwandter sympatrischer Pflanzenarten, möglicherweise damit ein etwa gleichmäßiges Angebot an Nektar bzw. Früchten besteht.

Aus den genannten Zusammenhängen ergeben sich mehrere evolutionsbiologische Konsequenzen für Tropenvögel: 1. Die größere Breite ganzjährig vorhandener, verschiedenartiger Ressourcen (wie z. B. das reiche Angebot an Früchten, insbesondere in der Neotropischen Region) im Vergleich zur Si-

©ZooGeographisches Institut der Universität Wien, http://www.biodidac.univie.ac.at/bio/zoogeogr/

uation in den gemäßigten Klimazonen ist eine der ökologischen Voraussetzungen für den großen Artenreichtum der tropischen Tierwelt; viele tropische Arten haben keine ökologisch äquivalenten Vertreter in den gemäßigten Breiten. 2. Der Gradient zunehmender Farbenpracht bei Vögeln in Richtung auf die Tropen ist wahrscheinlich durch die Addition von nektar- und fruchtfressenden Vogelgruppen zur tropischen Fauna entstanden (z. B. Kolibris, Tukane, Jacamare, Papageien, Trogons, die außer Kolibris in höheren Breiten fehlen). 3. Früchte sind auffällig und werden in Fülle angeboten. Diese „Strategie“ der Früchte bietet den Fruchtfressern relativ wenige Möglichkeiten für Spezialisierungen und ist wahrscheinlich der Grund dafür, daß vorwiegend oder ausschließlich fruchtfressende Vogelfamilien z. B. Pipridae, Cotingidae) relativ artenarm sind (siehe S. 140). 4. Das Angebot an Früchten in den Tropen war wahrscheinlich eine der ökologischen Voraussetzungen für die Entstehung des Arenaverhaltens bei verschiedenen Vogelgruppen (siehe S. 150). 5. Früchte und Insekten enthalten vergleichbare Mengen an Proteinen und würden daher ähnliche Wachstumsraten von Vogelnestlingen verständlich machen. Jedoch erzeugen diejenigen Früchtemengen, die für die Bereitstellung der benötigten Proteine erforderlich sind, Kalorien, die weit über das notwendige Maß hinausgehen. Das mag der Grund dafür sein, daß Fruchtfresser vielfach an ihre Nestlinge Insekten verfüttern und daher vollständiges Fruchtfressertum unter Vögeln so selten ist.

### Vogelgemeinschaften

Als Vogelgemeinschaft wird in weiter Fassung des Begriffs die Gesamtheit oder ein Teil der Gesamtheit der Vögel angesehen, die gegenwärtig in den verschiedenen Lebensräumen nahe beieinander leben (MACARTHUR 1971). Dabei ist es nicht wichtig, ob diese Gruppen als separate Einheiten existieren, sondern zunächst nur, ob gewisse erkennbare Gesetzmäßigkeiten Verallgemeinerungen erlauben. Die Analyse der Faktoren, die den Umfang, die Zusammensetzung und Entstehung von Vogelgemeinschaften unterschiedlicher Habitate (z. B. verschiedener Wald- oder Graslandgemeinschaften) bestimmen, basiert auf dem genauen Studium lokaler Avifaunen und sogar ganzer Lokalfaunen im Hinblick auf das ökologische Vorkommen der einzelnen Arten und deren zwischenartliche Beziehungen. Kritische Fragen betreffen die Bedeutung struktureller, historischer, taxonomischer und ökologischer Aspekte der Vegetation der betreffenden Habitate sowie die Rolle der interspezifischen Konkurrenz innerhalb der Vogelgemeinschaften.

Besonders anregend für den gesamten Bereich der Ökologie waren in dieser Hinsicht die Arbeiten des früh verstorbenen Robert H. MACARTHUR im gemäßigten und tropischen Amerika (Zusammenfassung 1972), der aus seinen Befunden folgerte, daß strukturelle Aspekte der Vegetation (foliage profile, foliage height diversity), interspezifische Konkurrenz und ein dynamisches Gleichgewicht zwischen lokalem Aussterben und Immigration den Umfang und die Zusammensetzung von Vogelgemeinschaften bestimmen. Historische (geologische) und taxonomische Aspekte der Vegetation seien dagegen in dieser Hinsicht von nur untergeordneter Bedeutung.

Von manchen reich differenzierten Familien südamerikanischer Vögel mit über 200 Arten, wie z. B. den Töpfervögeln und Verwandten (Furnariidae) und den Ameisenvögeln (Formicariidae), leben 20–45 Arten an derselben Regenwald-Lokalität. Bis zu 8 oder sogar 10 Arten der sympatrischen Ameisenvögel gehören zur selben Gattung, wie das z. B. für die Ameisenschlüpfer (*Myrmotherula*) gilt. Möglicherweise reduzieren in solchen Fällen vertikale Staffelung der Nahrungszonen im Wald und entsprechende morphologische Merkmale dieser nahe verwandten Arten die interspezifische Konkurrenz (PEARSON 1977b); siehe Abb. 9.

Ökomorphologische Zusammenhänge bei neotropischen Vögeln und Vogelgemeinschaften haben KARR & JAMES (1975) quantitativ analysiert. GREENBERG (1981) stellte fest, daß unter Vögeln, die Insekten vom Blattwerk absuchen, tropische Arten relativ schlankere Schnäbel haben als ökologisch äquivalente Arten der gemäßigten Breiten. Die betreffenden tropischen Arten nehmen vorwiegend bewegliche Orthopteren auf, während in den gemäßigten Breiten langsamere Schmetterlingsraupen den Hauptteil der Beute ausmachen.

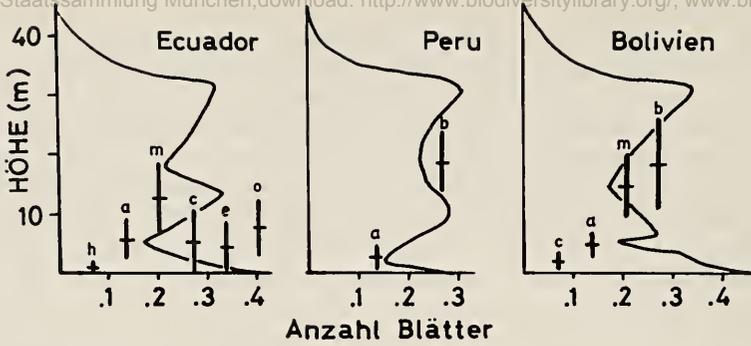


Abb. 9: Vertikale Staffelung der Nahrungszonen von Ameisenvögeln (Formicariidae) im Regenwald des westlichen Amazonien. Standardabweichung (vertikaler Balken) um den Mittelwert (horizontale Linie) der Höhe der Nahrungssuche in Beziehung zum durchschnittlichen Laubwerk-Profil an drei Lokalitäten (nach PEARSON 1977 b). Arten der Gattungen *Hypocnemis* und *Myrmotherula* wie folgt: a - *M. axillaris*, b - *M. brachyura*, c - *H. cantator*, e - *M. erythrura*, h - *M. hauxwelli*, m - *M. menetriesii*, o - *M. ornata*. Trotz ähnlicher und nicht signifikant unterschiedlicher Komplexität des Laubwerks ist der Umfang der lokalen Avifaunen an diesen Lokalitäten recht verschieden.

Langfristige ökologisch-ornithologische Studien lokaler Avifaunen insbesondere im Hinblick auf die Erfassung der Arten, ihr ökologisches Vorkommen und die Mechanismen ihrer Koexistenz wurden in vereinzelt Gebieten der neuweltlichen Tropen erst während der letzten Jahrzehnte in vermehrter Zahl durchgeführt: in einem gestörten Regenwald in Ost-Nicaragua (HOWELL 1957), im perhumiden Regenwald des östlichen Costa Rica (SLUD 1960) und im Trockengebiet von Nordwest-Costa Rica (SLUD 1980), im feuchten Monsunwald von Panama (KARR 1971, WILLIS & EISENMANN 1979), in verschiedenen Montangebietern der Anden von Kolumbien (MILLER 1963, MUNVES 1975, RIDGELEY & GAULIN 1980), Venezuela (SCHÄFER & PHELPS 1954) und Peru (KOEPEKE 1954, PEARSON & PEARSON 1978), auf der trockenen Santa Elena Halbinsel von West-Ecuador (MARCHANT 1958), an je einer Lokalität in den Regenwäldern der Tiefländer von Ecuador westlich der Anden (BROSSET 1964, VUILLEUMIER 1978) und östlich dieses Gebirges in Amazonien: Ost-Ecuador (Limoncocha, PEARSON 1977 a), an verschiedenen Lokalitäten in den Regenwäldern der Tiefländer von Ost-Peru (Balta, O'NEILL 1974; Yarinacochoa, O'NEILL & PEARSON 1974; Manu, TERBORGH et al. 1982, Tambopata DONOHUE et al. MS), Ost-Bolivien (PEARSON 1975), in einem Waldreservat bei Manaus, am mittleren Rio Amazonas (WILLIS 1977) und an der Amazonas-Mündung bei Belém (NOVAES 1970, 1973; LOVEJOY 1975). Angaben für die einzelnen Vogelarten der Lokalfaunen der genannten Gebiete betreffen das jeweilige Habitat oder gegebenenfalls mehrere Habitate, den Bereich der Nahrungssuche (Erdboden, Unterholz, Kronenbereich, etc.), die Vergesellschaftung und die Häufigkeit. Je nach der Dauer des Aufenthaltes der betreffenden Autoren in den Untersuchungsgebieten wechselt die Vollständigkeit der obigen Listen. Im Hinblick auf das Vorkommen vieler seltener Vogelarten in den Tropen schätzt VUILLEUMIER (1978), daß bei einer Waldvogelfauna von 250–300 Arten mindestens 12 Wochen Geländearbeit notwendig sind, um 90% der betreffenden Avifauna zu erfassen. In den vier Regenwaldgebieten von Ost-Peru (siehe oben) beobachteten jeweils mehrere Ornithologen über einige Monate oder sogar Jahre hinweg, so daß die Gesamtzahlen für diese Gebiete annähernd vollständig sein dürften wie folgt: 417 Arten in Balta (4 km<sup>2</sup>, davon 300 Arten Waldvögel i. w. S.), 402 Arten in Yarinacochoa (25 km<sup>2</sup>), 510 Arten nahe der Cocha Cashu Station im Manu Nationalpark (5 km<sup>2</sup>, davon rund 350 Arten Waldvögel i. w. S.) und 516 Arten in einem etwa 100 km<sup>2</sup> großen Gebiet des Tambopata-Reservates, davon rund 350 Arten Waldvögel i. w. S. Etwa 440 der im Tambopata-Reservat angetroffenen Arten sind Brutvögel und machen diese Lokalität, soweit heute bekannt, zur artenreichsten der Erde. Bei Manaus wurden 289 Arten auf etwa 7 km<sup>2</sup> und bei Belém an der Amazonas-Mündung rund 300 Arten auf etwa 20 km<sup>2</sup> festgestellt.

Die Auswertung der Ergebnisse mehrerer lokaler Studien ergab, daß ökologische Theorien um das Konzept der zwischenartlichen Konkurrenz die unterschiedliche Gesamt-Artenzahl in den verschiedenen Regenwald-Gebieten der Erde nicht erklären (LOVEJOY 1975, PEARSON 1982); weder die unterschiedliche Artenpackung, Laub-Komplexität, das Nahrungsspektrum, die Nahrungsbeständigkeit noch die unterschiedliche Häufigkeit potentieller Konkurrenten anderer Tiergruppen (z. B. Affen) in den Untersuchungsgebieten korrelieren mit der Rangfolge der Artenzahlen der Untersuchungsgebiete. Gesichtspunkte auf der Basis historischer Theorien (pleistozäne Refugien, Insel-Biogeographie) vermögen die Tatsachen besser zu erklären, jedoch sind weitere Aspekte zu testen, wofür sich möglicherweise andere Organismen (z. B. manche Insekten) besser eignen als Vögel.

Auch VUILLEUMIER & SIMBERLOFF (1980) kritisierten die in den letzten Jahren häufiger zu beobachtende Überbetonung der interspezifischen Konkurrenz als der „nachweisliche“ Hauptfaktor für die geographische Verbreitung von Vogelarten, insbesondere in den Tropen, und betonten die gleichzeitige Wirkung ökologischer und historischer Faktoren bei der Entstehung der heutigen Verbreitungsmuster von Vogelarten sowie die Schwierigkeiten einer getrennten Analyse beider Faktorenkomplexe. KARR (1980) umreißt in einer vorläufigen Übersicht im Zusammenhang mit einer vergleichenden Studie der Vogelfauna des Unterholzes tropischer Wälder den gesamten Faktorenkomplex, der für die Zusammensetzung und die Struktur von Vogelgemeinschaften wahrscheinlich bestimmend ist: 1. Geschichte: Klima- und Vegetationsfluktuationen; Habitatsinseln; Besetzung des tropischen Bereichs auf den verschiedenen Kontinenten durch verschiedene taxonomische Gruppen. 2. Temperatur-Feuchtigkeitsbeziehungen, 3. unterschiedlich ausgeprägte Jahreszeiten, 4. Vegetationsstruktur im Hinblick auf unterschiedliche Pflanzendiversität, Laubvolumen und Laubstruktur, 5. Interspezifische Beziehungen wie zwischenartliche Konkurrenz, Räuber, ökologische Abhängigkeiten nektar- und fruchtfressender Arten, 6. Nahrungsbasis. Forschungsziel ist die Analyse individueller Vogelgemeinschaften auf der Grundlage dieses gesamten Faktorenkomplexes im Hinblick auf eine mögliche spätere Erklärung regionaler Unterschiede der Zusammensetzung von Vogelgemeinschaften.

### Populationsdynamik

Obwohl mehrere detaillierte Studien an farbberingten Populationen verschiedener Arten während der letzten Jahrzehnte durchgeführt wurden, sind allgemeine Fragen der Populationsdynamik tropisch-amerikanischer Vögel weiterhin offen, wie z. B. die durchschnittliche Höhe der jährlichen Nestlings- und Erwachsenensterblichkeit in unterschiedlichen Bruthabitaten (Wald, offene Landschaft) und die Bedeutung der Räuber in diesem Zusammenhang. In mehreren tropischen Gebieten werden die meisten Vogelnester ausgeraubt, bevor die Jungen ausfliegen können, d. h. die Verlustrate ist hoch (RICKLEFS 1969, SKUTCH 1966), und zwar vielfach höher in Wäldern als in offenen Gebieten in der Nähe von menschlichen Siedlungen. Im Gegensatz dazu fand ONIKI (1979) erstaunlich niedrige Nestverluste (um 20% pro Jahr) bei einigen amazonischen Waldvögeln, einen höheren Wert (80%) bei einer Art des Sekundärbuschwerks, der aber noch unter der hohen Nestmortalität von 88–96% liegt, die WILLIS (1974) für Waldvögel in Panama feststellte.

Möglicherweise ist in tropischen Wäldern, die von menschlichem Einfluß unberührt sind, der Verlust von Nestern durch Räuber nicht hoch, sondern niedrig! Dafür sprechen neben den in Amazonien festgestellten niedrigen Nestverlusten (ONIKI 1979) auch die relativ langen Brut- und Nestlingszeiten tropischer Waldvögel (RICKLEFS 1976), die viele verschiedene Möglichkeiten genutzt haben, ihre Nester in der komplex strukturierten Umwelt des Tropenwaldes vor Nesträubern zu verbergen (KOEPCKE 1972). Wenn der Mensch die großen Räuber wie Adler und Puma in Tropenwäldern als erste ausmerzt, mögen kleine Nesträuber stark überhand nehmen und die hohen Nestverluste in Wäldern mit partiellem Einfluß des Menschen erklären. Die Nestverluste könnten in offenen Anbaugebieten um menschliche Ansiedlungen deshalb wesentlich geringer sein, weil hier in einem weiteren Stadium menschlicher Interferenz auch die kleinen Nesträuber ausgemerzt wurden. Nach diesem Modell würden wir geringe Nestverluste nahe menschlichen Siedlungen erwarten, hohe Verluste in mittleren Zonen und wiederum geringe Nestverluste unter natürlichen Verhältnissen in unberührten Gebieten (WILLIS & ONIKI 1978).

Tropenvogel mit niedriger Gelegegröße haben eine unterschiedlich niedrige jährliche Erwachsenensterblichkeit, die bei 2 Arten von Schnurrvögeln (*Manacus manacus* und *Pipra erythrocephala*) auf ihren relativ sicheren Balztennen nur 10–15% beträgt (SNOW 1962a, b). Bei einigen Ameisenvögeln (Formicariidae) werden Werte von 15–35% erreicht, wobei umherstreifende Arten (*Phaenostictus mcleannani*, *Gymnopithys bicolor*) gefährdeter sind (20–35% Sterblichkeit) als eine stärker stationäre Art (*Hylophylax naevioides*) mit 15% Mortalität pro Jahr, da diese letzteren Vögel wahrscheinlich die Versteckmöglichkeiten in ihren kleinen Territorien besser kennen lernen (WILLIS 1974). Die jährliche Sterblichkeit des Kolibris *Phaethornis superciliosus* im karibischen Costa Rica beträgt 50%, wobei die Verluste fast ausschließlich während der nahrungsknappen Periode zu Beginn der Trockenzeit auftreten (STILES & WOLF 1979).

Amazonische Ameisenvögel und der genannte Kolibri mit relativ geringer Lebenserwartung haben eine längere Brutsaison, d. h. brüten wiederholt und produzieren auf diese Weise mehr Junge pro Jahr als andere Arten desselben Gebietes mit höherer oder hoher Lebenserwartung, die nur wenige Monate brüten und von denen einige Paare für eine längere Zeit sogar überhaupt keine Nester bauen (WILLIS & ONIKI 1978).

### Gemischte Vogeltrupps

Man wandert oft lange im Regenwald ohne einem Vogel zu begegnen. Dann herrscht plötzlich Leben in den nahen Büschen und Bäumen, wenn Dutzende von Vögeln verschiedener Arten nahrungssuchend um den Beobachter wispern und locken bis der Vogeltrupp weitergezogen ist und es wieder still wird im Wald wie zuvor. Gemischte Vogeltrupps, die aus Individuen verschiedener Arten bestehen, bilden sich in höheren Breiten außerhalb der Brutzeit, sind aber in den Tropen regional unterschiedlich häufig auch ganzjährig zu beobachten und seit über 100 Jahren bekannt. Wichtige Fragen, die Beobachter beim Studium dieses weltweiten Phänomens der gemischten Vogeltrupps auf Nahrungssuche zu beantworten trachten, sind (DIAMOND 1981): Wer führt und wer folgt? Entstehen die Trupps zufallsbedingt oder schließen sich regelmäßig dieselben Individuen zusammen? Warum suchen verschiedene Arten gemeinsam nach Nahrung? Warum ähneln manche truppbildenden Arten einander recht auffällig?

Geländestudien an verschiedenartigen Vogeltrupps in den Tropen der Neuen Welt haben mit Hilfe der Farbberingung außerordentlich interessante Details über die eng miteinander in Beziehung stehenden Truppmitglieder ergeben. Die „Führer“ der Trupps sind als „Kernarten“ (nuclear species) in manchen Fällen recht unauffällig (neutral) gefärbt, in anderen Fällen auffällig gefärbt und stimulieren durch häufiges Rufen und ruheloses Verhalten sowie Flügel- oder Schwanzzucken die Truppbildung und den Truppszusammenhalt. Den Kern-Arten folgen die Begleiter-Arten. Interspezifische Konkurrenz der Truppmitglieder wird durch unterschiedliche Körpergröße, verschiedene Nahrung oder Details der Nahrungssuche vermieden. Trupps bilden sich wahrscheinlich aus unterschiedlichen Gründen und mögen in vielen Fällen mehreren Zwecken gleichzeitig dienen. Die zumeist diskutierten Theorien der Truppbildung sind folgende (POWELL 1980, DIAMOND 1981): 1. Konvoy-Theorie. Truppbildung als Antiräuberverhalten. Die Truppmitglieder sind wie in einem „Schiffskonvoy“ sicherer, da mehr Augen und Ohren Feinde früher entdecken und Angriffe gegen eine Gruppe schwieriger zu führen sind als gegen Einzelgänger. 2. Treiber-Theorie. Die Truppmitglieder stöbern wie Treiber bei der Jagd Insekten durch ihre Aktivität auf und treiben sie damit anderen Truppmitgliedern zu. 3. Die Effektivität der Nahrungssuche wird durch Auffinden guter Nahrungsgebiete erhöht. Vögel bilden in seltenen Fällen ebenfalls Trupps, um gemeinsam wie eine „Räuberbande“ in das Territorium eines Besitzers einzudringen, der ein einzelnes Individuum vertreiben könnte, jedoch nicht den ganzen Trupp.

Zahlreiche Arten neotropischer Waldvögel schließen sich zu gemischten Trupps zusammen, wobei folgende Vergesellschaftungen charakteristisch sind:

1. Trupps fruchtfressender Tangare und Zuckervögel bewegen sich in Panama im Baumkronenbereich und sind vorwiegend aus folgenden Arten zusammengesetzt (MOYNIHAN 1962c): *Tangara inor-*



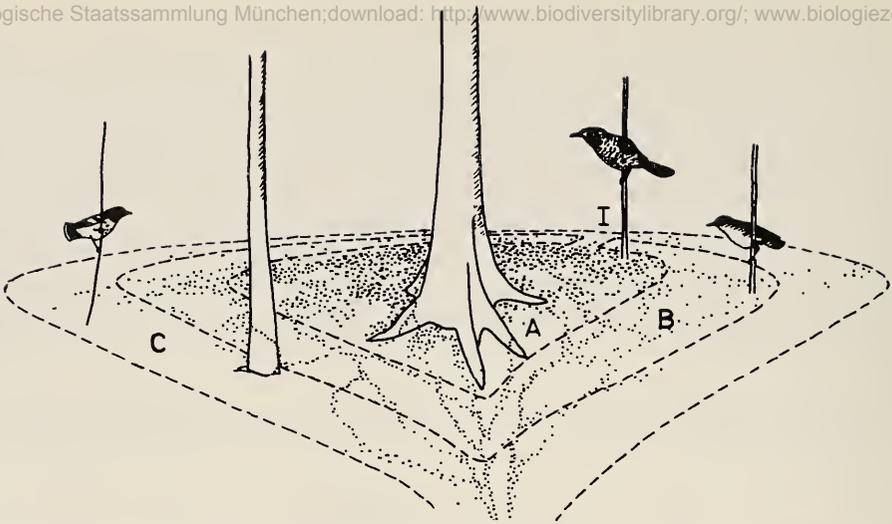
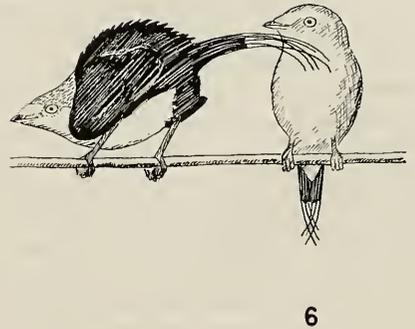
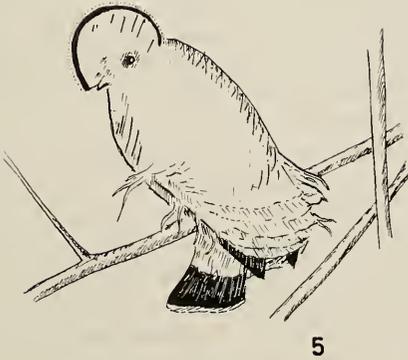
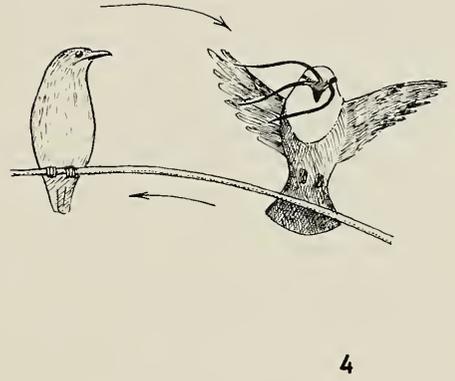
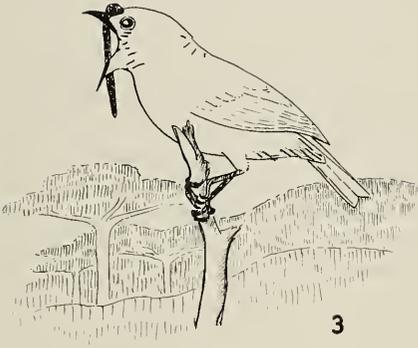
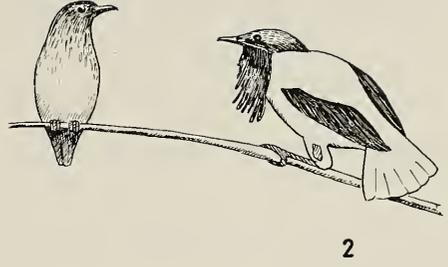


Abb. 10: Nahrungszonen von Ameisenvögeln (Formicariidae) über einem Heerzug von Wanderameisen im neotropischen Regenwald. Nischentrennung durch Dominanzverhalten innerhalb einer einzelnen Kategorie von Ameisenfolgern, hier der drei klammernden Arten des zentralen Panama. Ähnliches gilt auch für die Boden- und Kletterer-Kategorien unter Ameisenfolgern. Die für die Erbeutung aufgescheuchter Insekten günstigste Zone A über dem Zentrum und der Front des Ameisenzugs wird vom mittelgroßen *Phaenostictus mcleannani* besetzt, der eindringende Individuen des etwas kleineren *Gymnophytus bicolor* der ungünstigeren Zone B vertreibt; diese Art vertreibt eindringende Individuen des kleinen *Hylophylax naeviooides* der sehr ungünstigen Zone C. Gelegentliche Infiltration rangtieferer Vögel in günstigere Nahrungszonen ist möglich durch schmale Korridore (I) hinter dominanten Vögeln. Nach WILLIS & ONIKI (1978).

Bis über 30 Individuen verschiedener, regional wechselnder Vogelarten finden sich an einem großen Ameisenzug ein, u. zw. 12–13 Vogelarten in Oberamazonien (Maximum von 10 Arten an einem einzelnen Ameisenzug), 9 Arten in Zentralamazonien und 8 Arten in Unteramazonien. Dabei behaupten die Individuen oder das Individuum einer großen Art oder mehrerer Arten die nahrungsreiche innere A-Zone über einem Ameisenzug, einer mittelgroßen Art oder mehrerer Arten die umgebende B-Zone und einer kleinen Art oder mehrerer Vogelarten die äußere C-Zone (Abb. 10). Nach dem Sitzmodus werden bei Ameisenfolgern unterschieden Sitzer, Klammerer, Kletterer, Läufer und Hüpfen. Profes-

Abb. 11: Balz der Männchen einiger Schmuckvögel (Cotingidae, 1–5) und eines Schnurrvogels (Pipridae, 6). 1 – Kapuzinenvogel (*Perissocephalus tricolor*) „muht“; der Körper des zimtbraunen und krähengroßen Vogels ist aufgerichtet, die Beine gestreckt, die orangenen Unterschwanzdecken leuchten neben dem schwarzen Schwanz (nach D. SNOW 1976 b). 2 – Bärtiger Glockenvogel (*Procnias averano*), Pärchen kurz vor der Kopula. Das Körpergefieder des gut drosselgroßen Vogels ist beim Männchen weiß, Flügel schwarz, Kopf braun; die schwarzen Hautlappen der Kehle bilden einen dichten „Bart“ (nach D. SNOW 1976 b). 3 – Weißer Glockenvogel (*Procnias alba*) auf dem trockenen Ast eines Überhählers rufend; der lange zapfenförmige Hautlappen hängt über den Schnabel (nach einer Zeichnung von M. KLEINBAUM in DE SCHAUENSEE & PHELPS 1978). 4 – Hämmerling (*Procnias tricarunculata*); das Männchen mit kastanienbraunem Körper, weißem Vorderteil und drei schwarzen weichen Hautzapfen an der Schnabelbasis wechselt den Platz mit dem Weibchen auf dem Balzast, indem es über dieses hinwegfliegt, während das Weibchen zum äußeren Teil des Astes hüpfen (nach B. SNOW 1977). 5 – Felsenhahn (*Rupicola rupicola*); das lebhaft orangefarbene, krähengroße Männchen aufgebaumt im Unterholz nach längerer Bodenbalz (nach GILLIARD 1962). 6 – Fadenpipra (*Pipra filicauda*), etwa 11 cm lang. Das Männchen „kraut“ dem Partner mit dem fadenförmig verlängerten Schwanzfedern durch Aufrichten des Hinterkörpers und ruckartige Horizontalbewegungen Kinn und Kehle (nach SCHWARTZ & SNOW 1979).



sionelle Ameisenfolger unter den Vögeln sind unterschiedlich territorial: a) sie verlassen ihr Territorium nicht (z. B. *Hylophylax naevioides*) und folgen Ameisenzügen nur innerhalb des eigenen Gebietes oder b) sie verlassen ihr Territorium (wo sie nisten, schlafen und über arteigene Individuen dominieren) zur Nahrungssuche über Ameisenzügen, die bis zu mehreren hundert Metern von ihrem eigenen Territorium schwärmen und sind dort den konspezifischen Eignern der jeweiligen Territorien untergeordnet.

### Arena-Balz

Voraussetzungen für die Evolution von Arena-Systemen bei Vögeln (wobei Männchen entweder einzeln in Hörweite oder auf gemeinsamen Balzplätzen „werben“) sind eine ausreichende, verlässliche Nahrungsquelle wie z. B. Früchte und Nektar, die es dem Weibchen ermöglichen, die Bebrütung der Eier und Aufzucht der Jungen allein durchzuführen und den emanzipierten Männchen erlaubt, den größten Teil des Tages (bis zu 90%) in ihrer Balzarena zu verbringen (SNOW 1962 b, 1963). Jedoch entsteht ein Arena-System unter dieser Voraussetzung auch nur bei kleiner Ei- und Jungenzahl (bedingt z. B. durch den Nesttyp) oder durch einen anderen Faktor, der die mögliche Hilfe des Männchens limitiert, denn zahlreiche vorwiegend fruchtfressende Arten der Tropen haben keine Arena-Systeme entwickelt wie z. B. die große Gruppe der Tangare (Thraupidae) mit starken Nestern (WILLIS 1979 b).

Das Fehlen von Arenavögeln in Afrika ist wahrscheinlich dadurch bedingt, daß es wegen der relativen Armut der afrikanischen Flora (insbesondere an Lauraceae und Palmaceae) im Vergleich mit derjenigen Südamerikas und Australasiens in Afrika nur sehr wenige spezialisierte Fruchtfresser gibt (SNOW 1980 b).

Bei zahlreichen Arten der Kolibris (Trochilidae), Paradiesvögel (Paradisaeidae), Schmuckvögel (Cotingidae) und Schnurrvögel (Pipridae) waren die Voraussetzungen für die Evolution von Arena-Systemen gegeben. Unter Kolibris ist Arena-Verhalten besonders ausgeprägt entwickelt bei den *Phaethornis*-Arten (B. SNOW 1973 a, b; D. & B. SNOW 1973; STILES & WOLF 1979), deren Männchen und Weibchen im Gegensatz zu anderen Arenavögeln recht unauffällig gefärbt sind. Arena-Verhalten entsteht bei Kolibris entweder wenn diese – wie im Falle der *Phaethornis*-Arten – erreichbare Blüten im Gebiet dominierender Kolibri-Arten kontrollieren oder wenn ausreichende Nektarquellen im Habitat fehlen. Das andere Extrem ist ein Sozialsystem, unter dem jedes Männchen sein eigenes großes Territorium mit reichen Nektarblüten als Nahrungsquelle besitzt.

Unter den Schmuckvögeln (Cotingidae), die Arena-Verhalten zeigen (SKUTCH 1969, B. SNOW 1970, 1972, 1973 c, 1977, D. SNOW 1982; siehe Abb. 11), beobachten wir eine zunehmend komplexe Differenzierung von nur akustischer Markierung durch die Männchen ohne auffällige Gefiederdifferenzierung im Vergleich zu den Weibchen (*Lipangus*, *Perissocephalus*) über das Stadium einer Kombination von auffälligen Gefiedermerkmalen mit lauten Rufen (*Procnias*, *Cephalopterus*) bis zu dem besonders auffälligen Sexualdimorphismus der Arten von *Rupicola*, *Xipholena*, *Carpodectes* und *Cotinga*, deren Männchen nur durch auffälliges Gefieder auf sich aufmerksam machen und (fast) schweigsam sind. Es bleibt offen, ob diese Reihe historisch zu interpretieren ist, d. h. ob die Arena-Organisation bei *Lipangus* noch relativ jung ist (sich erst kürzlich entwickelt hat) gegenüber der Arenabalz bei den zuletzt genannten Gruppen (B. SNOW 1972) oder zumindest die Stationen widerspiegelt, die die Entwicklung komplizierten Arena-Verhaltens bei Schmuckvögeln durchlaufen hat.

Kein Schnurrvogel (Pipridae) führt eine Dauerehe. Auch bei dieser Familie gibt es Arten, deren Männchen einzeln verteilt in Hörweite voneinander ihren Platz akustisch markieren (*Neopelma*, *Tyrannetes*) und solche, bei denen mehrere Männchen Balzplätze nahe beieinander besetzen (*Manacus*, *Pipra*). Die Männchen der *Chiroxiphia*-Arten vollführen komplizierte Gemeinschaftstänze unter der „Leitung“ eines dominierenden alten Tieres. Erste vergleichende Übersichten der Balz der Schnurrvogel-arten brachten SICK (1959 b, 1967) und SNOW (1963). Neuere Untersuchungen über einzelne Schnurrvogel-Arten behandeln die Balz von *Machaeopterus deliciosus* (früher in der monotypischen Gattung *Allocotopterus* abgetrennt) in West-Kolumbien, deren Männchen mit aufgestellten Flügeln und den

merkwürdig vergrößerten und versteiften Schäften der Armschwingen einen insektenähnlichen Schwirrtan erzeugen (WILLIS 1966 b). Mit umfangreichen quantitativen Untersuchungen über die Balz von *Pipra erythrocephala* und *Manacus manacus* haben SNOW (1962 a, b) und LILL (1974, 1975, 1976) das Verständnis der Biologie dieser Arten gefördert. Das Arena-Verhalten von *Pipra cornuta*, einer im Bergland von Süd-Venezuela verbreiteten Art, ähnelt derjenigen von *Pipra erythrocephala*, *rubrocapilla* und *mentalis* (SNOW 1977 a). Während der Balz von *Pipra filicauda* „krault“ das Männchen dem ruhig dasitzenden Weibchen mit dem nur bei dieser Art filamentartig verlängerten Schwanzfedern unter ruckartigen horizontalen Schwenkbewegungen die Kehle oder das Kinn (SCHWARTZ & SNOW 1979; siehe Abb. 11)! Die Balz der vier *Chiroxiphia*-Arten besteht aus sehr ähnlichen Gemeinschaftstänzen und unterscheidet sich hauptsächlich durch die einleitenden Duettrufe der beteiligten Männchen (SNOW 1977 b, FOSTER 1977, 1981).

### Co-Evolution von Vögeln mit anderen Organismen

Enge Evolutionsbeziehungen bestehen zwischen fruchtfressenden Vögeln und den Früchten, die sie verzehren, sowie zwischen nektarsuchenden Vögeln und den Blüten, die sie besuchen (SNOW 1980 b). Bäume der Familien Lauraceae, Palmae und Burseraceae bieten so spezialisierten Fruchtfressern wie Kotingas und Tukanen sehr nährstoffreiche Früchte an, deren Kerne von den Vögeln als „Gegenleistung“ verbreitet werden. Für generelle Fruchtfresser bieten die Arten verschiedener Pflanzenfamilien, insbesondere Melastomataceae und Rubiaceae, kleine sukkulente Früchte an, die aber hauptsächlich Zucker und wenig Fett und Protein enthalten. Die Periode der Fruchtreife verschiedener Pflanzenarten in einer Verwandtschaftsgruppe ist häufig mit nur geringer Überlappung über das Jahr verteilt und mag ein Ausdruck der Konkurrenz um die Dienstleistung der Vögel (Ausbreitungstätigkeit) sein.

Die Beziehungen zwischen Kolibris und den Blüten, die sie besuchen, werden gegenwärtig intensiv untersucht (SNOW & SNOW 1980, B. SNOW 1981). Dabei ergab sich eine grundsätzliche Unterscheidung zwischen territorialen und nicht-territorialen Kolibriarten. Die letzteren sind entweder groß und haben lange bzw. gekrümmte Schäbel, die parallel zu den tiefen, nektarreichen Blüten gewisser Pflanzenarten entstanden sind (high-reward trapliners), oder die Kolibri-Arten sind klein mit kürzerem Schnabel und besuchen verstreut auftretende, wenig spezialisierte Blüten (low-reward trapliners). Territoriale Kolibris kontrollieren gehäuft auftretende Blüten als verlässliche Nahrungsquelle. Eine vierte Kategorie sind „Territorium-Parasiten“ – entweder große Kolibris mit mittellangen Schnäbeln, die ohne „Rücksicht“ auf kleinere Territorium-Inhaber die von diesen kontrollierten Blüten befliegen, oder sehr kleine, kurzschnäbelige Arten, die in wenig genutzten Teilen der Territorien anderer Arten „unbemerkt“ oder „geduldet“ ihre Nahrung suchen. In den Anden sind als Kolibriblüten besonders wichtig diejenigen von 3 Pflanzenfamilien (Rubiaceae, Ericaceae, Bromeliaceae).

In den Tropen bestehen ebenfalls coadaptive Beziehungen zwischen Vögeln und stechenden oder beißenden Hymenopteren in der Art, daß einige Vögel ihre Nester in unmittelbarer Nähe von denen sozialer Wespen oder Bienen anbringen. Im tropischen Amerika tun dies ziemlich regelmäßig einige Stärlinge (Icteridae) und Tyrannen-Fliegenschnäpper (Tyrannidae; einschließlich *Pachyrhamphus polychopterus*, der früher zu den Cotingidae gestellt wurde); siehe HAVERSCHMIDT (1957) und SMITH (1980). Obwohl die Vögel die Wespen aufsuchen und nicht umgekehrt, entstehen durch ihre Beziehungen für beide Partner Vorteile: Die Vögel erfahren Schutz gegen verschiedene Nesträuber und parasitäre Fliegen, die Vogelnestlinge angreifen; die Wespen andererseits werden geschützt gegen Vögel und Säuger, die sich darauf spezialisiert haben, Bienen- und Wespenlarven zu fressen. Optische und olfaktorische Anpassungen erleichtern die Gewöhnung der Insekten an ihre Vogelnachbarn: alle Vogelarten, die regelmäßig mit Hymenopteren zusammenleben, haben einen eigentümlich muffigen Geruch, der ihren nahen Verwandten, die nicht die Nähe von Wespen oder Bienen suchen, fehlt.

Einige Wespen (Gattung *Prion*) bauen ihre Nestzellen ziemlich regelmäßig in die benutzten Nester gewisser Vögel, was ONIKI (1970) für 8 von 13 Nester des Kolibris *Phaethornis ruber* erstmalig beschrieb. Die recht ähnlichen Nester anderer Kolibris mit ähnlicher Brutzeit in demselben Untersuchungsgebiet nahe der Amazonasmündung enthielten keine Wespenzellen.

Die Datenbasis zu diesem Thema ist sehr begrenzt und gesicherte allgemeine Aussagen für neotropische Vögel sind noch nicht möglich. Zwei Blüteperioden während der Trockenzeit (März–April) und zu Beginn der Regenzeit (Juni–August) bestimmen im Regenwald des karibischen Tieflandes von Costa Rica den Jahreszyklus der Kolibris, die während der ersten Blütezeit brüten und während der zweiten mausern (STILES 1980). Gegen Ende des Jahres (November–Januar) nehmen die Zahl der Blüten im Gebiet und das Gewicht und die Fettreserven der Kolibris rasch ab und einige Arten verlassen auf der Suche nach einer ausreichenden Nahrungsbasis das nähere Nistgebiet. Kleine Fliegen und Spinnen, von denen die Kolibris als zweiter Nahrungsquelle ebenfalls abhängen, durchlaufen in diesen Gebieten einen ähnlichen Häufigkeitszyklus wie die Blüten. Unter dem etwas trockneren Klima von Nord-Trinidad brüten Kolibris von November bis Juli und mausern von Juli bis November (SNOW & SNOW 1964), so daß keine Aktivitätspause wie in Costa Rica eintritt. Im karibischen Costa Rica ist eine Trennung von Brut und nachfolgender Mauser typisch für die meisten Arten außer *Phaethornis superciliosus* und wahrscheinlich *P. longuemareus*, bei denen Mauserperiode und Brutzeit der Einzelindividuen unterschiedlich überlappen.

In Trinidad stellen die Monate April–Juni für Vögel den Höhepunkt der Brutsaison dar, während die Mauserperiode vorwiegend die Monate Juli–Oktober umfaßt, jedoch brüten und mausern einige Arten das ganze Jahr hindurch ohne bestimmten Jahreszyklus (was aber nicht für die einzelnen Individuen dieser Arten zu gelten braucht).

In einer regionalen Übersicht untersuchte SNOW (1976 a) die Jahreszyklen der Schmuckvögel (Cotingidae) in der gesamten Neotropischen Region in ihren Beziehungen zum Klima und stellte fest, daß Mauser und Brut jeweils zur nahrungsreichsten Zeit stattfinden. Während jedoch die Mauser eine ziemlich feste Dauer hat, variiert die Länge der Brutzeit bei verschiedenen Arten erheblich. Beim Morgenammer (*Zonotrichia capensis*) wurden in Äquatornähe (Kolumbien) bimodale jährliche Brutzyklen und solche mit Haupt- und Nebenzyklus (Küste von Peru) festgestellt, denen jeweils ein Mauserzyklus folgt (KING 1976). Die zeitliche Koordination der Individuen einer Population ist beim Beginn der postnuptialen Vollmauser größer als beim Beginn der Brutphase, was auf eine gewisse Unabhängigkeit beider Zyklen voneinander hindeutet. Eine circunnuale Mauserperiodik mag die Individuen lokaler Populationen auch bei anderen Arten neotropischer Vögel koordinieren (in „Gleichschritt“ bringen), nachdem die Phasengleichheit während der vorhergegangenen, recht langen Brutzeit mehr oder weniger verloren gegangen ist (KING 1976, SNOW & SNOW 1964). Die Umweltkontrolle der Mauser und nicht der Brutzeit mag für die Korrelation des gesamten Jahreszyklus tropischer Vögel mit den Jahreszeiten wichtig sein. Einzelheiten über eine solche Regulation der Mauser sind bisher jedoch nicht bekannt, da Untersuchungen der Organisation von Jahreszyklen in weiten Teilen der tropischen Tiefländer, insbesondere in Amazonien, fehlen.

Experimentelle Untersuchungen an mehreren neotropischen Tangaren und Finken im Vergleich zu arktischen Finken haben keine Unterschiede ihrer circadianen Aktivitäts-Systeme aufgezeigt (KIENZLE & ERKERT 1980). Anscheinend sind demnach zumindest bei lichtaktiven Vögeln im Laufe der Evolution keine besonderen Anpassungen des circadianen Aktivitäts-Systems an die spezifischen Zeitgeberbedingungen im Verbreitungsgebiet erfolgt.

### Wanderungen

Im Gegensatz zur Situation in Afrika ist über den Vogelzug in Südamerika bisher wenig bekannt. Die zusammenfassende Darstellung von SICK (1968 a, siehe auch H.-W. KOEPECKE, 1963) vermittelt eine erste Übersicht. Periodische Vertikalwanderungen in den Gebirgen der Anden und von Südost-Brasilien sind von mehreren Arten bekannt, ebenso von Arten des südlichen Südamerika, die im Winter den Anden nordwärts folgen. Der Zug von Vögeln Patagoniens, die dem südlichen Winter nordwärts ausweichen, erlischt schon zumeist in den subtropischen Breiten von Nord-Argentinien und Süd-Brasilien.

en. Einige brasilianische Tyrannen-Fliegenschnapper (z. B. *Muscivora tyrannus*, *Pyrocephalus rubinus*), Schwalben (*Phaeoprogne tapera*, *Notiochelidon cyanoleuca*, *Progne chalybea*) und Finken (*Sporophila lineola*, siehe SCHWARTZ 1975) verlassen jedoch ihre Brutgebiete in Brasilien nach der Brutzeit und ziehen über Amazonien hinweg ins nördliche Südamerika, wo sie mit konspezifischen Standvogel-Populationen temporär sympatrisch leben. In einigen Trockengebieten entlang der Westküste Südamerikas (Ecuador, Peru) verlassen mehrere Arten die Umgebung des Brutgebietes zur Trockenzeit, in das sie mit den ersten Regenfällen wieder zurückkehren. Hochwasserbedingte, jahresperiodische Wanderungen von Enten, Störchen, Reiher, Seeschwalben, Limikolen und Tauchern gibt es im Amazonas- und Orinoko-Gebiet sowie im Pantanal des Mato Grosso und wahrscheinlich in anderen Gebieten des tropischen Südamerika. In den Einzelheiten bisher ungeklärt sind die invasionsartigen Wanderungen der Ohrflecktaube (*Zenaida auriculata*) in Nordost-Brasilien.

In den letzten Jahren wurde in zahlreichen Gebieten begonnen, Daten über nordamerikanische Zugvögel in Mittel- und Südamerika gezielt zu sammeln, insbesondere im Hinblick auf die komplexen Beziehungen der nördlichen Zugvögel mit den tropischen Arten im Überwinterungsgebiet (KEAST & MORTON 1980; siehe auch KÖSTER 1982). Die meisten nordamerikanischen Zugvögel überwintern im schmalen Isthmus von Mittelamerika und auf Kuba, Hispaniola und den Bahamas. Nur ein verhältnismäßig kleiner Teil zieht weiter nach Südamerika, wo Zugvögel z. B. im westlichen Amazonien nur 5–7% aller Arten (Brut- und Zugvögel) ausmachen. Nordamerikanische Zugvögel sind integraler Bestandteil verschiedener tropischer Vogelgemeinschaften, wo viele Arten mehr Zeit des Jahres verbringen als in ihrer nordischen Brutheimat und überreiche bzw. sporadische Ressourcen ausbeuten (KARR 1976). Viele Zugvögel mögen nicht als Besucher, sondern richtiger als tropische Arten anzusehen sein, die jährlich ihre tropische Heimat verlassen, um in den Gemäßigten Breiten zu brüten. Zugvögel im Überwinterungsgebiet sind nicht auf mittlere Bergregionen und die Vegetation gestörter Habitats beschränkt (wie früher vielfach angenommen wurde), wo sie jedoch häufig sind. Verschiedenartige Waldhabitats beherbergen wahrscheinlich mehr Zugvögel als andere Habitats. Manche Arten wählen im tropischen Amerika ähnliche Habitats und Methoden der Nahrungssuche wie im Brutgebiet, andere Arten besetzen unterschiedliche Habitats und wenden in beiden Gebieten unterschiedliche Methoden der Nahrungssuche an. Durch den jährlichen Zuzug nordischer Überwinterer werden die neotropischen Vogelgemeinschaften noch komplexer und müssen in Zukunft auch in dieser Hinsicht im Detail untersucht werden. Dabei ist in vielen Fällen zu befürchten, daß im Zusammenhang mit der regionalen Umweltverwüstung in Mittel- und Südamerika nicht nur tropischen Arten der Lebensraum, sondern Zugvögeln das Überwinterungshabitat zunehmend genommen wird.

## Schlußwort und Hinweise auf offene Fragenkomplexe

Diese Zusammenfassung einiger Ergebnisse moderner ornithologischer Forschung im tropischen Amerika hat gezeigt, daß auf traditionellen Gebieten wie Systematik und Ornithogeographie intensiv gearbeitet wird und daß durch detaillierte ökologische und ethologische Untersuchungen im Gelände neue Fragestellungen in den Vordergrund treten. Ornithologen tragen mit Daten aus Südamerika auch zu den Diskussionen bei, die gegenwärtig über verschiedene Problemkreise von allgemein biologischer Bedeutung geführt werden: z. B. über Aspekte der Vikarianz- und Dispersions-Biogeographie; Probleme der Artentstehung in den Tropen; die Trennung von ökologischen und historischen (geologischen) Faktoren des tropischen Artenreichtums; über die Gesetzmäßigkeiten des Umfangs und der Zusammensetzung von Tiergemeinschaften unterschiedlicher tropischer Habitats; über soziobiologische Verhaltensweisen sowie über die Populationsdynamik von tropischen Tierarten.

Einige offene ornithologische Fragenkomplexe seien abschließend hervorgehoben:

1. Die Erhaltung parapatrischer Kontaktzonen zwischen neotropischen Vogelarten, deren Areale in ökologisch mehr oder weniger einheitlichem Milieu einander zwar berühren, aber nicht oder kaum überlappen. Offene Fragen betreffen in diesen Fällen die Mechanismen, durch die die betreffenden

©Vertreter voneinander getrennt werden, d. h. Einzelheiten des Konkurrenzverhaltens sowie der historischen oder ökologischen Faktoren, die die geographische Lage dieser Kontaktzonen bestimmen und ein Transgredieren der Areale verhindern. Im Falle regionaler Sympatrie wäre die Einhaltung interspezifischer Territorialität der Partner denkmöglich.

2. Die Häufigkeit von Superspezies in der Avifauna des tropischen Amerika bzw. das Verhältnis von biologischen (taxonomischen) zu zoogeographischen Arten in der Neotropischen Region. Die Erstellung ornithogeographischer Atlanten wäre in dieser Hinsicht besonders instruktiv.
3. Die Bedeutung zwischenartlicher Konkurrenz für die Entstehung von Verbreitungsmustern und für die Zusammensetzung lokaler Vogelmenschen des tropischen Südamerika.
4. Die Höhe der jährlichen Mortalität von Nestern und Adulten bzw. die Rolle der Räuber in unberührten Tropenwäldern als Schlüsselfaktor für ein Verständnis der Populationsdynamik tropischer Vogelarten.
5. Faktoren, die den Jahreszyklus amazonischer Waldvögel (Individuen und ganzer Populationen) bestimmen.
6. Gesetzmäßigkeiten der Einpassung von nordischen Zugvögeln in die tropischen Vogelmenschen, in denen sie vielfach längere Zeit des Jahres verbringen als in ihrer eigenen Brutheimat.
7. Die Fossilgeschichte tropisch-amerikanischer Vögel ist weitgehend unbekannt. Daten über pleistozäne Avifaunen nahe der pazifischen Küste von Ekuador und Peru hat CAMPBELL (1976, 1979) bekannt gegeben. Es ist zu hoffen, daß zukünftig auch Fossilfundpunkte im amazonischen Tiefland angetroffen und bearbeitet werden.

Im Hinblick auf die rasche Vernichtung tropischer Wälder erscheint es fraglich, ob eine vollständige Erfassung der Faunen Südamerikas und eine Klärung der zahlreichen offenen Fragen möglich sein werden. Durch die Einrichtung von Nationalparks als Naturreservate mag ein Teil der großartigen tropischen Lebewelt erhalten bleiben; aber die Zeit ist nur noch kurz, um Erkenntnisse an solchen Faunen zu gewinnen, die intakt sind und relativ unberührte Tropenwälder bewohnen.

## Literatur

- AB'SABER, A. N. 1982: The paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazonia. – In G. T. PRANCE (ed.) *Biological Diversification in the Tropics*, pp. 41 – 59. Columbia Univ. Press, New York.
- ALDERTON, C. C. 1963: The breeding behavior of the Blue-black Grassquit. – *Condor* 65: 154–162
- AMADON, D. 1973: Birds of the Congo and Amazon forests: A comparison (p. 267–277). – In: MEGGERS, B. J. et al. (eds.): *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- AMES, P. L. 1971: The morphology of the syrinx in passerine birds. – *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.* 37, 194 p.
- AMES, P. L., M. A. HEIMERDINGER & S. L. WARTER 1968: The anatomy and systematic position of the antpipits *Conopophaga* and *Corythopis*. – *Postilla (Peabody Mus. Nat. Hist.)* 114, 32 p.
- BEEBE, W., G. I. HARTLEY & P. G. HOWES 1917: *Tropical Wildlife in British Guayana*. – New York Zool. Soc., New York City.
- BLAKE, E. R. 1977: *Manual of Neotropical Birds*, vol. 1, Spheniscidae (Penguins) to Laridae (Gulls and Allies). Univ. of Chicago Press, Chicago and London.
- BOCK, W. J. & J. FARRAND, Jr. 1980: The number of species and genera of Recent birds: A contribution to comparative systematics. – *Amer. Mus. Novitates* 2703, 29 p.
- BORRERO, J. I. 1972: Historia natural de la Garza del Ganado, *Bubulcus ibis*, en Colombia. – *Cespedesia (Cali, Colombia)* 1 (4): 387–479
- — 1975: Notas sobre el comportamiento reproductivo del colibri *Amazilia tzacatl*. – *Ardeola* 21: 933–943
- BOSWALL, J. & W. P. FREEMAN 1974: A discography of bird sound from the Neotropical Region. – *Bull. Brit. Orn. Club* 94: 73–76
- — & R. KETTLE 1980: Additions to a discography of bird sound from the Neotropical Region. – *Bull. Brit. Orn. Club* 100: 235–239

- BOURNE, G. R. 1975: The Red-billed Toucan in Guayana. – The Living Bird, 13th Annual (1974): 99–126
- BROSSET, A. 1964: Les oiseaux de Pacaritambo (ouest de l'Écuador). – L'Oiseau et R. F. O. 34: 1–24, 112–135
- BROWN, J. L. 1978: Avian communal breeding systems. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 9: 123–155
- BROWN, J. L., E. R. BROWN, S. D. BROWN & D. D. DOW 1982: Helpers: effects of experimental removal on reproductive success. – Science 215: 421–422
- BURTON, P. J. K. 1977: Feeding behavior in the Paradise Jacamar and the Swallow-Wing. – The Living Bird, 15th Annual (1976): 223–238
- BUSKIRK, W. H. 1976: Social systems in a tropical forest avifauna. – American Naturalist 110: 293–305
- BUSKIRK, W. H., G. V. N. POWELL, J. F. WITTENBERGER, R. E. BUSKIRK & T. U. POWELL 1972: Interspecific bird flocks in tropical highland Panama. – Auk 89: 612–624
- BUTLER, T. Y. 1979: The Birds of Ecuador and the Galapagos Archipelago. A Checklist. – Lincoln Press, Inc., Sanford, Maine.
- CAMPBELL, K. E., Jr. 1976: The late Pleistocene avifauna of La Carolina, southwestern Ecuador. – Smiths. Contr. Paleobiol. 27: 155–168
- — 1979: The non-passerine Pleistocene avifauna of the Talara tar seeps, northwestern Peru. – Life Sci. Cont., Royal Ontario Mus., 118, 203 p.
- CARPENTER, F. L. 1976: Ecology and evolution of an Andean hummingbird (*Oreotrochilus estella*). – Univ. Calif. Publ. Zool. 106, 74 p.
- CHAPMAN, F. M. 1917: The distribution of bird-life in Colombia: a contribution to a biological survey of South America. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 36, 729 p.
- — 1926: The distribution of bird-life in Ecuador, a contribution to the study of the origin of Andean bird life. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 55, 784 p.
- — 1929: My Tropical Air Castle. Appleton & Co., New York.
- — 1938: Life in an Air Castle. Appleton & Co., New York.
- COFFEY, B. B., Jr. & L. C. COFFEY 1981. Bird songs and calls from southeast Peru; (cassette). Memphis, Tennessee.
- COLLINS, C. T. 1968: The comparative biology of two species of swifts in Trinidad, West Indies. – Bull. Florida State Mus. Biol. Sci. 2 (5): 257–320
- COOK, R. E. 1974: Origin of the highland avifauna of southern Venezuela. – Syst. Zool. 23: 257–264
- COOPE, G. R. 1979: Late Cenozoic fossil Coleoptera: evolution, biogeography, and ecology. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 247–267
- CRACRAFT, J. 1973: Continental drift, paleoclimatology, and the evolution and biogeography of birds. – J. Zool. 169: 455–545
- CROIZAT, L. 1958: Panbiogeography. Vol. 1, The New World. Published by the author. Caracas, Venezuela.
- — 1976: Biogeografía analítica y sintética («Panbiogeografía») de las Américas. – Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, vols. 15–16. Caracas, Venezuela.
- CUELLO, J. & E. GERZENSTEIN 1962: Las Aves del Uruguay. Lista sistemática, distribución y notas. – Comun. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo, 6 (93), 191 p.
- DAVIS, J. 1971: Breeding and molt schedules of the Rufous-collared Sparrow in coastal Perú. – Condor 73: 127–146
- DAVIS, L. I. 1972: A Field Guide to the Birds of Mexico and Central America. – Univ. Texas Press, Austin & London.
- DELACOUR, J. & D. AMADON 1973: Curassows and Related Birds. – Amer. Mus. Nat. Hist., New York.
- DE SCHAUENSEE, R. M. 1948–1952: The birds of the Republic of Colombia. *Caldasia* 5: 251–1214
- — 1964: The Birds of Colombia. – Livingston Publ. Co., Narberth, Pennsylvania.
- — 1966: The Species of Birds of South America and Their Distribution. Livingston Publ. Co., Narberth, Pennsylvania.
- — 1970: A Guide to the Birds of South America. Livingston Publ. Co., Narberth, Pennsylvania.
- — & W. H. PHELPS, Jr. 1978: A Guide to the Birds of Venezuela. Princeton Univ. Press, Princeton.
- DEVILLERS, P. 1977: Observations at a breeding colony of *Larus (belcheri) atlanticus*. *Gerfaut* 67: 22–43
- DIAMOND, J. M. 1981: Mixed-species foraging groups. – Nature 292: 408–409
- DONOHUE, P., T. PARKER & B. SORRIE (MS): Birds of the Tambopata Nature Reserve, Puerto Maldonado, Madre de Diós, Perú.
- DORST, J. 1967: Considérations zoogéographiques et écologiques sur les oiseaux des hautes Andes, p. 471–504. – In: C. D. DEBOUTTEVILLE & E. RAPOPORT (eds.) Biologie de l'Amérique Austral, vol. 3, Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.

- © DRURY, W. H., Jr. 1962: Breeding activities, especially nest building, of the Yellowtail (*Ostinops decumanus*) in Trinidad, West Indies. – *Zoologica* (New York) 47: 39–58
- DUNNING, J. S. 1970: Portraits of Tropical Birds. – Livingston Publ. Co., Wynnewood, Pennsylvania.
- — 1982: South American Land Birds: A Photographic Guide to Identification.
- EDMONDS, G. F., Jr. 1981: Discussion, p. 287–297. – In: NELSON, G. & D. E. ROSEN (eds.) Vicariance Biogeography. A Critique. – Columbia Univ. Press, New York.
- EDWARDS, E. P. 1972: A Field Guide to the Birds of Mexico. – Sweet Briar, Virginia.
- EISENMANN, E. 1955. The Species of Middle American Birds. – *Trans. Linnaean Soc. New York* 7: 1–128
- ELEY, J. W. 1979: Systematics and zoogeography of lowland guans (*Penelope*) in South-America. – MS thesis, Louisiana State University, Baton Rouge.
- ENDLER, J. 1982: Pleistocene forest refuges: fact or fancy? – In G. T. PRANCE (ed.) Diversification in the Tropics, pp. 641–657. Columbia Univ. Press, New York.
- EPPLE, A., G. H. ORIANI, D. S. FARNER & R. A. LEWIS 1972: The photoperiodic testicular response of a tropical finch, *Zonotrichia capensis costaricensis*. – *Condor* 74: 1–4
- FEDUCCIA, J. A. 1970: Natural history of the avian families Dendrocolaptidae (Woodhewers) and Furnariidae (Ovenbirds). – *J. Graduate Res. Center* (South. Meth. Univ., Dallas) 38: 1–26
- — 1973: Evolutionary trends in the neotropical ovenbirds and woodhewers. – *Orn. Monogr.* 13, 69 p.
- — 1975: Morphology of the bony stapes (columella) in the Passeriformes and related groups: evolutionary implications. – *Univ. Kansas, Publ. Mus. Nat. Hist.* (Lawrence, Kansas) 63, 34 p.
- — 1980: The Age of Birds. – Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- FFRENCH, R. 1976: A Guide to the Birds of Trinidad and Tobago. – Valley Forge, Pennsylvania. Harwood Books.
- FITZPATRICK, J. W. 1973: Speciation in the genus *Ochthoeca* (Aves: Tyrannidae). – *Breviora* 402, 13 p.
- — 1976: Systematics and biogeography of the tyrannid genus *Todirostrum* and related genera (Aves). – *Bull. Mus. Comp. Zool.* 147: 435–463
- — 1980a: Foraging behavior of neotropical tyrant flycatchers. – *Condor* 82: 43–57
- — 1980b: Some aspects of speciation in South American flycatchers. – *Acta 17 Congr. Intern. Ornith.* (Berlin, 1978): 1273–1279
- FJELDSÅ, J. 1981 a: Comparative ecology of Peruvian grebes. A study in mechanisms for evolution of ecological isolation. – *Vid. Meddr. Dansk. Nat. Hist. Foren.* 143
- — 1981 b: Biological notes on the Giant Coot *Fulica gigantea*. – *Ibis* 123: 423–437
- — 1981 c: Biology and systematic relations of the Andean coot '*Fulica americana ardesiaca*'. – *Steenstrupia* 7
- — 1981 d: *Podiceps taczanowskii* (Aves, Podicipedidae), the endemic grebe of Lake Junín, Perú. A review. – *Steenstrupia* 7 (11): 237–259
- FORSHAW, J. M. 1973: Parrots of the World. – Melbourne.
- FOSTER, M. S. 1976: Nesting biology of the Long-tailed Manakin. – *Wilson Bull.* 88: 400–420
- — 1977: Odd couples in manakins: a study of social organization and cooperative breeding in *Chiroxiphia linearis*. – *Amer. Naturalist* 111: 845–853
- — 1978: Total frugivory in tropical passerines: a reappraisal. – *Tropical Ecology* 19: 131–154
- — 1981: Cooperative behavior and social organization of the Swallow-tailed Manakin (*Chiroxiphia caudata*). – *Behavioral Ecology and Sociobiology* 9: 167–177
- FOWLER, J. M. & J. B. COPE 1964: Notes on the Harpy Eagle in British Guayana. – *Auk* 81: 257–273
- FRAGA, R. M. 1979: Helpers at the nest in passerines from Buenos Aires, Argentina. – *Auk* 96: 606–608
- — 1980: The breeding of Rufous Horneros (*Furnarius rufus*). – *Condor* 82: 58–68
- FRISCH, J. D. 1981: Aves Brasileiras – Birds of Brazil. – Mondadori, Verona.
- FRY, C. H. 1970: Convergence between jacamars and bee-eaters. – *Ibis* 112: 257–259
- — 1978: The evolutionary significance of co-operative breeding in birds. – In: Stonehouse, B. & C. PERRINS (eds.) *Evolutionary Biology*, p. 127–136. Macmillan Press, London.
- FUTUYAMA, D. J. & G. C. MAYER 1980: Non-allopatric speciation in animals. – *Syst. Zool.* 29: 254–271
- GILL, F. B., F. J. STOKES & C. C. STOKES 1974: Observations on the Horned Screamer. – *Wilson Bull.* 86: 43–50
- GILLIARD, E. T. 1962: On the breeding behavior of the Cock-of-the-Rock (Aves, *Rupicola rupicola*). – *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 124: 31–68
- GORE, M. E. J. & A. R. M. GEPP 1978: Las Aves del Uruguay. – Mosca Hnos, Montevideo.
- GRADWOHL, J. & R. GREENBERG 1980: The formation of antwren flocks on Barro Colorado Island, Panamá. – *Auk* 97: 385–395

- GRAVES, G. R. 1982: Speciation in the Carbonated Flower-Piercer (*Diglossa carbonaria*) complex of the Andes. – *Condor* 84: 1–14
- GREENBERG, R. 1982: Dissimilar bill shapes in New World versus Temperate Forest foliage-gleaning birds. – *Oecologia* (Berlin) 49: 143–147
- GROSS, A. O. 1958: Life history of the Bananaquit of Tobago Island. – *Wilson Bull.* 70: 257–279
- GULLEDGE, J. L. 1979: The library of natural sounds at the Laboratory of Ornithology, Cornell University. – *Recorded Sound* 74–75: 38–41
- HAEMIG, P. D. 1978: Aztec emperor Auitzotl and the Great-tailed Grackle. – *Biotropica* 10: 11–17
- — 1979: Secret of the Painted Jay. – *Biotropica* 11: 81–87
- HAFNER, J. 1967: Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. – *Amer. Mus. Novitates* 2294, 57 p.
- — 1969: Speciation in Amazonian forest birds. – *Science* 165: 131–137
- — 1970 a: Art-Entstehung bei einigen Waldvögeln Amazoniens. – *J. Orn.* 111: 285–331
- — 1970 b: Entstehung und Ausbreitung Nord-Andiner Bergvögel. – *Zool. Jahrbuch (Ökol. Syst.)* 97: 301–337
- — 1974: Avian speciation in tropical South America with a systematic survey of the toucans (Ramphastidae) and jacamars (Galbulidae). – *Publ. Nuttall Orn. Club* 14, 390 p.
- — 1975: Avifauna of northwestern Colombia, South America. – *Bonner Zool. Monogr.* 7, 182 p.
- — 1978: Distribution of Amazon forest birds. – *Bonner Zool. Beiträge* 29: 38–78
- — 1979: Quaternary biogeography of tropical lowland South America, p. 107–140. – In: W. E. DUELLMAN (ed.) *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal. Monogr. 7, Mus. Nat. Hist., Univ. of Kansas, Lawrence.*
- — 1983 a: Quaternary history of tropical America. – In: T. C. WHITMORE (ed.) *Biogeography and Quaternary History in Tropical America.* Clarendon Press, Oxford
- — 1983 b: Biogeography of neotropical birds. – In: T. C. WHITMORE (ed.) *Biogeography and Quaternary History in Tropical America.* Clarendon Press, Oxford.
- — & J. W. FITZPATRICK (MS): Geographical variation in some Amazon birds.
- HALL, B. P. & R. M. MOREAU 1970: An Atlas of Speciation in African Passerine Birds. – *Brit. Museum (Nat. Hist.), London.*
- HAMMEN, T. VANDER 1974: The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. – *J. Biogeogr.* 1: 3–26
- HANDFORD, P. 1980: Aspects of the annual cycle in highland populations of the Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*. – *Auk* 97: 400–403
- HANDTKE, K. & G. MAUERSBERGER 1977: Die Ausbreitung des Kuhreiher, *Bubulcus ibis* (L.). – *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 53, Suppl., Ann. Orn. 1: 1–78
- HARDY, J. W. 1969 a: A taxonomic revision of the New World jays. – *Condor* 71: 360–375
- — 1969 b: Habits and habitats of certain South American jays. – *Contr. in Science (Los Angeles County Mus.)* 165, 16 p.
- HARRINGTON, H. J. 1962: Paleogeographic development of South America. – *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.* 46: 1773–1814
- HAVERSCHMIDT, F. 1953: Notes on the life-history of the Black-crested Antshrike in Surinam. – *Wilson Bull.* 65: 242–251
- — 1955: List of the Birds of Surinam. – *Publ. Foundation for Scientific Research in Surinam and the Netherlands Antilles*, no. 13, 153 p., Utrecht.
- — 1957: Nachbarschaft von Vogelnestern und Wespennestern in Surinam. – *J. Orn.* 98: 389–396
- — 1961: Der Kuckuck *Tapera naevia* und seine Wirte in Surinam. – *J. Orn.* 102: 353–359
- — 1968: Birds of Surinam. – Oliver & Boyd, Edinburgh & London.
- — 1971: Notes on the Life history of the Rusty-margined Flycatcher in Surinam. – *Wilson Bull.* 83: 124–128
- — 1974: Notes on the life history of the Yellow-breasted Flycatcher in Surinam. – *Wilson Bull.* 86: 215–220
- HEIMERDINGER, M. A. & P. L. AMES 1967: Variation in the sternal notches of suboscine passeriform birds. – *Postilla (Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ.)*, no. 105, 44 p.
- HELLMAYR, C. E. 1906: Revision der Spix'schen Typen brasilianischer Vögel. – *Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Physik. Kl.* 22: 563–726
- HERMANN, H. & W. MEISE 1965: Untersuchungen zur Brutbiologie des Töpfervogels, *Furnarius rufus* (Gmelin), auf einer argentinischen Hacienda. – *Abhandl. Naturwiss. Ver. Hamburg N. F.* 10: 145
- HOWELL, T. R. 1957: Birds of a second-growth rain forest area of Nicaragua. – *Condor* 59: 73–111
- — 1969: Avian distribution in Central America. – *Auk* 86: 293–326

- JOHNSON, A. W. 1965, 1967, 1972: The Birds of Chile and adjacent Regions of Argentina, Bolivia and Peru, vol. 1: Pt & 2, Supplement. Platt Establ. Gráficos S. A., Buenos Aires.
- KARR, J. R. 1971: Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. – *Ecol. Monogr.* 41: 207–233
- — 1976: On the relative abundance of migrants from the north Temperate Zone in tropical habitats. – *Wilson Bull.* 88: 433–458
- — 1980: Geographical variation in the avifaunas of tropical forest undergrowth. – *Auk* 97: 283–298
- KARR, J. R. & F. C. JAMES 1975: Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities, p. 258–291. In: M. L. CODY & J. M. DIAMOND (ed.) *Ecology and Evolution of Communities*. – Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- KEAST, A. 1972a: Ecological opportunities and dominant families, as illustrated by the neotropical Tyrannidae (Aves). – *Evol. Biol.* 5: 229–277
- — 1972b: Faunal elements and evolutionary patterns: some comparisons between the continental avifaunas of Africa, South America, and Australia. – *Proc. 15th Int. Ornith. Congr. (The Hague 1970)*: 594–622
- — & E. S. MORTON (eds.) 1980: *Migrant Birds in the Neotropics: Ecology, Behavior, Distribution, and Conservation*. – Smiths. Inst. Press, Washington.
- KIENZLE, W. & H. G. ERKERT 1980: Die circadiane Aktivitätsperiodik neotropischer Vögel im Vergleich zu der arktischer Arten. – *Ökol. Vögel* 2: 93–126
- KING, J. R. 1972: Variation in the song of the Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*) in northwestern Argentina. – *Z. Tierpsych.* 30: 344–373
- — 1976: The annual cycle and its control in subequatorial Rufous-collared Sparrows. – *Proc. 16th Intern. Ornith. Congr. (Canberra 1974)*: 310–321
- KOEPCKE, H.-W. 1963: Probleme des Vogelzuges in Peru. – *Proc. 13th Int. Ornith. Congr.*, p. 396–414
- — 1973: Die Lebensformen. Grundlagen zu einer universell gültigen Theorie. Band 1 und 2. – Goecke & Evers, Krefeld.
- KOEPCKE, M. 1954: Corte ecológico transversal en los Andes del Perú central con especial consideración de las aves. Parte I. – *Mem. Mus. Hist. Nat. «Javier Prado»*, no. 3, 119 p.
- — 1963a: Anpassungen und geographische Isolation bei Vögeln der peruanischen Küstenlomas. – *Proc. 13th Int. Ornith. Congr.*, p. 1195–1213
- — 1963b: Zur Kenntnis einiger Finken des peruanischen Küstengebietes (mit Beschreibungen neuer Subspezies). – *Beitr. Neotr. Fauna* 3: 2–19
- — 1965: Zur Kenntnis einiger Furnariiden (Aves) der Küste und des westlichen Andenabhanges Perus (mit Beschreibung neuer Subspezies). – *Beitr. Neotr. Fauna* 4: 150–173
- — 1970: *The Birds of the Department of Lima, Peru*. – Livingston Publ. Co., Wynnewood, Pennsylvania.
- — 1972: Über die Resistenzformen der Vogelnester in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes in Peru. – *J. Ornith.* 113: 138–160
- — & M. KOEPCKE 1963–1971: *Las aves silvestris de importancia económica del Perú*. – Ministerio de Agricultura, Lima. (6 Lieferungen, unvollendet).
- KÖSTER, F. 1971: Zum Nistverhalten des Ani, *Crotophaga ani*. – *Bonn. Zool. Beitr.* 22: 4–27
- — 1976: Über die Höhenanpassung von *Crotophaga ani* und *Tyrannus melancholicus* in den Anden Kolumbiens. – *J. Ornith.* 117: 75–99
- — 1982: Observations on migratory Turkey Vultures and Lesser Yellow-headed Vultures in northern Colombia. – *Auk* 99: 372–375
- LA BASTILLE, A., D. G. ALLEN & L. W. DURRELL 1972: Behavior and feather structure of the Quetzal. – *Auk* 89: 339–348
- LANCASTER, D. A. 1964a: Biology of the Brushland Tinamou, *Nothoprocta cinerascens*. – *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 127: 269–314
- — 1964b: Life history of the Boucard Tinamou in British Honduras. – *Condor* 66: 165–181, 253–276
- — 1970: Breeding behavior of the Cattle Egret in Colombia. – *Living Bird* 9: 167–194
- LAND, H. C. 1970: *Birds of Guatemala*. – Wynnewood, Livingston Publ. Co., Pennsylvania.
- LANGNER, S. 1973: Zur Biologie des Hochlandkolibri *Oreotrochilus stella* in den Anden Boliviens. – *Bonn. Zool. Beitr.* 24: 24–47
- LANYON, W. E. 1978: Revision of the *Myiarchus* flycatchers of South America. – *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 161: 427–628

- LEIN, M. R. 1972: A trophic comparison of avifaunas. — *Syst. Zool.* **21**: 135–150
- LEHMANN, F. C. 1959: Nuevas observaciones sobre *Oroaëtus isidori* (Des Murs). — *Novedades Colombianas* 1 (4): 169–195
- LILL, A. 1974: Social organization and space utilization in the lek-forming White-bearded Manakin, *M. manacus trinitatis* Hartert. — *Z. Tierpsych.* **36**: 513–530
- — 1975: Sexual behavior of the lek-forming White-bearded Manakin (*Manacus manacus trinitatis* Hartert). — *Z. Tierpsych.* **37**: 1–36
- — 1976: Lek behavior in the Golden-headed Manakin, *Pipra erythrocephala* in Trinidad (West-Indies). — *Beihft 18, Z. Tierpsych.*
- LOVEJOY, T. E. 1975: Bird diversity and abundance in Amazon forest communities. — *Living Bird* **13**: 127–191
- MACARTHUR, R. 1971: Patterns of terrestrial bird communities, p. 189–221. — In: FARNER, D. S., J. R. KING & K. C. PARKES *Avian Biology*, vol. 1, Academic Press, New York and London.
- — 1972: Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species. — Harper & Row, Publ., New York.
- MARCHANT, S. 1958: The birds of the Santa Elena Peninsula, S. W. Ecuador. — *Ibis* **100**: 349–387
- — 1959: The breeding season in S. W. Ecuador. — *Ibis* **101**: 137–152
- — 1960: The breeding of some S. W. Ecuadorian birds. — *Ibis* **102**: 349–382, 584–599
- MAYR, E. 1963: *Animal Species and Evolution*. Harvard Univ. Press, Massachusetts.
- — 1964a: Inferences concerning the Tertiary American bird faunas. — *Proc. Nat. Acad. Sci.* **51**: 280–288
- — 1964b: Neotropical Region, p. 516–1518. In: A. L. THOMSON (ed.) *New Dictionary of Birds*. McGraw-Hill, New York.
- — 1969: Bird speciation in the tropics. — *Biol. J. Linn. Soc.* **1**: 1–17
- — 1971: New species of birds described from 1956 to 1965. — *J. Ornith.* **112**: 302–316
- — 1980: Problems of the classification of birds, a progress report. Erwin Stresemann memorial lecture. — *Acta XVII Congr. Intern. Ornith.* (Berlin, 1978): 95–112
- — & W. H. PHELPS, Jr. 1967: The origin of the bird fauna of the south Venezuelan highlands. — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **136**: 269–328
- MEES, G. F. 1973: *Contopus albogularis* (Berlioz) (Aves, Tyrannidae). — *Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetenschappen, Ser. C*, **76** (5): 465–475
- MILLER, A. H. 1961: Molt cycles in equatorial Andean Sparrows. — *Condor* **63**: 143–161
- — 1963: Seasonal activity and ecology of the avifauna of an American equatorial cloud forest. — *Univ. Calif. Publ. Zool.* **66**: 1–78
- — & V. D. MILLER 1968: The behavioral ecology and breeding biology of the Andean Sparrow, *Zonotrichia capensis*. — *Caldasia* **10** (47): 83–154
- MONROE, B. L., Jr. 1968: A distributional survey of the birds of Honduras. — *Ornith. Monogr.* **7**, 458 p.
- MORTON, E. S. 1973: On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. — *Amer. Nat.* **107**: 8–22
- MOYNIHAN, M. 1962a: Display patterns of tropical American “nine-primaried” songbirds. I. *Chlorospingus*. — *Auk* **79**: 310–344
- — 1962b: Display patterns of tropical American “nine-primaried” songbirds. II. Some species of *Ramphocelus*. — *Auk* **79**: 655–686
- — 1962c: The organization and probable evolution of some mixed species flocks of neotropical birds. — *Smiths. Misc. Coll.* **143**, 140 p.
- — 1963a: Display patterns of tropical American “nine-primaried” songbirds. III. The Green-backed Sparrow. — *Auk* **80**: 116–144
- — 1963b: Inter-specific relations between some Andean birds. — *Ibis* **105**: 327–339
- — 1968: The “Coerebini”: a group of marginal areas, habitats, and habits. — *Amer. Nat.* **102** (928): 573–581
- — 1979: Geographic variation in social behavior and in adaptations to competition among Andean birds. — *Publ. Nuttall Ornith. Club.* no. **18**, 162 pp.
- — 1981: The coincidence of mimicries and other misleading coincidences. *Amer. Nat.* **117**: 372–378
- MÜLLER, P. 1973: Dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical Realm. *Biogeographica* **2**, 244 p. Junk, The Hague.
- MUNN, C. A. & J. W. TERBORGH 1980: Multi-species territoriality in neotropical foraging flocks. — *Condor* **81**: 338–347 (“1979”)
- MUNVES, J. 1975: Birds of a highland clearing in Cundinamarca, Colombia. — *Auk* **92**: 307–321

- NELSON, G. J. & N. E. PLATNICK 1981: Cladistics and Vicariance: Patterns in Comparative Biology. Columbia Univ. Press, New York.
- — & D. E. ROSEN (eds.) 1981: Vicariance Biogeography: A critique. — Columbia University Press, New York.
- NOTTEBOHM, F. & R. K. SELANDER 1972: Vocal dialects and gene frequencies in the Chingolo Sparrow (*Zonotrichia capensis*). — Condor 74: 137–143
- NOVAES, F. C. 1970: Distribuição ecológica e abundância das aves em um trecho da mata do baixo Rio Guamá (Estado do Pará). — Bol. Mus. E. Goeldi, Zool., no. 71, 54 p.
- — 1973: Aves de uma vegetação secundária na fôz do Amazonas. — Publ. Avulsas Museu Goeldi, no. 21. 88 p.
- ORLOG, C. C. 1959: Las Aves Argentinas. Una Guía de Campo. — Universidad Nacional de Tucumán.
- — 1968: Las Aves Sudamericanas. Una Guía de Campo. Tomo 1 (Pinguinos — Pájaros Carpinteros). — Universidad Nacional de Tucumán.
- OLSON, S. 1981 a: Interaction between the two subspecies groups of the seed-finch *Sporophila angolensis* in the Magdalena Valley, Colombia. — Auk 98: 379–381
- — 1981 b: A revision of the subspecies of *Sporophila* (“*Oryzoborus*”) *angolensis* (Aves: Emberizinae). — Proc. Biol. Soc. Washington 94: 43–51
- — 1981 c: The nature of the variability in the Variable Seedeater in Panama (*Sporophila americana*: Emberizinae). — Proc. Biol. Soc. Washington 94: 380–390
- O’NEILL, J. P. 1974: The Birds of Balta, a Peruvian Dry Tropical Forest Locality, with an Analysis of their Origins and Ecological Requirements. — Ph. D. thesis, Louisiana State University, Baton Rouge.
- O’NEILL, J. & D. L. PEARSON 1974: Estudio preliminar de las aves de Yarinacocha, Departamento de Loreto, Perú. — Publ. Museo Hist. Nat. «Javier Prado», Zool., ser. A, no. 25, 13 p.
- ONIKI, Y. 1970: Nesting behavior of Reddish Hermits (*Phaethornis ruber*) and occurrence of wasp cells in nests. — Auk 87: 720–728
- — 1971: Parental care and nesting in the Rufous-throated Antbird, *Gymnopithys rufigula*, in Amapá, Brazil. — Wilson Bull. 83: 347–351
- — 1972: Some temperatures of Panamanian birds. — Condor 74: 209–215
- — 1974: Some temperatures of birds of Belém, Brazil. — Acta Amazonica 4: 63–68
- — 1975: The behavior and ecology of Slaty Antshrike (*Thamnophilus punctatus*) on Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. — Anais Acad. Brasil. Cienc. 47: 477–514
- — 1979: Is nesting success of birds low in the tropics? Biotropica 11: 60–69
- — R. E. RICKLEFS 1981: More growth rates of birds in the humid New World tropics. — Ibis 123: 349–354
- OREN, D. C. & N. J. H. SMITH 1981: Notes on the status of the Common African Waxbill in Amazonia. — Wilson Bull. 93: 281–282
- ORIANI, G. H. 1973: The Red-winged Blackbird in tropical marshes. — Condor 75: 28–42
- ORIANI, G. H., L. ERCKMANN & J. C. SCHULTZ 1977: Nesting and other habits of the Bolivian Blackbird (*Oreopsar bolivianus*). — Condor 79: 250–256
- ORTIZ-CRESPO, F. I. 1974: The Giant Hummingbird *Patagona gigas* in Ecuador. — Ibis 116: 347–359
- PARKER, T. A. III 1981: Distribution and biology of the White-cheeked Cotinga *Zaratornis stresemanni*, a high Andean frugivore. — Bull. Brit. Orn. Club 101: 256–265
- — 1982: Observations of some unusual rainforest and marsh birds in southeastern Peru. — Wilson Bull. 94: 477–493
- — III, S. A. PARKER & M. A. PLENGE 1978: A checklist of Peruvian birds. — Tucson, Arizona.
- PAYNTER, R. A., Jr. 1972: Biology and evolution of the *Atlappetes schistaceus* species-group (Aves: Emberizinae). — Bull. Mus. Comp. Zool. 143: 297–320
- — 1978: Biology and evolution of the avian genus *Atlappetes* (Emberizinae). — Bull. Mus. Comp. Zool. 148: 323–369
- — 1982: Ornithological gazetteer of Venezuela. — Cambridge, Massachusetts.
- — & A. M. G. CAPERTON 1977: Ornithological gazetteer of Paraguay. — Cambridge, Massachusetts.
- — & M. A. TRAYLOR, Jr. 1977: Ornithological gazetteer of Ecuador. — Cambridge, Massachusetts.
- — & M. A. TRAYLOR 1981: Ornithological gazetteer of Colombia. — Cambridge, Massachusetts.
- — , M. A. TRAYLOR & B. WINTER 1975: Ornithological gazetteer of Bolivia. — Cambridge, Massachusetts.
- PEARSON, A. K. & O. P. PEARSON 1955: Natural history and breeding behavior of the tinamou, *Notboprocta ornata*. — Auk 72: 113–137
- PEARSON, D. L. 1971: Vertical stratification of birds in a tropical dry forest. — Condor 73: 46–55

- — 1975: Un estudio de las aves de Tumi Chucua, Departamento del Beni, Bolivia. – Pumapunku (Rev. Inst. Cultura Aymara) no. 8: 50–56, La Paz, Bolivia.
- — 1977a: The birds of Limoncocha, Napo province, Ecuador. – Inst. Lingüístico de Verano, Quito, Ecuador.
- — 1977b: Ecological relationships of small antbirds in Amazonian bird communities. – *Auk* 94: 283–292
- — 1982: Historical factors and bird species richness, p. 441–452. – In: G. T. PRANCE (ed.) *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York.
- PEARSON, O. P. & C. PEARSON RALPH 1978: The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Peru. – *Mem. Mus. Hist. Nat.*, „Javier Prado“ no. 18, 97 p.
- PELZELN, A. VON 1868–1870: *Zur Ornithologie Brasiliens. Resultate von Johann Natterers Reisen in den Jahren 1817 bis 1835*. – A. Pichler's Witwe & Sohn, Wien.
- PETERSON, R. T. & E. L. CHALIF 1973: *A Field Guide to Mexican Birds*. – Houghton Mifflin Co., Boston.
- PHELPS, W. H. & W. H. PHELPS, Jr. 1950: Lista de las aves de Venezuela con su distribución. Parte 2 (Passeriformes), primera edición. – *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.* 12: 427 p.
- — & W. H. & W. H. PHELPS, Jr. 1958: Lista de las aves de Venezuela con su distribución. Parte 1 (No Passeriformes). – *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.* 19, 317 p.
- — & W. H. & W. H. PHELPS, Jr. 1963: Lista de las aves de Venezuela con su distribución. Parte 2 (Passeriformes), segunda edición. – *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.* 24, 479 p.
- PIELOU, E. C. 1979: *Biogeography*. – J. Wiley & Sons, New York.
- PIERPONT, N. & J. W. FITZPATRICK 1983: Specific status and behavior of *Cymbilaimus sanctaemariae*, the Bamboo Antshrike, from southwestern Amazonia. – *Auk* 100: 645–652
- PINTO, O. 1938: *Catálogo das aves do Brasil (1a parte)*. – *Rev. Museu Paulista* 22, 566 p.
- — 1944: *Catálogo das aves do Brasil (2a parte)*. – *Secret. Agricult., São Paulo*, 700 p.
- — 1978: *Novo catálogo das aves do Brasil. Primeira parte*. – São Paulo, Brasil.
- PLATNICK, N. I. & G. NELSON 1978: A method of analysis for historical biogeography. – *Syst. Zool.* 27: 1–16
- POWELL, G. V. N. 1980: Mixed species flocking as a strategy for neotropical residents. – *Acta XVII Congr. Intern. Ornith.*: 813–819
- PRANCE, G. T. (ed.) 1982: *Biological Diversification in the Tropics*. – Columbia Univ. Press, New York.
- RALPH, C. P. 1975: Life style of *Coccyzus pumilus*, a tropical cuckoo. – *Condor* 77: 60–72
- RAND, D. M. & R. A. PAYNTER, Jr. 1981: *Ornithological gazetteer of Uruguay*. – Cambridge, Massachusetts. (Mus. Comp. Zool., Harvard University).
- RAY, T. S. & C. C. ANDREWS 1980: Antbutterflies: Butterflies that follow army ants to feed on antbird droppings. – *Science* 210: 1147–1148
- REICHHOLF, J. 1975: *Biographie und Ökologie der Wasservögel im subtropisch-tropischen Südamerika*. – *Anz. Ornith. Ges. in Bayern* 14: 1–69
- — 1983: *Analyse von Verbreitungsmustern der Wasservögel und Säugetiere in Südamerika*. – *Spixiana Suppl.* 9: 167–178
- RICKLEFS, R. E. 1969: An analysis of nesting mortality in birds. – *Smiths. Contr. Zool.* no. 9, 48 p.
- — 1976: Growth rates of birds in the humid New World tropics. – *Ibis* 118: 179–207
- RIDGELEY, R. S. 1976: *A Guide to the Birds of Panama*. – Princeton University Press, Princeton.
- — & S. J. C. GAULIN 1980: The birds of Finca Merenberg, Huila Department, Colombia. – *Condor* 82: 379–391
- RIVERO, J. A. 1970: On the origin, endemism and distribution of the genus *Stefania* Rivero (Amphibia, Salientia) with a description of a new species from southeastern Venezuela. – *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.* 28: 456–481
- ROTH, P. 1981: A nest of the Rufous-vented Ground-cuckoo (*Neomorphus geoffroyi*). – *Condor* 83: 388
- RUSSELL, S. M. 1964: A distributional study of the birds of British Honduras. – *Orn. Monogr.* 1, 195 p.
- SCHÄFER, E. 1953: Contribution to the life history of the Swallow-Tanager. – *Auk* 70: 403–460
- — 1954: Zur Biologie des Steiſshuhnes *Nothocercus bonapartei*. – *J. Ornith.* 95: 219–232
- — 1957: Les conotes. Etude comparative de *Psarocolius angustifrons* et *Psarocolius decumanus*. – *Bonn. Zool. Beitr.*, Sonderheft 1957, 151 p.
- — 1969: Über Lebensweise und Ökologie der im Nationalpark von Rancho Grande (Nord-Venezuela) nachgewiesenen Ameisenvogelarten (Formicariidae). – *Bonn. Zool. Beitr.* 20: 99–109
- — & W. H. PHELPS, Jr. 1954: Las aves del Parque Nacional «Henri Pittier» (Rancho Grande) y sus funciones ecológicas. – *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.* 16 (no. 83): 3–167

- © SCHMIDT-MARLOH, D. & K.-L. SCHUCHMANN 1980: Zur Biologie des Blauen Veilchenohr-Kolibris (*Colibri coelestis ruscans*). – Bonn. Zool. Beitr. 31: 61–77
- SCHUCHMANN, K.-L. 1978: Geschlechtsmerkmale, Lebensraum und brutbiologische Beobachtungen von *Coeligena coeligena ferruginea* (Chapman 1917) (Aves: Trochilidae). – Senckenbergiana biol. 58: 137–141
- — 1979a: Energieumsatz in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur beim Kolibri *Ocreatus u. underwoodii*. – J. Ornith. 120: 311–315
- — 1979b: Metabolism of flying hummingbirds. – Ibis 121: 85–86
- — , D. SCHMIDT-MARLOH & H. BELL 1979: Energetische Untersuchungen bei einer tropischen Kolibriart (*Amazilia tzacatl*). – J. Ornith. 120: 78–85
- SCHWARTZ, P. 1957: Observaciones sobre *Grallaricula ferrugineipectus*. – Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat. no. 88: 42–62
- — 1975: Solved and unsolved problems in the *Sporophila lineola/bouvronoides* complex (Aves: Emberizidae). – Ann. Carnegie Mus. 45: 277–285
- — & D. W. SNOW 1979: Display and related behavior of the Wire-talked Manakin. – Living Bird 17: 51–78
- SHORT, L. L. 1972: Systematics and behavior of South American flickers (Aves, *Colaptes*). – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 149: 1–110
- — 1975: A zoogeographic analysis of the South American chaco avifauna. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 154: 163–352
- — 1980: Chaco woodland birds of South America – some African comparisons. – Proc. IVth Pan-Afr. ornith. Congr.: 147–158
- — 1982: Woodpeckers of the World. – Delaware Mus. Nat. Hist. (Greenville, Delaware), Monogr. Series 4.
- SIBLEY, C. G. 1970: A comparative study of the egg-white proteins of passerine birds. – Bull. Peabody Mus. Nat. Hist. (Yale Univ.) 32, 131 p.
- — & J. E. AHLQUIST 1972: A comparative study of the egg-white proteins of non-passerine birds. – Bull. Peabody Mus. Nat. Hist. (Yale Univ.) 39, 276 p.
- — & J. E. AHLQUIST 1981: The phylogeny and relationships of the ratite birds as indicated by DNA-DNA hybridization. – In: G. G. E. SCUDDER & J. L. REVEAL (eds.) Evolution Today, Proc. 2nd Intern. Congr. Syst. Evol. Biol.: 303–337
- — 1983: The phylogeny and classification of the passerine birds, as indicated by comparisons of the genetic material, DNA. – Acta XVIII Congr. Intern. Ornith. (Moskau, 1982), im Druck.
- SICK, H. 1949: Beobachtungen an dem brasilianischen Bodenkuckuck *Neomorphus geoffroyi dulcis* Snethlage. – E. MAYR & E. SCHÜZ (eds.) Ornithologie als biologische Wissenschaft (Festschr. zum 60. Geburtstag von Erwin Stresemann): 229–239
- — 1950: Apontamentos sobre a ecologia de «*Chaetura andrei meridionalis*» Hellmayr no estado do Rio de Janeiro (Micropodidae, Aves). – Rev. Brasil. Biol. 10: 425–436
- — 1954: Zur Biologie des amazonischen Schirmvogels, *Cephalopterus ornatus*. – J. Ornith. 95: 233–244
- — 1959a: Notes on the biology of two Brazilian swifts, *Chaetura andrei* and *Chaetura cinereiventris*. – Auk 76: 471–477
- — 1959b: Die Balz der Schmuckvögel. – J. Orn. 100: 269–302
- — 1960: Zur Systematik und Biologie der Büzstelzler (Rhinocryptidae), speziell Brasiliens. – J. Ornith. 101: 141–174
- — 1967: Courtship behavior in the manakins (Pipridae): a review. – Living Bird 6: 5–22
- — 1968a: Vogelwanderungen im kontinentalen Südamerika. – Vogelwarte 24: 217–243
- — 1968b: Über in Südamerika eingeführte Vogelarten. – Bonn. Zool. Beitr. 19: 298–306
- — 1970b: Über Eier und Lebensweise der Weißflügel-Kotinga, *Xipholena atropurpurea*. – J. Ornith. 111: 107–108
- — 1970b: Der Stroschwanz, *Oreophylax moreirae*, andiner Furnariide in Südostbrasilien. – Bonner Zool. Beitr. 21: 251–268
- — 1971: Beobachtungen am Flammenkopf, *Oxyruncus*. – Bonn. Zool. Beitr. 22: 255–260
- — 1979a: Zur Nistweise der Cotingiden *Iodopleura* und *Xipholena*. – J. Ornith. 120: 73–77
- — 1979: Découverte de la patrie de l'Ara de Lear *Anodorhynchus leari*. – Alauda 47: 59–60
- — & J. OTTOW 1958: Vom brasilianischen Kuhvogel, *Molothrus bonariensis*, und seinen Wirten, besonders dem Ammerfinken, *Zonotrichia capensis*. – Bonner Zool. Beitr. 9: 40–62
- — & D. M. TEIXEIRA 1980: Discovery of the home of the Indigo Macaw in Brazil. – Amer. Birds 34: 118–119, 212

- SIMPSON, B. B. & J. HAFFER 1978: Speciation patterns in the Amazonian forest biota. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **9**: 497–518
- SIMPSON, S. F. & J. CRACRAFT 1981: The phylogenetic relationships of the Piciformes (Class Aves). – *Auk* **98**: 481–494
- SKUTCH, A. F. 1935: Helpers at the nest. – *Auk* **52**: 257–273
- — 1954: Life histories of Central American birds I. – *Pacific Coast Avifauna* no. **31**, 448 p.
- — 1960: Life histories of Central American birds II. – *Pacific Coast Avifauna* no. **34**, 591 p.
- — 1961: Helpers among birds. – *Condor* **63**: 198–226
- — 1966: A breeding bird census and nesting success in Central America. – *Ibis* **108**: 1–16
- — 1967: Life histories of Central American highland birds. – *Publ. Nuttall Ornith. Club* no. **7**, 213 p.
- — 1969a: A study of the Rufous-fronted Thornbird and associated birds. – *Wilson Bull.* **81**: 5–43, 123–139
- — 1969b: Life histories of Central American birds III. – *Pacific Coast Avifauna* no. **35**, 580 p.
- — 1970: The display of the Yellow-billed Cotinga *Carpodectes antoniae*. – *Ibis* **112**: 115–116
- — 1971: Life history of the Keel-billed Toucan. – *Auk* **88**: 381–424
- — 1972: Studies of tropical American birds. – *Publ. Nuttall Ornith. Club* no. **10**, 228 p.
- — 1981: New Studies of Tropical American Birds. – *Publ. Nuttall Orn. Club* no. **19**: 281 p.
- SLUD, P. 1957: The song and dance of the Long-tailed Manakin, *Chiroxiphia linearis*. – *Auk* **74**: 333–339
- — 1960: The birds of Finca “La Selva”, Costa Rica: A tropical wet forest locality. – *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **121**: 49–148
- — 1964: The birds of Costa Rica. Distribution and ecology. – *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **128**: 1–430
- — 1976: Geographic and climatic relationships of avifaunas with special reference to comparative distribution in the Neotropics. – *Smiths. Contr. Zool.* **212**, 149 p.
- — 1980: The birds of Hacienda Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica. – *Smiths. Contr. Zool.* **292**, 92 p.
- SMITH, N. G. 1980: Some evolutionary, ecological, and behavioural correlates of communal nesting by birds with wasps or bees. – *Acta XVII Congr. Intern. Ornith.*: 1199–1205
- SMITH, N. J. H. 1980: Further advances of House Sparrows into the Brazilian Amazon. – *Condor* **82**: 109–111
- SMITH, S. M. 1971: The relationship of grazing cattle to foraging rates in anis. – *Auk* **88**: 876–880
- SMITH, W. J. 1971: Behavioral characteristics of serpophaginine tyrannids. – *Condor* **73**: 259–286
- — & F. VUILLEUMIER 1971: Evolutionary relationships of some South American ground tyrants. – *Bull. Mus. Comp. Zool.* **141**: 179–268
- SNOW, B. K. 1970: A field study of the Bearded Bellbird in Trinidad. – *Ibis* **112**: 299–329
- — 1972: A field study of the Calfbird *Perissocephalus tricolor*. – *Ibis* **114**: 139–162
- — 1973a: Social organization of the Hairy Hermit *Glaucis hirsuta*. – *Ardea* **61**: 94–105
- — 1973b: The behavior and ecology of hermit hummingbirds in the Kanuku Mountains, Guayana. – *Wilson Bull.* **85**: 163–177
- — 1973c: Notes on the behavior of the White Bellbird. – *Auk* **90**: 743–751
- — 1977: Territorial behavior and courtship of the male Three-wattled Bellbird. – *Auk* **94**: 623–645
- — 1979: The oilbirds of Los Tayos. – *Wilson Bull.* **91**: 457–461
- — 1981: Relationships between hermit hummingbirds and their food plants in eastern Ecuador. – *Bull. B. O. C.* **101**: 387–396
- — & D. W. SNOW 1971: The feeding ecology of tanagers and honeycreepers in Trinidad. – *Auk* **88**: 291–322
- — & D. W. SNOW 1979: The Ochre-bellied Flycatcher and the evolution of lek behavior. – *Condor* **81**: 286–292
- SNOW, D. W. 1961: The natural history of the Oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad, W. I. Part I. General behavior and breeding habits. – *Zoologica (New York)* **46**: 27–48
- — 1962a: A field study of the Golden-headed Manakin, *Pipra erythrocephala*, in Trinidad, W. I. – *Zoologica (New York)* **47**: 183–198
- — 1962b: A field study of the Black and White Manakin, *Manacus manacus*, in Trinidad. – *Zoologica (New York)* **47**: 65–104
- — 1962c: The natural history of the Oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad, W. I. Part 2. Population, breeding ecology and food. – *Zoologica (New York)* **47**: 199–221
- — 1962d: Notes on the biology of some Trinidad swifts. – *Zoologica (New York)* **47**: 129–139
- — 1963: The evolution of manakin displays. – *Proc. 13th Intern. Ornith. Congr.* 553–561
- — 1971a: Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. – *Ibis* **113**: 194–202
- — 1971b: Observations on the Purple-throated Fruit-Crow in Guayana. – *Living Bird* **10**: 5–17
- — 1971c: Notes on the biology of the Cock-of-the-rock (*Rupicola rupicola*). – *J. Ornith.* **112**: 323–333

- Zoology 1971 d: Social organization of the Blue-backed Manakin. – Wilson-Bull. 83: 35–38 www.biologiezentrum.at
- — 1973 a: The classification of the Cotingidae (Aves). – Breviora (Museum of Comparative Zoology), no. 409, 27 p.
- — 1973 b: Distribution, ecology and evolution of the bellbirds (*Procnias*, Cotingidae). – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. 25: 367–391
- — 1975: The classification of the manakins. – Bull. Brit. Ornith. Club 95: 20–27
- — 1976 a: The relationships between climate and annual cycles in the Cotingidae. – Ibis 118: 366–401
- — 1976 b: The Web of Adaptation. Bird Studies in the American Tropics. – Quadrangle, New York.
- — 1977 a: The display of the Scarlet-horned Manakin *Pipra cornuta*. – Bull. Brit. Ornith. Club 97: 23–27
- — 1977 b: Duetting and other synchronised displays of the blu-backed manakins, *Chiroxiphia* Spp. – In: B. STONEHOUSE & C. PERRINS (eds.) Evolutionary Ecology. Baltimore, Univ. Park Press.
- — 1979: Pipridae. – In: M. A. TRAYLOR, jr. (ed.) Check-list of Birds of the World, vol. 8. – Cambridge, Massachusetts.
- — 1980 a: Ornithological research in tropical America – the last 35 years. – Bull. Brit. Ornith. Club 100: 123–131
- — 1980 b: Regional differences between tropical floras and the evolution of frugivory. – Acta XVII Congr. Intern. Ornith.: 1192–1198
- — 1982: The Cotingas. – British Museum (Nat. Hist.), Oxford Univ. Press, Oxford.
- — & D. GOODWIN 1974: The Black-and-gold Cotinga. – Auk 91: 360–369
- — & B. K. SNOW 1964: Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land birds. – Zoologica (New York) 49: 1–39
- — & B. K. SNOW 1973: The breeding of the Hairy Hermit *Glaucis hirsuta* in Trinidad. – Ardea 61: 106–122
- — & B. K. SNOW 1980: Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. 38: 105–139
- — 1983: The use of *Espeletia* by paramo hummingbirds in the Eastern Andes of Colombia. – Bull. Brit. Orn. Cl. 103: 89–94
- SNYDER, D. E. 1966: The Birds of Guyana (formerly British Guiana). – Peabody Museum, Salem.
- SPIX, J. B. VON 1824–1825: Avium species novae Brasiliam. Vol. 1 & 2. – Hübschmann, München.
- STILES, F. G. 1980: The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. – Ibis 122: 322–343
- — & L. L. WOLF 1979: Ecology and evolution of lek mating behavior in the Long-tailed Hermit Hummingbird. – Ornith. Monogr. 27, 78 p.
- STRESEMANN, E. 1950: Die brasilianischen Vogelsammlungen des Grafen Hoffmannsegg aus den Jahren 1800–1812. – Bonn. Zool. Beitr. 1: 126–143
- — 1955: Besprechung von A. F. SKUTCH (Life histories of Central American birds, 1954). – J. Ornith. 96: 355–356
- SWIERCZEWSKI, E. V. & R. J. RAIKOW 1981: Hind limb morphology, phylogeny, and classification of the Piciformes. – Auk 98: 466–480
- TASHIAN, R. E. 1957: Nesting behavior of the Crested Oropéndola (*Psarocolius decumanus*) in northern Trinidad, B. W. I. – Zoologica (New York) 42: 87–98
- 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
- — & J. S. WESKE 1972: Rediscovery of the Imperial Snipe in Peru. – Auk 89: 497–505
- — & J. S. WESKE 1975: The role of competition in the distribution of Andean birds. – Ecology 56: 562–576
- — , J. W. FITZPATRICK and L. EMMONS 1982: Annotated checklist of bird and mammal species of Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru. – Fieldiana (Zool. Ser.), in press.
- TRAYLOR, M. A., Jr. 1977: A classification of the tyrant flycatchers (Tyrannidae). – Bull. Mus. Comp. Zool. 148: 129–184
- — 1979 a: Two sibling species of *Tyrannus* (Tyrannidae). – Auk 96: 221–233
- — 1979 b: Tyrannidae. – In: M. A. TRAYLOR, Jr. (ed.) Check-list of Birds of the World, vol. 8. – Cambridge, Massachusetts.
- TURNER, J. R. G. 1982: How do refuges produce biological diversity? Allopatry and parapatry, extinction and gene flow in mimetic butterflies. – In: G. T. PRANCE (ed.) Biological Diversification in the Tropics, Columbia Univ. Press, New York.
- VANZOLINI, P. E. & E. E. WILLIAMS 1970: South American anoles: The geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). – Arq. Zool., São Paulo, 19, 298 p.

- — & — — 1981: The vanishing refuge: A mechanism for ecogeographic speciation. — Pap. Avulsos de Zoologia (São Paulo) 34 (23): 251–255
- VAURIE, C. 1968: Taxonomy of the Cracidae (Aves). — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 138: 131–260
- — 1980: Taxonomy and geographical distribution of the Furnariidae (Aves, Passeriformes). — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 166: 1–357
- VEHRENCAMPS: S. L. 1977: Relative fecundity and parental effort in communally nesting anis, *Crotophaga sulcirostris*. — Science 197: 403–405
- — 1978: The adaptive significance of communal nesting in Groove-billed Anis (*Crotophaga sulcirostris*). — Behav. Ecol. Sociobiol. 4: 1–33
- VLECK, C. M. & D. VLECK 1979: Metabolic rate in five tropical bird species. — Condor 81: 89–91
- VUILLEUMIER, F. 1965: Relationships and evolution within the Cracidae (Aves, Galliformes). — Bull. Mus. Comp. Zool. 134: 1–27
- — 1969a: Pleistocene speciation in birds living in the high Andes. — Nature 223: 1179–1180
- — 1969b: Systematics and evolution in *Diglossa* (Aves, Coerebidae). — Amer. Mus. Novitates no. 2381, 44 p.
- — 1970a: L'organisation sociale des bandes vagabondes d'oiseaux dans les Andes du Pérou central. — Rev. Suisse Zool. 77: 209–235
- — 1970b: Insular biogeography in continental regions. I. The northern Andes of South America. — Amer. Nat. 104: 373–388
- — 1970c: Generic relations and speciation patterns in the caracas (Aves: Falconidae). — Breviora (Mus. Comp. Zool.) no. 355, 29 p.
- — 1978: Remarques sur l'échantillonnage d'une riche avifaune de l'ouest de l'écuador. — L'Oiseau et R. F. O. 48: 21–36
- — 1980: Speciation in birds of the high Andes. — Acta XVII Congr. Intern. Ornith.: 1256–1261
- — 1981: Ecological aspects of speciation in birds, with special reference to South American birds, p. 101–148. In: Ecología y Genética de la Especiación animal (O. REIG, ed.). Simposia. Univ. Simon Bolívar. Primeras Jornadas Científicas Caracas.
- — & D. N. EWERT 1978: The distribution of birds in Venezuelan páramos. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 162: 47–90
- — & D. SIMBERLOFF 1980: Ecology versus history as determinants of patchy and insular distributions in high Andean birds. — Evol. Biol. 12: 235–379
- WAGNER, H. O. 1954: Versuch einer Analyse der Kolibrilbalz. — Z. Tierpsych. 11: 182–212
- — 1955: The molt of hummingbirds. — Auk 72: 286–291
- — 1959: Beitrag zum Verhalten des Weißohrkolibris (*Hylocharis leucotis* Vieill.). — Zool. Jahrbuch (Syst.) 86: 253–302
- — 1966: Meine Freunde, die Kolibris. Streifzüge durch Mexico. — Parey, Berlin & Hamburg.
- WARTER, S. L. 1965: The cranial osteology of the New World Tyrannoidea and its taxonomic implications. — Univ. Microfilms Ltd., Ann Arbor, Michigan, 161 p.
- WEATHERS, W. W. 1979: Climatic adaptation in avian standard metabolic rate. — Oecologia 42: 81–89
- WETMORE, A. 1965, 1968, 1972: The birds of the Republic of Panamá. — Smiths. Misc. Coll. 150 (1): 1–483 (Part 1), 150 (2): 1–605 (Part 2), 150 (3): 1–631 (Part 3).
- WHITMORE, T. C. (ed.) 1983: Biogeography and Quaternary History in Tropical America. — Clarendon Press, Oxford.
- WILLIAMS, M. D. 1980: First description of the eggs of the White-winged Guan, *Penelope albipennis*, with notes on its nest. — Auk 97: 889–892
- WILLIS, E. O. 1960a: A study of the foraging behavior of two species of ant-tanagers. — Auk 77: 150–170
- — 1960b: Voice, courtship, and territorial behavior of ant-tanagers in British Honduras. — Condor 62: 73–87
- — 1961: A study of nesting ant-tanagers in British Honduras. — Condor 63: 479–503
- — 1966a: Ecology and behavior of the Crested Ant-tanager. — Condor 68: 56–71
- — 1966b: Notes on a display and nest of the Club-winged Manakin. — Auk 83: 475–476
- — 1967: The behavior of Bicolored Antbirds. — Univ. Calif. Publ. Zool. 79: 1–132
- — 1968a: Taxonomy and behavior of Pale-faced Antbirds. — Auk 85: 253–264
- — 1968b: Studies of the behavior of Lunulated and Salvin's Antbirds. — Condor 70: 128–148
- — 1969: On the behavior of five species of *Rhegmatorhina*, ant-following antbirds of the Amazon basin. — Wilson Bull. 81: 363–395

- 1972 a: Taxonomy, ecology, and behavior of the Sooty Ant-tanager (*Habia gutturalis*) and other ant-tanagers (Aves). – Amer. Mus. Novitates no. 2480, 38 p.
- — 1972 b: The behavior of Plain-brown Woodcreepers, *Dendrocincla fuliginosa*. – Wilson Bull. 84: 377–420
- — 1972 c: The behavior of Spotted Antbirds. – Orn. Monogr. 10, 162 p.
- — 1973: The behavior of Ocellated Antbirds. – Smiths. Contr. Zool. 144, 57 p.
- — 1974: Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panamá. – Ecol. Monogr. 44: 153–169
- — 1977: Lista preliminar das aves da parte noroeste e áreas vizinhas da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. – Rev. Brasil. Biol. 37: 585–601
- — 1979 a: Behavior and ecology of two forms of White-chinned Woodcreepers (*Dendrocincla merula*, Dendrocolaptidae) in Amazonia. – Pap. Avulsos, Dep. Zool. (São Paulo) 33: 27–66
- — 1979 b: Commentary. – Condor 81: 324
- — 1979 c: Behavior and ecology of the Black-spotted Bare-eye, *Phlegopsis nigromaculata* (D'ORB. & LAFR.) (Aves, Formicariidae). – Rev. Brasil. Biol. 39: 117–159
- — 1981: Diversity in adversity: the behaviors of two subordinate antbirds. – Arquiv. Zool. (São Paulo) 30: 159–234 (*Pyriglena leuconota* and *Pithys albifrons*).
- — 1982a: The behavior of Scale-backed Antbirds. – Wilson Bull. 94: 447–462
- — 1982b: The behavior of Black-banded Woodcreepers (*Dendrocolaptes picumnus*). – Condor 84: 272–285
- — & E. EISENMANN 1979: A revised list of birds of Barro Colorado Island, Panama. – Smiths. Contr. Zool. 291, 31 p.
- — & Y. ONIKI 1972: Ecology and nesting behavior of the Chestnut-backed Antbird (*Myrmeciza exsul*). – Condor 74: 87–98
- — & Y. ONIKI 1978: Birds and army ants. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 9: 243–263
- — & Y. ONIKI 1981: Notes on the Slender Antbird. – Wilson Bull. 93: 103–107
- — , D. WECHSLER & Y. ONIKI 1978: On behavior and nesting of McConnell's Flycatcher (*Pipromorpha macconnelli*): does female rejection lead to male promiscuity? – Auk 95: 1–8
- WOLF, L. L. 1969: Breeding and molting periods in a Costa Rican population of the Andean Sparrow. – Condor 71: 212–219
- WOOLFENDEN, G. E. 1976: Co-operative breeding in American birds. – Proc. 16th Intern. Ornith. Congr. (Canberra 1974): 674–684

Anschrift des Autors:  
 Dr. J. Haffer,  
 Tommesweg 60, 4300 Essen 1

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Spixiana, Zeitschrift für Zoologie, Supplement](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [009](#)

Autor(en)/Author(s): Haffer Jürgen

Artikel/Article: [Ergebnisse moderner ornithologischer Forschung im tropischen Amerika. Eine Übersicht 117-166](#)