

Über Superspezies bei Vögeln

Von JÜRGEN HAFFER¹⁾

(Mit 4 Abbildungen)

Manuskript eingelangt am 11. November 1985

Zusammenfassung

Interessante intermediäre Stadien des Speziationsprozesses stellen solche Situationen dar, bei denen die regionalen Vertreter zwar schon reproduktive Isolation untereinander und damit Artstatus erreicht haben, aber ohne ökologische Sonderung in ähnlichen Habitaten einander ausschließende Areale einnehmen (Allospesies und Paraspezies). Parapatrische Arten sind bei Tieren wesentlich häufiger als früher angenommen wurde, jedoch sind die ökologischen Beziehungen solcher Arten entlang ihrer Kontaktzonen bisher nur in wenigen Fällen untersucht worden.

Parapatrische und allopatrische Arten bilden einen Artenkreis (Superspezies 1. Ordnung), wenn sie direkt von konspezifischen Vertretern einer Vorfahren-Art abstammen. Gruppen von nahe verwandten Arten der heutigen Fauna, die einander ausschließenden Areale besetzen und von zwei (oder mehr) direkt miteinander verwandten Vorfahren-Arten abstammen, werden hier als Superspezies 2. Ordnung (Mega-Superspezies) bezeichnet. Diese stellen supraspezifische Einheiten dar, deren geographische Vertreter trotz wiederholter Artbildungsvorgänge weiterhin ökologisch inkompatibel sind. Etwa 30% der Vogelarten Nordamerikas und Australiens sowie die Hälfte der Arten afrikanischer Singvögel sind Vertreter von Superspezies (1. und 2. Ordnung). Eine Artengruppe (Ex-Superspezies) besteht aus nahe verwandten Arten, die untereinander auch ökologische Sonderung entwickelt haben und weiträumig sympatrisch leben bzw. leben könnten.

Die geographischen Vertreter unabhängiger Arten ohne nahe Verwandte sowie die Vertreter von Superspezies 1. und 2. Ordnung bilden zusammen die höchsten Taxa der jeweiligen Tiergruppe, die objektiv erfaßt werden können. Einige Autoren, die die Zusammenhänge der Einzelformen betonen, fassen solche Abstammungsgemeinschaften als die taxonomische Grundeinheit der Art auf (zoogeographische Art, Formenkreis), während andere Autoren von der Mannigfaltigkeit der Natur beeindruckt zahlreiche eng umgrenzte Evolutionseinheiten als Arten anerkennen (phylogenetische Art, evolutionäre Art). Demgegenüber führt das Konzept der biologischen Art zu Spezies mittleren Umfangs. Unabhängig vom angewendeten Artbegriff empfiehlt es sich, eine Anzahl von informellen Kategorien im mikrotaxonomischen Bereich zu unterscheiden als taxonomisches Hilfsmittel bei Analysen der Differenzierungs- und Ausbreitungsvorgänge von empirischen Abstammungsgemeinschaften.

Summary

Interesting intermediate stages of the speciation process are those situations where geographical representatives have reached reproductive isolation and species status but inhabit mutually exclusive ranges in uniform habitat zones because they are still ecologically incompatible (allospecies and paraspecies). Parapatric animal species are more common than previously recognized. However, the

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Dr. J. HAFFER, Tommesweg 60, 4300 Essen-1.

ecological relations between such species along their zones of contact have been studied in only a few cases.

Parapatric and allopatric species are combined in a first order superspecies if they originated directly from conspecific representatives of a single ancestor species. Groups of closely related allo- or parapatric species that have been derived from two (or more) immediately related ancestral species are here designated second order superspecies (mega-superspecies). These are supraspecific entities whose geographical representatives still are ecologically incompatible even after several speciation events have affected the group. Approximately 30% of the bird species of North America and Australia and approximately half of the Afrotropical songbirds are members of superspecies (first and second order). A *species group* (ex-superspecies), consists of closely related and ecologically compatible species with extensively overlapping ranges or, if allopatric, potentially overlapping ranges.

The geographical representatives of independent species with no close relatives and the representatives of first and second order superspecies form the highest taxa which can be delimited objectively. Some authors consider such communities of descent as representing the basal taxonomic entity (zoogeographical species, Formenkreis), whereas other authors recognize more narrowly delimited evolutionary units as taxonomic species (phylogenetic species, evolutionary species). The concept of the biological species is intermediate between the wide and narrow concepts mentioned. Regardless of which species concept is applied it is recommended to distinguish a number of informal microtaxonomic categories as a useful tool in analyses of the differentiation and dispersal of member taxa of communities of descent.

Einleitung

Die Beziehungen unterschiedlich differenzierter geographischer Vertreter derselben Vogelart entlang von Kontaktzonen sind wiederholt untersucht worden, wobei breite bis schmale Hybrid- oder Mischzonen kartiert wurden (MAYR 1963, 1969). Bei Benachteiligung der Hybriden ist der Prozentsatz an Phänotypen der beiden jeweiligen randlichen Elternpopulationen im Kontaktbereich relativ hoch. Die Vertreter erreichen reproduktive Isolation wahrscheinlich vielfach durch Vervollkommnung meta- und insbesondere progamer Isolationsmechanismen im Sekundärkontakt und werden damit zu selbständigen biologischen Arten (Abb. 1). Wegen der dynamischen Beziehungen der Vertreter werden in manchen Fällen im Detail recht unterschiedliche Situationen entlang derselben regional ausgedehnten Kontaktzone angetroffen.

Haben Biospezies neben reproduktiver Isolation auch ausreichende ökologische Sonderung entwickelt, so sind sie in der Lage, ihre Brutareale übereinanderzuschieben und sympatrisch zu leben (MAYR 1963, SELANDER 1969, LACK 1971, PRIGOGINE 1984b). Der Speziationsprozeß ist damit abgeschlossen. Beispiele für derartige Situationen wahrscheinlich jüngst beendeter Artbildung und unterschiedlich ausgedehnter Überlappung der Brutareale sind die einander sehr ähnlichen west- und ostpaläarktischen Vertreter folgender Artenpaare: *Tetrao urogallus*/*T. parvirostris*, *Alectoris chukar*/*A. magna*, *Perdix perdix*/*P. dauuricae*, *Columba oenas*/*C. evermanni*, *Streptopelia turtur*/*S. orientalis*, *Cuculus canorus*/*C. saturatus*, *Bombycilla garrulus*/*B. japonica*, *Certhia brachydactyla*/*C. familiaris* und *Emberiza schoeniclus*/*E. pallasi*.

Interessante intermediäre Stadien des Speziationsprozesses stellen solche Situationen dar, bei denen (1) zumindest partielle ökologische Sonderung sympatrisches Vorkommen von zwei Arten ermöglicht, obwohl beide genetisch noch

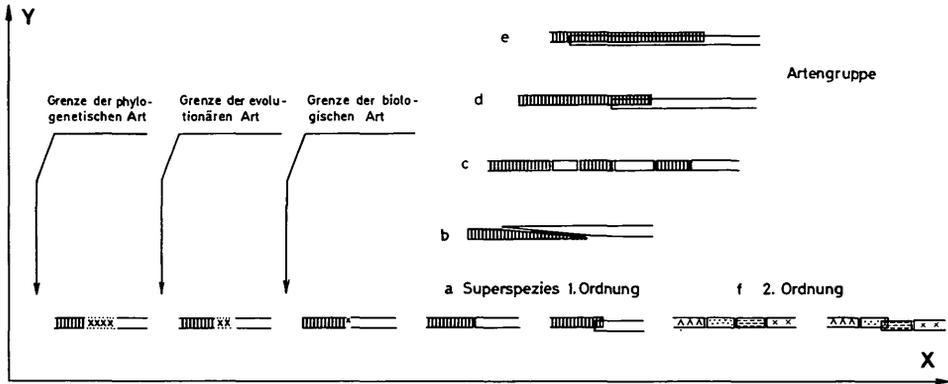


Abb. 1. Beziehungen nahe verwandter Formen zwischen den taxonomischen Niveaus der Subspezies (links) und Spezies (rechts) entlang von Kontaktzonen. Abzisse (x) indiziert zunehmende reproduktive Differenzierung der Vertreter und Ordinate (y) zunehmende ökologische Differenzierung der Vertreter im Kontaktbereich. Das Schema illustriert in Profildarstellung jeweils das Brutareal einer westlichen Form (schraffiert) und einer östlichen Form (unschraffiert) mit einer dazwischenliegenden Hybridzone abnehmender Breite (Kreuze) bis zu geographischem Ausschluß der betreffenden Formen ohne Mischung am Kontakt (a, Superspezies 1. Ordnung). Weitere Alternativen bei zunehmender ökologischer und taxonomischer Differenzierung sind (b) Überlagerung der Brutareale in unterschiedlichen Höhenzonen von Gebirgen, (c) regionale Überlagerung der Areale, wobei unterschiedlich große, ökologisch ähnliche Gebiete jeweils von nur einem Vertreter besetzt werden, (d, e) geographisch zunehmende echte Sympatrie beider Formen bis zu syntopem Vorkommen beider Arten (Artengruppe). Die Vertreter einiger Verwandtschaftsgruppen bleiben trotz fortschreitender taxonomischer Differenzierung und wiederholter spezifischer Aufspaltung anscheinend ökologisch so ähnlich, daß sie weiterhin am Kontakt miteinander konkurrieren und einander ausschließende Areale besetzen (f, Superspezies 2. Ordnung).

kompatibel sind und in Gefangenschaft fruchtbare Nachkommen erzeugen oder (2) die regionalen Vertreter zwar schon reproduktive Isolation und damit Artstatus erreicht haben, aber ohne ökologische Sonderung in ähnlichen Habitaten noch einander ausschließende Areale einnehmen (Abb. 1). Diese Areale sind entweder geographisch separiert (allopatrisches Vorkommen) oder grenzen aneinander (parapatrisches Vorkommen). Parapatrische Tierarten schließen einander bei reduzierter oder fehlender Hybridisation in ökologisch ähnlichen Habitaten geographisch aus (MAYR 1963, SELANDER 1969). Offenbar verhindert ökologische Konkurrenz im Kontaktbereich eine Überlappung der Areale und sympatrisches Vorkommen dieser Arten (Konkurrenz-Parapatrie). In den wenigsten Fällen liegen jedoch Geländeuntersuchungen vor, welche die Annahme ökologischer Konkurrenz der Vertreter solcher Artenpaare belegen könnten. Falls Hybridisation parapatrischer Arten stattfindet, ist jeder der beiden Elterphänotypen mit über 5% in der Population im Kontaktbereich vertreten (SHORT 1969, 1972). In solchen Fällen sind die Hybriden selektiv benachteiligt oder die F₁-Generation ist infertil (Hybridisations-Parapatrie; WHITE 1978, KEY 1981). Hierbei ist reproduktive Isolation der Arten durch metagame Isolationsmechanismen gewährleistet, aber eine Hybridisation am Kontakt wegen fehlender progamer Isolationsmechanismen (noch) nicht

verhindert. Auch geographischer Ausschluß nahe verwandter Arten in ökologisch stark abweichenden Habitaten (z. B. Wald/Savanne) fällt unter den Begriff der Parapatricie. Jedoch sind derartige parapatrische Repräsentanten wegen ihrer unterschiedlichen ökologischen Ansprüche schon weitergehend differenziert.

Parapatrische Arten kommen bei Tieren häufiger vor als früher angenommen wurde (SUDHAUS 1984). Im Gegensatz zu Hybridzonen, die die Verbreitungsgebiete konspezifischer Vertreter verbinden, sind die Beziehungen von parapatrischen Vogelarten entlang ihrer Kontaktzonen bisher wenig bekannt. Im vorliegenden Beitrag bespreche ich einige Verwandtschaftsgruppen parapatrischer und allopatrischer Vogelarten, welche die Differenzierung geologisch wahrscheinlich relativ kürzlich entstandener Biospezies verdeutlichen. Letztere werden in Superspezies (1. und 2. Ordnung) und Artengruppen zusammengefaßt. Diese stellen informelle taxonomische Kategorien dar, denen zunehmend differenzierte Verwandtschaftsgruppen biologischer Arten zugeordnet werden. Ich betone, daß das zugrundeliegende biologische Phänomen der zunehmenden taxonomischen Differenzierung geographischer Vertreter von Interesse ist und nicht eine detaillierte Definition der genannten informellen mikrotaxonomischen Kategorien oder eine pedantische Zuordnung möglichst vieler Populationseinheiten. Informelle Bezeichnungen für die genannten taxonomischen Einheiten sind zu deren Unterscheidung und zur Analyse unterschiedlich differenzierter Abstammungsgemeinschaften im mikrotaxonomischen Bereich zu Verständigungszwecken nützlich.

Superspezies und Artengruppe

Parapatrische und allopatrische Arten bilden einen Artenkreis (Superspezies), wenn sie direkt von konspezifischen Vertretern einer Vorfahren-Art abstammen (AMADON 1966, MAYR 1963). Dies ist eine Superspezies 1. Ordnung. Die Vertreter von Superspezies werden als Paraspezies (PRIGOGINE 1980, 1984a, b; SUDHAUS 1984) bzw. Allospezies (AMADON 1966) bezeichnet, je nachdem ob sie aneinandergrenzende Areale besetzen oder geographisch separiert sind. Parapatrische Arten, die am Kontakt eine „Zone der Überlappung und Hybridisation“ bilden, werden Semispezies genannt (SHORT 1969, 1972) und wie Allo- oder Paraspezies ebenfalls in Superspezies vereinigt. STEPANJAN (1978, 1983) hat in den Begriffsinhalt der Semispezies den der Megasubspezies (AMADON & SHORT 1976) einbezogen und schlägt als Kollektivbezeichnung für solche Formen den Terminus Ex-Konspezies vor. Dieser Vorschlag wird möglicherweise von solchen Systematikern befolgt werden, die wie STEPANJAN (l. c.) die Megasubspezies nicht anerkennen und den Artbegriff enger als unter dem Konzept der biologischen Art fassen. Megasubspezies oder Subspeziesgruppen sind Taxa oder Gruppen von Taxa, die sich nachweislich oder vermutlich dem Status biologischer Arten nähern bzw. ihn fast erreicht haben (AMADON & SHORT 1976). Wenn Megasubspezies in Kontakt stehen, sind schmale Hybridzonen zwischen ihnen entwickelt (z. B. die Aaskrähen *Corvus c. corone/cornix* in Europa, die Spechte *Colaptes a. auratus/cafer/chrysoides* in Nordamerika und *Colaptes m. melanochlorus/melanolaimus* in Südamerika

und viele andere Gruppen). Neuerdings hat CRAWFORD-CABRAL (1986) Arten, die aus Megasubspezies bestehen, als *Megaspezies* bezeichnet.

Der Superspezies-Begriff wurde in den letzten Jahrzehnten von Ornithologen in steigendem Maße angewandt (MAYR 1980), vielfach ohne daß dabei die genealogischen Beziehungen der Vertreter untereinander geprüft wurden. In manchen Fällen hat es sich aufgrund morphologisch-kladistischer Analysen herausgestellt, daß die geographischen Vertreter von Gruppen nahe verwandter parapatrischer oder allopatrischer Arten wahrscheinlich von jeweils zwei oder mehr Vorfahren-Arten abstammen. Diese standen vermutlich zueinander im Verhältnis von Allo-

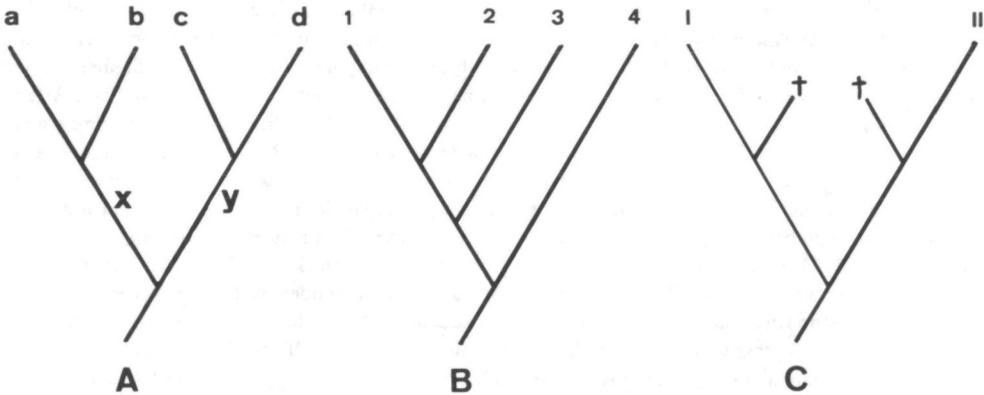


Abb. 2. Kladogramme der geographische Vertreter (biologische Arten) von Superspezies 2. Ordnung. Schematische Darstellung.

Die Arten jeder der Verwandtschaftsgruppen A, B und C schließen einander geographisch aus (allopatrisches oder parapatrisches Vorkommen) und bilden zusammen jeweils eine empirische Abstammungsgemeinschaft. Die Gruppe in A besteht aus zwei Superspezies 1. Ordnung (a, b und c, d), die von den Vorfahren-Arten x und y abstammen. Die Arten in B bilden eine Superspezies 1. Ordnung (1, 2) und zwei früher sukzessiv entstandene Arten (3, 4). Die heutigen Arten in C sind zu unterschiedlich differenziert, um einer Superspezies 1. Ordnung zugeordnet werden zu können und sind wahrscheinlich relikttätere Arten einer einst größeren Verwandtschaftsgruppe. Anstelle der streng dichotomen Spaltung der Stammlinien in A, B und C ist theoretisch auch eine mehrfache Spaltung (trichotom, etc.) in einzelnen Fällen denkbar.

oder Paraspezies, da auch die heutigen Nachfahren-Arten auf diesem Stadium der taxonomischen Differenzierung verharren. Derartige Gruppen allo- oder parapatrischer Biospezies vereinige ich in einer Superspezies 2. Ordnung oder Mega-Superspezies (Abb. 2). Diese stellt eine supra-spezifische Einheit dar, deren Vertreter trotz wiederholter Artbildungsvorgänge einander weiterhin geographisch ausschließen, da sie in Kontaktbereichen wahrscheinlich noch immer ökologisch konkurrieren. Die Vertreter von Superspezies 2. Ordnung stehen daher noch auf einem ähnlichen biologischen Differenzierungsstadium wie die von Superspezies 1. Ordnung, obwohl die betreffende Gruppe zwei oder mehr Speziationsvorgänge erlebt hat. Eine Superspezies 2. Ordnung besteht aus zwei (oder

mehr) allo- oder parapatrischen Superspezies 1. Ordnung, aus einer Superspezies 1. Ordnung mit einer (oder mehr) weiteren allo- oder parapatrischen Arten oder auch aus zwei (oder mehr) stark differenzierten allo- oder parapatrischen Arten, deren nächste Verwandte ausgestorben bzw. möglicherweise ausgestorben sind und die daher wahrscheinlich von getrennten Vorfahren-Arten abstammen (Abb. 2). Paraphyletische Gruppen sollten selbstverständlich nicht zu Superspezies zusammengefaßt werden. Der Prozentsatz biologischer Arten, die Vertreter von Superspezies 1. und 2. Ordnung sind, beträgt z. B. bei nordamerikanischen Vögeln 31% (MAYR & SHORT 1970), bei australischen Vögeln 29% (KEAST 1961) und bei afrikanischen Singvögeln 51% (HALL & MOREAU 1970).

Als Beispiele für Superspezies 2. Ordnung seien einige Fälle aus der neotropischen Vogelfauna genannt: Die trans-Andinen schwarzen Tukane *Ramphastos sulfuratus* und *R. brevis* (Abb. 3A) bilden eine Superspezies und stammen direkt von einer Vorfahren-Art ab, die einen gekielten Schnabel, weiße Oberschwanzdecken und gelblichgrüne Gesichtshaut hatte. Ebenso sind die beiden cis-Andinen Arten *Ramphastos vitellinus* und *R. dicolorus* Vertreter einer Superspezies 1. Ordnung, deren Vorfahre einen Schnabel mit einer unterschiedlich ausgeprägten Rinne entwickelte, die seitlich am Schnabel unter dem First in seiner ganzen Länge entlangläuft. Die Oberschwanzdecken der cis-Andinen Arten sind gelb bzw. rot und die Gesichtshaut hellblau bzw. rot. Da diese heutigen vier parapatrischen Arten von zwei Vorfahren-Arten abstammen, werden sie zu zwei parapatrischen Superspezies 1. Ordnung bzw. einer Superspezies 2. Ordnung zusammengefaßt. Die monophyletische Herkunft dieser vier Tukan-Arten von einem gemeinsamen Vorfahren wird durch ihre übereinstimmenden Rufe und Körpergröße im Vergleich zur nahe verwandten *R. tucanus*-Gruppe angedeutet. Die phylogenetischen Beziehungen der parapatrischen *Pteroglossus*-Arten (Abb. 3B) entsprechen dem in Abb. 2B dargestellten Schema. Auch in diesem Falle stammen die heutigen Arten von mehreren Vorfahren-Arten ab und sind zusammen als Superspezies 2. Ordnung anzusehen. Bei den *Galbula*-Glanzvögeln (Abb. 3C) bilden die Arten 1, 2 und 3 (Kehle und Brust schillernd grün) und die Arten a, b und c (Kehle weiß) je eine Superspezies 1. Ordnung, die zusammen im Hinblick auf ihren fast vollkommenen geographischen Ausschluß eine Superspezies 2. Ordnung bilden. Die sieben Hokkohuhn-Arten der Gattung *Penelope* (Abb. 3D), die feuchte Tieflandswälder von Mexiko bis Argentinien – Uruguay bewohnen, bilden drei Superspezies 1. Ordnung (*P. purpurascens*, *P. albipennis*; *P. jacquacu*, *perspicax*, *obsura*; *P. superciliaris*, *marail*), deren Vertreter einander am Kontakt zumeist ausschließen. Alle sieben *Penelope*-Arten sind monophyletisch und bilden zusammen eine Superspezies 2. Ordnung, da sie im wesentlichen ein parapatrisches Verbreitungsmosaik bilden. Bei den genannten Beispielen sind je zwei Vertreter derselben Superspezies oder von zwei parapatrischen Superspezies in gewissen begrenzten Gebieten sympatrisch (Ü der Abb. 3).

Wenn die Areale nahe verwandter Arten relativ weiträumig überlappen, d. h. die betreffenden Arten untereinander auch ökologische Sonderung entwickelt haben und sympatrisch leben, spricht man informell von einer Artengruppe (MAYR 1963; HALL & MOREAU 1970) oder Ex-Superspezies (VUILLEUMIER 1985). Das gilt auch für verwandte parapatrische Arten, die stark unterschiedliche Habitate (z. B. Wald bzw. Savanne) bewohnen, sowie für ökologisch ähnliche allopatrische Arten, von denen angenommen werden kann, daß sie bei Kontakt ihre Areale übereinanderschieben würden. Bei der Bearbeitung tropisch-afrikanischer Nicht-Singvögel (SNOW 1978) wurde der Begriff der Artengruppe auch auf solche Fälle ausgedehnt, bei denen Arten nicht mehr zu Superspezies zusammengefaßt werden können, aber einander entlang von Kontaktzonen in relativ einheitlichen Habitaten weiterhin geographisch ausschließen, d. h. auf solche Einheiten,

die ich hier als Superspezies 2. Ordnung bezeichnet habe. HALL & MOREAU (1970) hatten solche Fälle ebenfalls in die Kategorie der Superspezies aufgenommen. Eine Superspezies 2. Ordnung könnte rein beschreibend als eine „parapatrische Artengruppe“ angesehen werden. Es erscheint mir jedoch nützlich, den Begriff Artengruppe nur für nahe verwandte Arten zu verwenden, die ökologische Sonderung voneinander entwickelt haben, d. h. zumeist ausgedehnt sympatrisches bzw. potentiell sympatrisches Vorkommen besitzen. Dadurch werden die Bezeichnungen „Artengruppe“ und „Superspezies“ auf unterschiedliche biologische Differenzierung der Vertreter zurückgeführt, nämlich das Vorhandensein bzw. Fehlen ökologischer Sonderung der Vertreter im Kontaktbereich.

Geländestudien, die die Annahmen über die Beziehungen parapatrischer Arten entlang ihrer Kontaktzonen bestätigen, liegen bei Vögeln bisher nur von wenigen Vertretern einiger Superspezies vor, z. B. bei den amerikanischen Ammern *Passerina amoena*/*P. cyanea* (EMLEN et al. 1975), den Laubsängern *Phylloscopus collybita*/*P. lorenzii* (MARTENS 1982) und den Nachtigallen *Luscinia luscinia*/*L. megarhynchos* (LILLE & MORITZ 1987). Die Vertreter dieser Artenpaare sind zwar schon sexuell isoliert (Hybriden fehlen fast ganz), aber sie sind in Kontakt- bzw. Überlappungsgebieten interspezifisch territorial, d. h. verhalten sich ökologisch zueinander noch wie konspezifische Vertreter. Für die meisten Kontaktzonen parapatrischer Arten, seien es Vertreter von Superspezies 1. oder 2. Ordnung, bleibt zu klären (1) welche Mechanismen die reproduktive Isolation der konkurrierenden Arten sicherstellen, (2) ob agonistisches Verhalten der Arten zueinander (Interferenz-Konkurrenz) oder Verbrauch von Ressourcen durch den jeweiligen parapatrischen Vertreter (Exploitations-Konkurrenz) ein Überlappen der Areale verhindert, (3) ob die Lage der Kontaktzonen das Ergebnis historischer oder gegenwärtiger ökologischer Faktoren ist, (4) ob die Kontaktzonen stationär sind, ihre Lage fluktuiert oder ob sie in bestimmten Richtungen verlagert werden.

Ebenso bleibt zu untersuchen, unter welchen Bedingungen die differenzierenden Vertreter einer Verwandtschaftsgruppe nicht nur reproduktive Isolation sondern auch relativ rasch ökologische Sonderung und damit bei Kontaktnahme Sympatrie erreichen (Diskussion bei SUDHAUS 1984), während die Vertreter anderer Verwandtschaftsgruppen unter den Verhältnissen ihrer jeweiligen Lebensräume und Lebensgemeinschaften offenbar Schwierigkeiten haben, im Kontaktbereich ökologische Sonderung zu entwickeln und darum in ihrem Evolutionsverlauf länger auf dem allo- und parapatrischen Stadium verbleiben (Superspezies 1. und 2. Ordnung), Abb. 1. Unter den letzteren sind nicht nur Verwandtschaftsgruppen von Bodenvögeln, wie z. B. Steinhühner und Fasane, sondern auch solche von Bewohnern verschiedener Waldhabitate unter Sperlingsvögeln und Nicht-Passeriformes sowie ebenfalls von Küstenbewohnern und Hochseevögeln. Zukünftige genealogische Merkmalsanalysen dieser aus jeweils mehreren vikariierenden Arten bestehenden Verwandtschaftsgruppen werden die Grundlage für eine taxonomische Beurteilung als Superspezies 1. oder 2. Ordnung bilden. Die Zusammenstellungen von nahe verwandten allo- oder parapatrischen Vertretern auf den folgenden Seiten soll die Häufigkeit des Vorkommens wahrscheinlich ökologisch

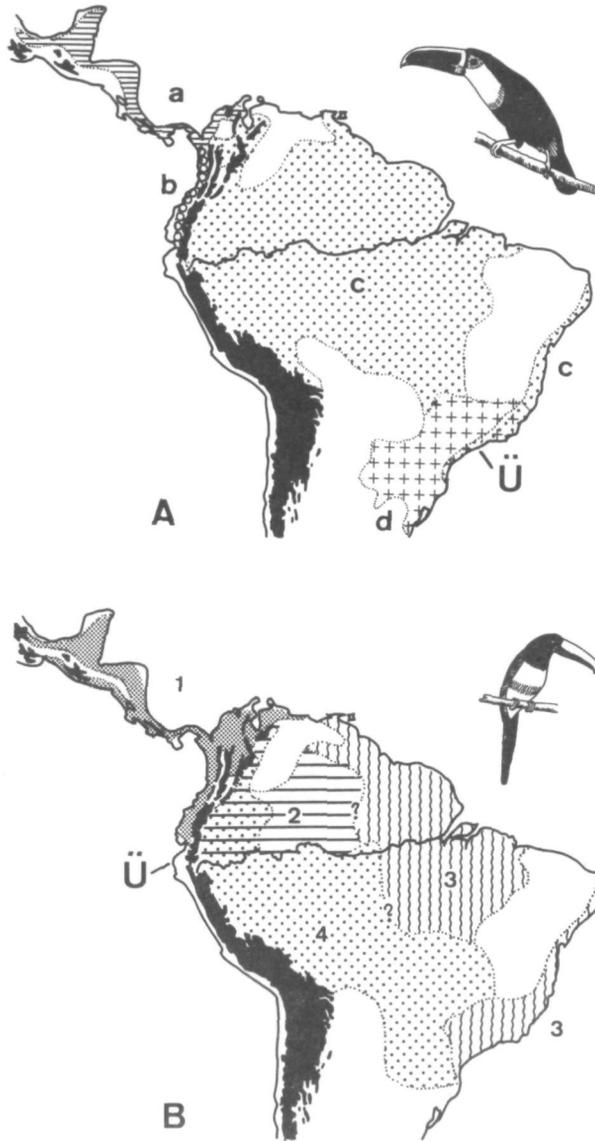


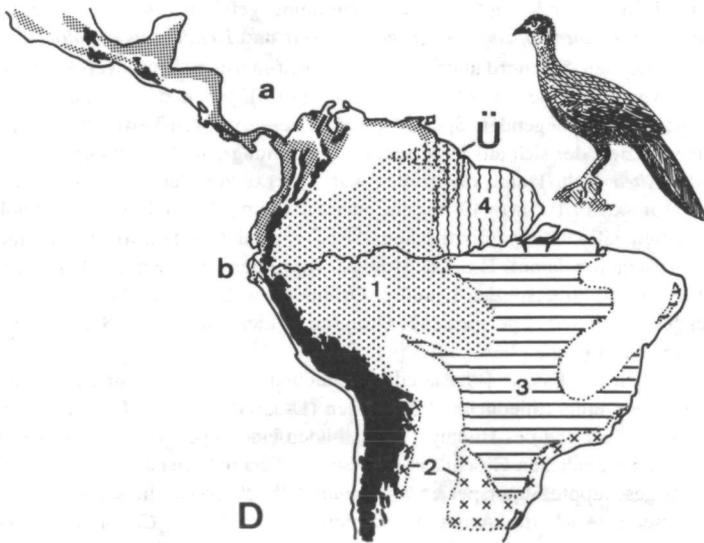
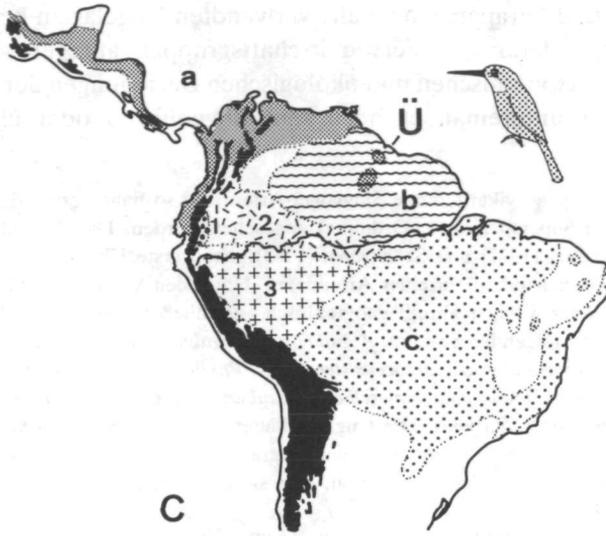
Abb. 3. Verbreitung von Superspezies 2. Ordnung neotropischer Vögel mit unterschiedlich ausgedehnten Überlappungsgebieten (Ü) der Areale bei Vertretern derselben Abstammungsgemeinschaft.

Anden und mittelamerikanische Gebirge sind schwarz. Verändert nach HAFFER (1974).

A – Tukane um *Ramphastos dicolorus*. *R. sulfuratus* (a) und *R. brevis* (b) sowie *R. vitellinus* (c) und *R. dicolorus* (d) bilden je eine parapatrische Superspezies 1. Ordnung. *R. vitellinus* (c) ist in Amazonien in drei stark unterschiedliche Vertreter differenziert, die noch hybridisieren und daher konspezifisch sind. Vertreter der beiden Superspezies (Arten a und c) stehen in NW Kolumbien in parapatrischem Kontakt. Der skizzierte Vogel ist *R. v. culminatus* des oberen Amazonas-Gebietes. Die genealogischen

Beziehungen der Arten dieser Superspezies 2. Ordnung entsprechen denen von Abb. 2 A.

B – Arassari-Tukane um *Pteroglossus aracari*. *P. torquatus* (1), *P. pluricinctus* (2), *P. aracari* (3, skizzierter Vogel), *P. castanotis* (4). Die genealogischen Beziehungen dieser Arten entsprechen denen von Abb. 2 B.



C – Glanzvögel um *Galbula galbula*. *G. pastazae* (1), *G. tombacea* (2), *G. cyanescens* (3) sowie *G. ruficauda* (a), *G. galbula* (b, skizzierter Vogel), *G. rufoviridis* (c) bilden je eine parapatrische Superspezies 1. Ordnung. Die genealogischen Beziehungen der Arten entsprechen denen von Abb. 2 A, wobei jede Superspezies jedoch aus drei Arten besteht.

D – Hokkohühner um *Penelope jacquacu*. *P. purpurascens* (a) und *P. albipennis* (b), *P. jacquacu* (1, skizzierter Vogel) und *P. obscura* (2) sowie *P. superciliaris* (3) und *P. marail* (4) bilden drei Superspezies 1. Ordnung. Eine im oberen Cauca-Tal Süd-Kolumbiens isolierte Form (*perspicax*) steht *P. jacquacu* nahe und ist wahrscheinlich schon artlich differenziert (ELEY 1982). Die genealogischen Beziehungen der Arten dieser Verwandtschaftsgruppe entsprechen denen von Abb. 2 A mit zusätzlich einer dritten Superspezies 1. Ordnung.

bedingter Allo- und Parapatric bei nahe verwandten Vogelarten hervorheben und zur Untersuchung derartiger Verwandtschaftsgruppen anregen. Vorläufig sind Einzelheiten der taxonomischen und ökologischen Beziehungen der meisten aufgeführten Vertreter untereinander noch sehr ungenügend oder überhaupt nicht bekannt.

Paläarktis: Zahlreiche vikariierende Singvogel-Arten sind so nahe verwandt, daß sie als Paraloospezies von Superspezies (1. Ordnung) angesehen werden. Die Zusammenstellungen von WOLTERS (1973), VOOUS (1977) und STEPANJAN (1983) geben erste Übersichten mit Hinweisen auf bisher vorliegende Spezialstudien einzelner Artenpaare. Unter den Vertretern, die in Kontakt stehen und einander mehr oder weniger abrupt geographisch ausschließen (fast ohne oder mit reduzierter Hybridisation) seien die folgenden genannt: *Alauda arvensis/gulgula*, *Sitta europaea/castanea*, *Hippolais icterinalpolyglotta*, *Acrocephalus arundinaceus/stentoreus*, *Phylloscopus collybita/lorenzii*, *Luscinia luscinia/megarhynchos*, *Oenanthe hispanicalpleschanka*, *Emberiza cialgodlewskii*, *Emberiza melanocephala/bruniceps*, *Delichon urbica/dasyptus*. Die Unglückshäher der *Perisoreus infaustus/canadensis* Superspezies mögen mit *P. (Boanerges) internigrans* von Zentral-China eine Superspezies 2. Ordnung bilden, wobei angenommen wird, daß diese drei Arten, falls sie in Kontakt kämen, einander geographisch ausschließen würden.

Unter Nicht-Singvögeln bilden die Königshühner (*Tetraogallus*, siehe NIETHAMMER 1967) und die Steinhühner (*Alectoris* siehe WATSON 1962a, b) Gruppen vikariierender Arten, die wohl als Superspezies 2. Ordnung aufzufassen sind, weil jede dieser beiden Gruppen wahrscheinlich von zwei (oder mehr) Vorfahren-Arten abstammen. Dasselbe gilt für eine Anzahl von Verwandtschaftsgruppen, die bei CRAMP (1985 und frühere Bände) zu Superspezies zusammengefaßt wurden; z. B. die Arten um *Sterna albifrons*, *S. bengalensis*, *Streptopelia roseigrisea*, *S. turtur* und *Dendrocopus major*.

Nearktis: Unter den 567 nordamerikanischen, nicht-marinen Brutvogel-Arten sind 176 Arten (31%) Vertreter von Superspezies. MAYR & SHORT (1970) geben dazu detaillierte Angaben und Hinweise auf die zugrundeliegenden Spezialstudien. Diese Autoren vertreten einen relativ weiten Begriff der Superspezies, der sich auf Superspezies 1. Ordnung und 2. Ordnung bezieht.

Tropen der Alten Welt: Durch die großen Kartenwerke zur Verbreitung tropisch-afrikanischer Vögel (HALL & MOREAU 1970, SNOW 1978, siehe auch PRIGOGINE 1984a, b) wurde der hohe Prozentsatz an nahe verwandten allo- und parapatrischen Arten sowohl von Singvögeln als auch von Nicht-Singvögeln dieser Region bekannt. HALL & MOREAU (l. c.) benutzten einen relativ weiten Begriff der Superspezies (umfassend Superspezies 1. und 2. Ordnung), während die Autoren in SNOW (l. c.) die Superspezies enger faßten und Superspezies 2. Ordnung im hier gebrauchten Sinne in die Kategorie der Artengruppe einbezogen (siehe oben).

Zahlreiche Arten der Fasane (Phasianidae) schließen einander in Asien geographisch aus oder bewohnen in Gebirgen unterschiedliche Höhenzonen (DELACOUR 1951). Die Tragopane (*Tragopan*) der Gebirgswälder Chinas und des Himalaya, z. B., bilden eine Superspezies 2. Ordnung, die aus fünf Arten besteht: die im männlichen Geschlecht unterseits gefleckte Superspezies *T. satyra/melanocephalus*, die unterseits geschuppte Superspezies *T. temminckii/blythi* sowie die separate Art *T. caboti* mit einfarbiger Unterseite. Auch die Arten der Genera *Lophophorus*, *Crossoptilon*, *Syrmaticus* und *Polyplectron* sind als Superspezies 2. Ordnung aufzufassen, obwohl detaillierte Merkmalsanalysen noch ausstehen.

Unter den Papageien (Psittacidae) Südost-Asiens befinden sich zahlreiche allo- und parapatrische Arten, die zu Superspezies (1. und 2. Ordnung) zusammenzufassen sind, wie z. B. die aus sieben Arten bestehende Gattung *Cacatua* und die Arten von *Trichoglossus*, *Lorius*, *Micropsitta* und *Alisterus* (FORSHAW 1973). Ähnliches gilt für die Nashornvögel (Bucerotidae) der Gattungen *Anthracoseros*, *Penelopides*, *Rhyticeros* und *Buceros* (SANFT 1960, SNOW 1978, KEMP & CROWE 1985).

Eine relativ große Zahl von Arten der Bienenfresser (Meropidae) bilden Artenpaare oder -trios, deren Vertreter einander ohne Hybridisation am Kontakt geographisch ausschließen. FRY (1984) hat einige dieser Artenpaare, die offensichtlich unmittelbar aus Subspezies einer Vorfahren-Art entstanden, als Superspezies bezeichnet: *Merops variegatus/oreobates*, *M. bullocki/bullockoides* und *M.*

persicus/superciliosus. Einige weitere parapatrische Arten sind weitergehend differenziert und können in Superspezies 2. Ordnung vereinigt werden, z. B. *Nyctornis athertonilamicta* in Südost-Asien, die in Thailand eine schmale Überlappungszone bilden. Der Somali-Bienenfresser (*Merops revoilii*) ist mit *M. bullockoides* über große Strecken in Ost-Afrika parapatrisch und nur im Küstentiefland besteht eine schmale Überlappungszone. Die Arten der *M. bullocki* Superspezies und *M. revoilii* bilden zusammen eine Superspezies 2. Ordnung. Auch der Europäische Bienenfresser (*Merops apiaster*) und der in der Kopfzeichnung ähnliche Braunkopf-Spint (*M. leschenaulti*), die einander in den Vorbergen des Himalaya begegnen und geographisch ausschließen, sind zu unterschiedlich differenziert, um noch als Vertreter einer einfachen Superspezies angesehen zu werden, könnten aber in einer Superspezies 2. Ordnung vereinigt werden. Nahe verwandte afrikanische Arten, die unterschiedlich weiträumig sympatrisch leben und Artengruppen bilden, sind *Merops muelleri* und *M. gularis* der Regenwälder sowie die sehr ähnlichen Arten *M. hirundineus*, *M. pusillus* und *M. variegatus*, die Savannen-Waldland und Grasflächen in Wassernähe bevorzugen.

Australien: Unter 425 Brutvögeln sind 125 Arten (29%) Vertreter von Superspezies wie die zusammenfassende Studie von KEAST (1961) zeigt, die viele Einzelheiten diskutiert. Zukünftige Untersuchungen mögen eine Unterscheidung von Superspezies 1. und 2. Ordnung bei australischen Vögeln ermöglichen.

Tropen der Neuen Welt: Tukane (Ramphastidae) bewohnen Wälder im Tiefland und in den Gebirgen Mittel- und Südamerikas. Ihre Vertreter werden zu 33 Biospezies zusammengefaßt (HAFFER 1974). 8 Arten haben keine unmittelbaren Verwandten und 25 Arten gehören zu 10 Superspezies 1. Ordnung (Tab. 1). Bei den Gattungen *Andigena*, *Aulacorhynchus*, *Pteroglossus*, *Selenidera* und *Ramphastos* gibt es parapatrische Superspezies sowie eine Superspezies mit einer oder zwei weiteren para- oder allopatrischen Arten, die jeweils zusammen eine Superspezies 2. Ordnung bilden, z. B. die Arten um *Ramphastos dicolorus* (Abb. 3A). Die grünen Bergtukane der *Aulacorhynchus derbianus* Superspezies (Brust und Bürzel grün wie das übrige Körpergefieder, 0–2 mittlere Schwanzfedern mit rotbrauner Spitze) und die der *A. haematopygus* Superspezies (blaues Brustband und roter Bürzel, 4 mittlere Schwanzfedern mit rotbrauner Spitze) schließen einander geographisch aus und bilden zusammen eine Superspezies 2. Ordnung (Abb. 4). Ein Vertreter der *haematopygus*-Superspezies besetzt die nördlichen Anden und mehrere Vertreter der *derbianus*-Superspezies bewohnen die Berge des nördlichen und südlichen Venezuela. Nur am Osthang der zentralen Anden von Peru und Bolivien haben Vertreter beider Superspezies ihre Areale im wahrsten Sinne des Wortes übereinandergeschoben und bewohnen hier unterschiedliche Höhenzonen. Ähnliche allo- und parapatrische Verbreitungsmuster von Superspezies 1. und 2. Ordnung finden sich bei Vertretern der Hokkohühner (Cracidae; DELACOUR & AMADON 1973), Schmuckvögel (Cotingidae; SNOW 1982), Trompetervögel (Psophiidae), Glanzvögel (Galbulidae), Papageien (Psittacidae), Boden-Kuckucke (*Neomorphus*, Cuculidae), Schnurrvögel (Pipridae), Häher (*Cyanocorax*, Corvidae) und Tangaren (Thraupidae), siehe HAFFER (1970, 1974, 1975, 1977, 1985, 1986a), SHORT (1975), VUILLEUMIER (1981) und wahrscheinlich bei vielen weiteren neotropischen Familien.

Seevögel: zahlreiche nahe verwandte Arten, von denen viele nicht nur relativ schmale litorale Lebensräume bewohnen, schließen einander geographisch aus (HARRISON 1983) und sollten auf ihre verwandtschaftlichen Beziehungen näher untersucht werden. Beispiele allo- oder parapatrischer Arten, die wahrscheinlich Superspezies (1. und 2. Ordnung) bilden, sind unter Pinguinen *Eudyptes pachyrhynchus/robustus/sclateri* um Süd-Neuseeland sowie die *Spheniscus*-Arten von Südafrika und Südamerika (*S. demersus/magellanicus/humboldtii/mendiculus*); die Albatrosse *Diomedea chlororhynchus/cauta*, die Eissturmvögel *Fulmarus glacialis/glacialoides*; die Tölpel *Sula bassana/capensis/serrator* sowie *Sula nebouxiil/variegata*; zahlreiche Arten unter den Sturmschwalben, Sturmtauchern- und der *Pterodroma*-Gruppe. Viele küstenbewohnende Kormoran-Arten sind parapatrisch (z. B. *Phalacrocorax magellanicus/bougainvillei* und *Ph. varius/fuscescens*) oder allopatrisch (*Ph. carunculatus/campbelli/atriceps*), ebenfalls zahlreiche nahe verwandte Möwen-Arten wie z. B. *Larus novaehollandiae/hartlaubii/cirrocephalus* von Afrika und Australien und *L. belcheri/atlanticus/scoresbii* des südlichen Südamerika. Dasselbe gilt für die Vertreter der komplexen Gruppe der Silber/Heringsmöwen, in der die Arten *Larus argentatus/cachinnans/thayeri/glaucoides* wahrscheinlich als eine Superspezies 2. Ordnung aufzufassen

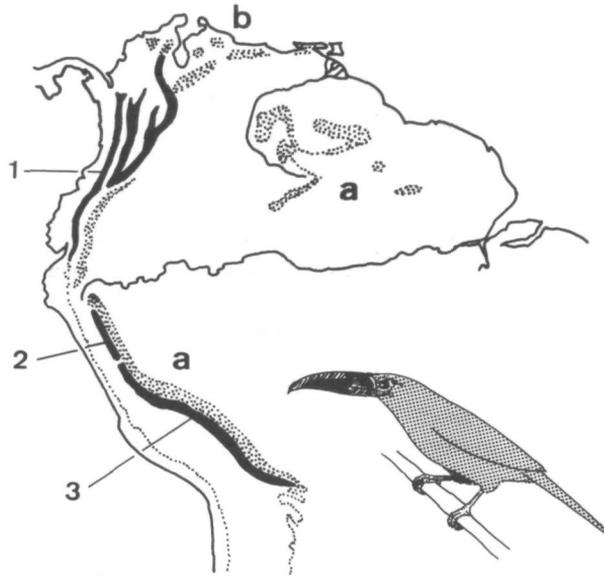


Abb. 4. Verbreitung der vorwiegend grün gefärbten Bergtukane um *Aulacorhynchus sulcatus* (SWAINSON) in Südamerika. *A. haematopygus* Superspezies 1. Ordnung (schwarzes Areal) mit *A. haematopygus* (1), *A. huallagae* (2), *A. coeruleicinctis* (3) und die *A. sulcatus* Superspezies 1. Ordnung (punktiertes Areal) mit *A. derbianus* (a) und *A. sulcatus* (b). Vertreter der letzteren beiden Biospezies sind als Bewohner weit getrennter Gebirge unterschiedlich stark differenziert, werden aber jeweils als noch konspezifisch angesehen (*A. derbianus* mit 5 Subspezies und *A. sulcatus* mit 3 Subspezies). Vertreter beider Superspezies (Arten 2, 3 und Art a) ersetzen einander in verschiedenen Höhenzonen am Ostabhang der Anden von Peru und Bolivien. Der skizzierte Vogel repräsentiert *A. derbianus*. Die genealogischen Beziehungen der Arten dieser Abstammungsgemeinschaft entsprechen denen von Abb. 2 A. Abgeändert und vereinfacht nach HAFFER (1974).

sind. Die Gruppen der allo-parapatrischen Austernfischer (*Haematopus*), Säbelschnäbler (*Recurvirostra*) und Stelzenläufer (*Himantopus*) sind weltweit verbreitet. Einige weitere Superspezies sind die Scherenschnäbler (*Rhynchops niger/flavivirostris/albicollis*), die Teiste (*Cephus grylle/columba/carbo*) und die Papageitaucher (*Fratercula arctica/corniculata*).

Diskussion

Die geographischen Vertreter unabhängiger Arten ohne nahe Verwandte sowie die Vertreter von Superspezies 1. und 2. Ordnung bilden zusammen jeweils die höchsten Taxa der betreffenden Tiergruppe, die objektiv erfaßt werden können (MAYR 1942: 169). Sie bilden Verwandtschaftsgruppen, die als empirische Abstammungsgemeinschaften jeweils eine oder mehrere Fortpflanzungsgemeinschaften umfassen (HERRE 1961)¹). Die empirische Basis für die Zusammenfassung

¹) Das mikrotaxonomische Konzept der empirischen Abstammungsgemeinschaft unterscheidet sich begrifflich sehr deutlich vom kladistischen Konzept der geschlossenen Abstammungsgemeinschaft („... eine Einheit aus zwei oder mehr evolutionären Arten einschließlich der nur ihnen gemeinsamen Stammart“, AX 1984: 31).

mehrerer biologischer Arten zu einer derartigen Abstammungsgemeinschaft der heutigen Fauna ist durch das allo- oder parapatrische Verbreitungsmuster, das gegenseitige Verhältnis der einzelnen Arten am Kontakt, ihre Merkmalsdifferenzierung sowie ihre genealogischen Beziehungen vorgegeben. Die Vertreter derselben Abstammungsgemeinschaft sind unterschiedlich differenziert (mit oder ohne reproduktive Isolation) und zeigen untereinander noch keine ökologische Sonderung, wo sie in Kontakt kommen. Sie schließen einander wahrscheinlich aus diesem Grunde geographisch aus, d. h. sie blieben im Evolutionsverlauf trotz fortschreitender taxonomischer Differenzierung nahe der Basis des Diagramms der Abb. 1. In ihrer Gesamtheit bilden die Vertreter einer empirischen Abstammungsgemeinschaft zusammen eine Evolutionseinheit, die nicht nur reproduktiv, sondern auch ökologisch von einer zweiten solchen Abstammungsgemeinschaft isoliert ist.

Drei der 12 empirischen Abstammungsgemeinschaften der Tukane (Ramphastidae, Tab. 1) bestehen jeweils aus einer monotypischen oder wenig gegliederten Biospezies mit relativ begrenztem Verbreitungsgebiet (*P. beauharnaesii*, *B. bailloini*, *R. toco*), eine andere besteht aus einer weit verbreiteten polytypischen Art (*Aulacorhynchus prasinus* mit 14 Subspezies). Die 8 anderen Abstammungsgemeinschaften bestehen aus jeweils 2–6 parapatrischen Arten, von denen jede intern unterschiedlich stark subspezifisch differenziert ist. Die Arten jeder der letzteren Abstammungsgemeinschaften der Tukane bilden eine Superspezies 1. Ordnung und werden gegebenenfalls zu Superspezies 2. Ordnung zusammengefaßt. Im Laufe des Ausbreitungsvorganges haben einige Abstammungsgemeinschaften der Tukane und vieler anderer Familien riesige Verbreitungsgebiete im neotropischen Raum besetzt und durch zunehmende taxonomische Differenzierung mosaikartige Verbreitungsmuster entwickelt (HAFFER 1974, 1986a). Dasselbe gilt für zahlreiche afrotropische Abstammungsgemeinschaften (HALL & MOREAU 1970, SNOW 1978).

Beispiele für empirische Abstammungsgemeinschaften neotropischer Vögel, bei denen je ein geographischer Vertreter so stark differenziert wurde, daß er nicht nur eine selbständige Art darstellt, sondern von einigen Systematikern einer eigenen monotypischen Gattung zugewiesen wurde oder noch wird, sind die folgenden: (1) Der im adulten Stadium kahlköpfige Papagei *Pionopsitta vulturina* bewohnt die Wälder südlich der Amazonas-Mündung; er ist nichts anderes als der geographische Vertreter einer amazonischen Abstammungsgemeinschaft der Papageien, die aus *Pionopsitta barrabandicaicalvulturina* besteht (Tab. 2). *P. vulturina* wird noch heute gelegentlich in der monotypischen Gattung „*Gypopsitta*“ abgetrennt (FORSHAW 1973), obwohl sich schon mehrere Autoren gegen eine solche taxonomische Überbewertung vorwiegend eines einzelnen Merkmals geäußert haben. (2) Ähnliches gilt für den südostbrasilianischen Vertreter der im tropischen Südamerika weit verbreiteten Kurzschwanz-Glanzvögel (*Brachygalba albogularis* Superspezies), der unter der Bezeichnung „*Jacamaralcyon tridactyla*“ in einem monotypischen Genus abgetrennt wird, obwohl die Unterschiede in der Gefiederfärbung, Schwanzlänge und durch das Fehlen der Hinterzehe als Rechtfertigung dafür kaum ausreichen (HAFFER 1974). (3) Auch die Faden-Pipra (*Pipra filicauda*) des nordwestlichen Amazonien bis NO-Kolumbien und N Venezuela ist der Vertreter einer aus *Pipra aureolafasciicaudalfilicauda* bestehenden tropisch-amerikanischen Abstammungsgemeinschaft der Schnurrvögel und sollte nicht durch taxonomische Überbewertung der Modifikation ihrer Schwanzfedern in einem monotypischen Genus „*Teleonema*“ taxonomisch isoliert werden (HAFFER 1970).

Tab. 1. Empirische Abstammungsgemeinschaften und Biospezies bei Tukanen (Ramphastidae). Nach Angaben in Haffer (1974). Superspezies 1. Ordnung (S₁) und 2. Ordnung (S₂), Subspezies (ssp), monotypisch (m).

Gattung	Empirische Abstammungsgemeinschaft ¹⁾		Biospezies
<i>Andigena</i>	<i>hypoglauca</i>	S ₂ {	S ₁ { <i>nigrirostris</i> (3 ssp) <i>hypoglauca</i> (2 ssp) <i>laminirostris</i> (m) <i>cucullata</i> (m)
<i>Aulacorhynchus</i>	<i>prasinus</i>	S ₂ {	S ₁ { <i>prasinus</i> (14 ssp) <i>derbianus</i> (5 ssp) <i>sulcatus</i> (3 ssp)
	<i>sulcatus</i>		S ₁ { <i>haematopygus</i> (2 ssp) <i>huallagae</i> (m) <i>coeruleicinctis</i> (m)
<i>Pteroglossus</i>	<i>viridis</i>	S ₂ {	S ₁ { <i>viridis</i> (m) <i>inscriptus</i> (2 ssp)
	<i>bitorquatus</i>		S ₁ { <i>bitorquatus</i> (3 ssp) <i>flavirostris</i> (3 ssp)
	<i>aracari</i>	S ₂ {	S ₁ { <i>aracari</i> (2 ssp) <i>castanotis</i> (2 ssp) <i>pluricinctus</i> (m)
	<i>beauharnaesii</i>		S ₁ { <i>torquatus</i> (6 ssp) <i>beauharnaesii</i> (m)
<i>Selenidera</i>	<i>maculirostris</i>	S ₂ {	S ₁ { <i>maculirostros</i> (m) <i>gouldii</i> (2 ssp) <i>culik</i> (m) <i>nattereri</i> (m) <i>reinwardtii</i> (2 ssp) <i>spectabilis</i> (m)
<i>Bailloni</i>	<i>bailloni</i>		<i>bailloni</i> (m)
	<i>dicolorus</i>	S ₂ {	S ₁ { <i>dicolorus</i> (m) <i>vitellinus</i> (5 ssp) <i>brevis</i> (m) <i>sulfuratus</i> (2 ssp)
<i>Ramphastos</i>	<i>toco</i>	S ₂ {	<i>toco</i> (2 ssp)
	<i>tucanus</i>		S ₁ { <i>tucanus</i> (2 ssp) <i>ambiguus</i> (3 ssp)

¹⁾ Als Bezeichnung für empirische Abstammungsgemeinschaften benutze ich die (*fettgedruckten*) Namen des zuerst beschriebenen geographischen Vertreters jeder Abstammungsgemeinschaft und unterscheide sie dadurch von dem gleich lautenden Namen der betreffenden Biospezies (z. B. *Andigena hypoglauca* gegenüber *A. hypoglauca*).

Einige Vertreter von Superspezies 1. und 2. Ordnung neotropischer Vögel deuten durch Überlappen ihrer Areale ohne Hybridisation die Entwicklung regionaler Sympatrie zwischen Vertretern derselben Abstammungsgemeinschaft an (Abb. 3). Derartige Situationen sind von allgemeiner Bedeutung, denn sie könnten als Anfangsstadien der Entstehung einer neuen Abstammungsgemeinschaft interpretiert werden und repräsentieren taxonomische Übergangsstadien im Grenzbereich der Kategorien von Superspezies und Artengruppe. So würde man bei den Arassari-Tukanen um *Pteroglossus aracari* (Abb. 3B) wahrscheinlich zwei Abstammungsgemeinschaften unterscheiden, wenn Art 4 nicht nur mit Art 2 in NW Amazonien, sondern auch mit Art 3 in Zentral-Brasilien sympatrisch leben würde, zumal Art 4 (*P. castanotis*) in den Körperproportionen von den anderen Arten abweicht. Ähnliches gilt für die anderen in Abb. 3 illustrierten Superspezies. Außerdem lebt in SW Amazonien ein weiterer Vertreter der Arassari-Tukane (*P. beauharnaesii*) in seinem ganzen Areal sympatrisch mit Art 4 und repräsentiert eine eigene, nur aus dieser einen Biospezies bestehende Abstammungsgemeinschaft, deren Entstehung auf eine frühere geographische Differenzierung der *Pteroglossus*-Gruppe zurückgeht.

In den in Abb. 3 illustrierten Fällen wird das lokale sympatrische Vorkommen von jeweils zwei Vertretern einer Abstammungsgemeinschaft durch unterschiedliche Körpergröße und/oder unterschiedliche Habitatpräferenzen ermöglicht (HAFFER 1974). Unter europäischen Vögeln finden wir eine ähnliche Situation regionaler Sympatrie mit Habitatsonderung zwischen Vertretern derselben Abstammungsgemeinschaft bei den Fliegenschnäppern *Ficedula hypoleuca* und *F. albicollis/semitorquata* (LÖHRL 1955, ALERSTAM et al. 1978, ALATALO et al. 1982).

Die morphologischen Unterschiede zwischen Vertretern verschiedener Abstammungsgemeinschaften sind vielfach größer als zwischen Vertretern derselben Abstammungsgemeinschaft. Jedoch gibt es umgekehrt äußerst ähnliche Vertreter verschiedener Abstammungsgemeinschaften, z. B. die grünen Bergtukane *Aulacorhynchus prasinus* und *A. derbianus*, sowie sehr unterschiedliche Vertreter derselben Abstammungsgemeinschaft, z. B. die schwarzen und grünen Vertreter des amazonischen Schnurrvogels *Pipra coronata* (HAFFER 1970).

Der Begriff der taxonomischen Grundeinheit der Art (Spezies) wird gegenwärtig wieder sehr unterschiedlich beurteilt, je nachdem ob ein Autor von der Mannigfaltigkeit der Natur beeindruckt zahlreiche relativ eng umgrenzte Evolutionseinheiten als Arten anerkennt (Phylogenetische Art, CRACRAFT 1983; Evolutionäre Art, SIMPSON 1961; WILEY 1978, 1981, STEPANJAN 1978, 1983) oder die Zusammenhänge der Einzelformen und die Einheit der Natur hervorhebend weniger Arten mit relativ weiter Umgrenzung bevorzugt, die den empirischen Abstammungsgemeinschaften weitgehend entsprechen (Formenkreis, KLEINSCHMIDT 1900, 1926; zoogeographische Art, MAYR & SHORT 1970, BOCK & FARRAND 1980; taxonomische Arten in der Konzeption von MEISE 1938, 1975 und ECK 1973, 1980a, b, 1982). Im Vergleich zu diesen Artkonzepten führt das Konzept der biologischen Art (MAYR 1940, 1942, 1963) zu Arten mittleren Umfangs und nutzt das wichtige Stadium der Entstehung einer evolutiv unabhängigen, weil reprodu-

tiv isolierten Einheit zur Artbegrenzung, selbst wenn die betreffenden Einheiten untereinander noch nicht ökologisch kompatibel sind und einander als Allo- oder Paraspezies weiterhin geographisch ausschließen sowie als Vertreter derselben Abstammungsgemeinschaft in ihrem genetisch festgelegten morphologischen Grundmuster vielfach noch übereinstimmen. Konservative morphologische Grundmuster und ihre häufig geographisch gerichtete Abänderung hat insbesondere ECK (1973, 1977, 1980a, b, 1981, 1982, 1985) bei mehreren Gruppen paläarktischer Vögel untersucht und auf dieser Basis relativ weite Umgrenzungen von Arten bei Würgern, Meisen, und Finken abgeleitet, die in ihrem jeweiligen Umfang empirischen Abstammungsgemeinschaften im hier gebrauchten Sinne entsprechen. Es sei betont, daß sich der evolutionäre Artbegriff von ECK (l. c.) in seinem weiten Umfang erheblich vom evolutionären Artkonzept WILEYS (1978, 1981) unterscheidet, das umgekehrt zu eng umgrenzten Arttaxa führt. Selbstverständlich werden die zahlreichen unabhängigen Biospezies, die zu keiner Superpezies gehören und daher jeweils eine eigene Abstammungsgemeinschaft repräsentieren, sowohl unter dem weiten Formenkreis-Konzept wie unter dem engeren Konzept der Biospezies als Arten in gleicher Weise umgrenzt. Dahinter steht das bisher ungeklärte biologische Problem, warum viele Abstammungsgemeinschaften (zoogeographische Arten) polytypisch wurden, d. h. ihre allo-/parapatrischen Vertreter Schwierigkeiten hatten, ökologische Kompatibilität zu entwickeln (Superpezies 1. und 2. Ordnung), während andere zoogeographische Arten monotypisch sind, weil die einzige sie repräsentierende Biospezies mit ihren Verwandten relativ rasch (?) ökologisch kompatibel wurde (unabhängige Biospezies).

Die Differenzierungsprozesse von Populationen, die zu den verschiedenen mikrotaxonomischen Niveaus der Megasubspezies, Allo-/Paraspezies, Synspezies führen, sind anscheinend prinzipiell ähnlicher Natur und wirken additiv. Daher erscheint es grundsätzlich ebenso möglich zu sein, die Art mit weiter Umgrenzung dem Begriff der empirischen Abstammungsgemeinschaft gleichzusetzen, oder das Kriterium der reproduktiven Isolation zur Abgrenzung von Biospezies anzuwenden oder umgekehrt einen engen (phylogenetischen) Artbegriff auf biogeographisch differenzierte Einheiten mit apomorphen Merkmalen zu gründen, die deutlich differenzierten Subspezies oder Megasubspezies unter dem Biospezies-Konzept entsprechen. Falls jedoch der Prozeß der mikrotaxonomischen Differenzierung in einem bestimmten Niveau „gestuft“ verläuft, d. h. Kladogenese durch besondere Vorgänge (z. B. Quantum-Speziation) charakterisiert wäre, könnte dadurch eine natürliche Position der Artgrenze vorgegeben sein. Vielleicht werden im Verlauf der Diskussion der nächsten Jahre die Kriterien für die Umgrenzung von Arten präzisiert und der biologische Artbegriff möglicherweise zum evolutionären Artbegriff sensu WILEY (1978, 1981) eingengt. Damit würden schon solche Populationsgruppen als taxonomische Arten eingestuft, die schmale und stabile Hybridzonen bilden, in denen Mischlinge selektiv benachteiligt sind. Solche Populationsgruppen (evolutionäre Arten) bewahren ihre evolutionäre Identität trotz eingeschränktem Genfluß (WILEY 1981). Es werden insbesondere solche vergleichenden Untersuchungen wichtig, die die biologische Natur der genetisch-taxono-

Tab. 2. Unterschiedliche taxonomische Differenzierung geographischer Vertreter einiger Abstammungsgemeinschaften amazonischer Vögel; nach Angaben in HAFFER (1970, 1974). Superspezies 1. Ordnung (S₁) und 2. Ordnung (S₂).

Biospezies		Amazonien				
		NW	SW	SE	NE	
<i>Pteroglossus viridis</i>	} S ₁		●	*	*	
<i>Pteroglossus inscriptus</i>		●	●	*		
<i>Pteroglossus bitorquatus</i>	} S ₁		○	*	*	
<i>Pteroglossus flavirostris</i>		●	○	*		
<i>Pteroglossus aracari</i>	} S ₂	○	○			
<i>Pteroglossus castanotis</i>		●				
<i>Pteroglossus pluricinctus</i>			○			
<i>Pteroglossus beauharnaesii</i>			○			
<i>Selenidera reinwardtii</i>	} S ₁	●	○			
<i>Selenidera culik</i>					*	
<i>Selenidera gouldii</i>				*		
<i>Ramphastos vitellinus</i>		●	●	*	*	
<i>Psarocolius bifasciatus</i>		●	●	*		
<i>Psophia crepitans</i>	} S ₁	●			*	
<i>Psophia leucoptera</i>			○			
<i>Psophia viridis</i>				*		
<i>Pipra coronata</i>	} S ₂	●	○			
<i>Pipra serena</i>					*	
<i>Pipra iris</i>				*		
<i>Pionopsitta barrabandi</i>	} S ₁	●	○			
<i>Pionopsitta vulturina</i>				*		
<i>Pionopsitta caica</i>					*	
<i>Galbula tombacea</i>	} S ₂	●				
<i>Galbula cyanescens</i>		} S ₁		○		
<i>Galbula galbula</i>						*
<i>Galbula rufoviridis</i>					*	

mischen Abstände zwischen Vertretern der verschiedenen mikrotaxonomischen Kategorien und die zugrundeliegenden Differenzierungsprozesse analysieren und damit weitere Kriterien liefern für eine möglichst natürliche Position der Grenze der Kategorie der Art und gleichzeitig eine biologisch sinnvolle Umgrenzung individueller Art-Taxa ermöglichen (HAFFER 1986 b).

Die Problematik unterschiedlich weiter Artbegriffe sei von biogeographischer Seite an Hand der regionalen Differenzierung einiger Vögel Amazoniens erläutert (Tab. 2). Das nordwestliche und nordöstliche Amazonien (westlich bzw. östlich des Rio Negro) sowie das südwestliche und südöstliche Amazonien (westlich bzw. östlich des Rio Madeira) zeigen deutliche faunistisch-taxonomische Unterschiede. Die jeweiligen, auffällig differenzierten geographischen Vertreter der amazonischen Fauna werden bei Anwendung des Begriffs der Biospezies entweder als Subspezies angesehen, wenn sie miteinander hybridisieren (z. B. Formen von *Ramphastos vitellinus*, Abb. 3A), oder als selbständige Paraspezies einer weiträu-

mig verbreiteten Superspezies 1. oder 2. Ordnung eingestuft (z. B. *Selenidera*-, *Pteroglossus*-, *Psophia*-Arten). Bei Anwendung anderer Artkonzepte werden „Arten“ entsprechend weiter oder enger umgrenzt. In einigen Fällen (z. B. *Pteroglossus beauharnaesii* in Südwest-Amazonien) handelt es sich um Arten ohne nahe verwandte geographische Vertreter. Im Rahmen einer biogeographischen Analyse sind alle geographischen Vertreter von Bedeutung und in gewissem Sinne gleichwertig, unabhängig von ihrer taxonomischen Einstufung (ihrem Rang) unter einem engen oder weiten Artbegriff. Ein analytischer Systematiker mit biogeographischen Interessen wird einen engen Artbegriff, wie er von mehreren Kladisten vorgeschlagen wird (phylogenetische Art, evolutionäre Art), dem Begriff der Biospezies vorziehen. Auf der anderen Seite mag das Anliegen anderer Evolutionsbiologen, Abstammungsgemeinschaften hervorzuheben, sie dazu führen, einen weiten Artbegriff anzuwenden. Unabhängig von der Weite des Artbegriffs empfiehlt es sich, eine Anzahl von informellen Kategorien im mikrotaxonomischen Bereich zu unterscheiden (etwa entsprechend den Kategorien der Subspezies, Megasubspezies, Art, Superspezies und Artengruppe unter dem Konzept der Biospezies) als taxonomisches Hilfsmittel für Analysen der Differenzierungs- und Ausbreitungsvorgänge von empirischen Abstammungsgemeinschaften. Mit ihrer Hilfe werden vergleichende evolutionsbiologische Diskussionen erleichtert, die weitgehend unabhängig sind von der Auffassung der betreffenden Autoren über Inhalt und Umfang des Artbegriffs und die Begrenzung individueller Art-Taxa.

Danksagung

Ich danke den Herren S. ECK (Dresden), K. SCHUCHMANN (Bonn) und H. E. WOLTERS (Bonn) für kritische Durchsicht eines ersten Manuskript-Entwurfs und mehrere wichtige Änderungsvorschläge. Mit dem Jubilar, Herrn Dr. KURT BAUER, habe ich verschiedene der hier behandelten Probleme im Zusammenhang mit der Arbeit am „Handbuch der Vögel Mitteleuropas“ besprochen und danke ihm für zahlreiche Hinweise bei wiederholten Diskussionen. Den Verwaltern des F. M. Chapman-Funds am American Museum of Natural History, New York, danke ich für ein Stipendium, das mir den Besuch mehrerer Museen ermöglichte.

Literatur

- ALATALO, R. V., L. GUSTAFSSON & A. LUNDBERG (1982): Hybridization and breeding success of Collared and Pied Flycatchers on the island of Gotland. – *Auk*, **99**: 285–291.
- ALERSTAM, T., B. EBENMAN, M. SYLVÉN, S. TAMM & S. ULFSTRAND (1978): Hybridization as an agent of competition between two bird allopecies: *Ficedula albicollis* and *F. hypoleuca* on the island of Gotland in the Baltic. – *Oikos*, **31**: 326–331.
- AMADON, D. (1966): The superspecies concept. – *Syst. Zool.*, **15**: 245–249.
- & L. L. SHORT (1976): Treatment of subspecies approaching species status. – *Syst. Zool.*, **25**: 161–167.
- AX, P. (1984): Das Phylogenetische System. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese. – Fischer, Stuttgart.
- BOCK, W. & J. FARRAND, Jr. (1980): The number of species and genera of Recent birds: A contribution to comparative systematics. – *Amer. Mus. Novitates* 2703, 29 pp.
- CRACRAFT, J. (1983): Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology*, **1**: 159–187.
- CRAMP, S. (ed.) (1985): Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Bd. 4.
- CRAWFORD-CABRAL, J. (1986): A discussion of the taxa to be used in a zoogeographical analysis as illustrated in Angolan Muroidea. – *Cimbebasia*, **A**, 8, Nr. 19: 161–166.

- DELACOUR, J. (1951): The Pheasants of the World (2nd ed., 1984). – Spur Publ., Liss, Hants, England.
- & D. AMADON (1973): Curassows and Related Birds. – American Museum of Natural History. – New York.
- ECK, S. (1973): Intraspezifische Ausformungen im Flügel- und Schwanzbau bei Würger-Formenkreisen der Gattung *Lanius* (Aves, Laniidae). – Zool. Abhandl. Staatl. Mus. Tierkunde Dresden, **32**: 75–119.
- (1977): Vergleichende Messungen an Kohlmeisen, *Parus major*. – Beitr. Vogelkunde **23**: 193–228.
- (1980a): *Parus major* – ein Paradebeispiel der Systematik?. – Falke, **27**: 385–392.
- (1980b): Intraspezifische Evolution bei Graumeisen (Aves, Paridae: *Parus*, Subgenus *Poecile*). – Zool. Abhandl. Staatl. Mus. Tierkunde Dresden, **36**: 135–219.
- (1981): Reflexionen über die Taxonomie westpalaearktischer *Loxia*-Arten (Aves, Passeriformes, Fringillidae). – Zool. Abhandl. Staatl. Mus. Tierkunde Dresden, **37**: 183–207.
- (1982): Merkmalsgradatation und Selektion bei palaearktischen Weidenmeisen, *Parus atricapillus*. – Mitt. Zool. Mus. Berlin, **58**, Suppl.: Ann. Ornith. **6**: 137–144.
- (1985): Katalog der ornithologischen Sammlung Dr. Udo Bährmanns (6. Fortsetzung und Schluß). – Zool. Abhandl. Staatl. Mus. Tierkunde Dresden, **41**: 1–31.
- ELEY, J. W. (1982): Systematic relationships and zoogeography of the White-winged Guan (*Penelope albipennis*) and related forms. – Wilson Bull., **94**: 241–259.
- EMLEN, S. T., J. D. RISING & W. L. THOMPSON (1975): A behavioral and morphological study of sympatry in the Indigo and Lazuli Buntings of the Great Plains. – Wilson Bull. **87**: 145–177.
- FORSHAW, J. M. (1973): Parrots of the World. – Doubleday, New York.
- FRY, C. H. (1984): The Bee-eaters. – T. & A. Poyser, Calton.
- HAFFER, J. (1970): Art-Entstehung bei einigen Waldvögeln Amazoniens. – J. Ornith., **111**: 285–331.
- (1974): Avian speciation in tropical South America. – Publ. Nuttall Ornith. Club **14**, 390 pp.
- (1975): Avifauna of northwestern Colombia, South America. – Bonner Zool. Monogr. **7**.
- (1977): A systematic review of the neotropical ground-cuckoos (Aves, *Neomorphus*). – Bonner zool. Beitr., **28**: 48–76.
- (1985): Avian zoogeography of the neotropical lowlands. – Ornith. Monogr. **36**: 113–146.
- (1986a): Biogeography of neotropical birds. in: T. C. WHITMORE & G. T. PRANCE (eds.), Biogeography and Quaternary History in Tropical America, Clarendon Press, Oxford. (im Druck).
- (1986b): Superspecies and species limits in vertebrates. – Z. zool. Syst. Evol.forsch., **24**: 169–190.
- HALL, B. P. & R. E. MOREAU (1970): An atlas of speciation in African passerine birds. – Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.
- HARRISON, P. (1983): Seabirds. An identification guide. – Reed Ltd., Wellington.
- HERRE, W. (1961): Der Art- und Rassebegriff. – S. 1–24. in: Handbuch der Tierzucht, vol. 3. Parey, Hamburg.
- KEAST, A. (1961): Bird speciation on the Australian continent. – Bull. Mus. Comp. Zool., **123**: 303–495.
- KEMP, A. C. & T. M. CROWE (1985): The systematics and zoogeography of Afrotropical hornbills (Aves: Bucerotidae), S. 279–324. In K.-L. SCHUCHMANN (ed.) Proc. Intern. Symp. African Vertebrates, Museum A. Koenig, Bonn.
- KEY, K. H. L. (1981): Species, parapatry, and the morabine grasshoppers. – Syst. Zool., **30**: 425–458.
- KLEINSCHMIDT, O. (1900): Arten oder Formenkreise?. – J. Ornith., **48**: 134–139.
- (1926): Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. – Gebauer-Schwetzske, Halle.
- LACK, D. (1971): Ecological isolation in birds. – Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- LILLE, R. & V. MORITZ (1987): Beziehungen zwischen Nachtigall (*Luscinia megarhynchos*) und Sprosser (*L. luscinia*) in NW-Deutschland. – J. Ornith. **127** (im Druck).
- LÖHRL, H. (1955): Beziehungen zwischen Halsband- und Trauerfliegenschnäpper (*Muscicapa albicollis* und *M. hypoleuca*) in demselben Brutgebiet. – Acta 11 Congr. Intern. Ornith. (Basel 1954): 333–336.

- MARTENS, J. (1982): Ringförmige Arealüberschneidung und Artbildung beim Zilpzalp, *Phylloscopus collybita*. Das *lorenzii*-Problem. – Z. zool. Syst. evolut.-forsch., **20**: 82–100.
- MAYR, E. (1940): Speciation phenomena in birds. – Amer. Nat., **74**: 249–278.
- (1942): Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist. – Columbia Univ. Press, New York.
- (1963): Animal species and evolution. – Harvard Univ. Press, Cambridge.
- (1969): Bird speciation in the tropics. – Biol. J. Linn. Soc., **1**: 1–17.
- (1980): Problems of the classification of birds, a progress report. – Acta XVII Congr. Intern. Ornith.: 95–112. Berlin.
- & L. L. SHORT (1970): Species taxa of North American birds. A contribution to comparative systematics. – Publ. Nuttall Ornith. Club, **9**, 127 pp.
- MEISE, W. (1938): Fortschritte der ornithologischen Systematik seit 1920. – Proc. VIII Intern. Ornith. Congr.: 49–189.
- (1975): Natürliche Bastardpopulationen und Speziationsprobleme bei Vögeln. – Abhandl. Verhandl. naturwiss. Ver. Hamburg N. F., **18/19**: 187–254.
- NIETHAMMER, G. (1967): Königshühner. Freunde des Kölner Zoo **10** (1): 25–29.
- PRIGOGINE, A. (1980): Étude de quelques contact secondaires au Zaïre oriental. – Gerfaut, **70**: 305–384.
- (1984a): Speciation problems in birds with special reference to the Afrotropical Region. – Mitt. Zool. Mus. Berlin, **60**, Suppl.: Ann. Ornith. **8**: 3–27.
- (1984b): Secondary contacts in central Africa. Proc. V Pan-Afr. Ornith. Congr.: 81–96.
- SANFT, K. (1960): Aves (Upopae): Bucerotidae. – Das Tierreich, Lieferung 76, 174 p. W. de Gruyter Verlag, Berlin.
- SELANDER, R. K. (1969): The ecological aspects of the systematics of animals. – S. 213–239. in: C. G. SIBLEY (ed.): Systematic Biology. – Nat. Acad. Sci., Publ. 1692, Washington, D. C.
- SHORT, L. L. (1969): Taxonomic aspects of avian hybridization. – Auk, **86**: 84–105.
- (1972): Hybridization, taxonomy and avian evolution. – Ann. Missouri Bot. Garden, **59**: 447–453.
- (1975): A zoogeographic analysis of the South American chaco avifauna. Bull. – Amer. Mus. Nat. Hist., **154**: 163–352.
- SIMPSON, G. G. (1961): Principles of animal taxonomy. – Columbia Univ. Press, New York.
- SNOW, D. W. (ed.) (1978): An atlas of speciation in African non-passerine birds. – Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.
- (1982): The Cotingas. London & Oxford.
- STEPANIAN, L. S. (1978): Die reproduktive Isolation von Populationen und das Artkriterium bei Vögeln. – Zool. Zhurnal, **57**: 1461–1471 (russ.).
- (1983): Superspezies und Zwillingsarten in der Avifauna der UdSSR. – Nauka, Moskau (russ.).
- SUDHAUS, W. (1984): Artbegriff und Artbildung in zoologischer Sicht. – Z. zool. Syst. Evol.-forsch., **22**: 183–211.
- VOOUS, K. (1977): List of Recent Holarctic bird species. – Ibis, **119**: 223–250, 376–406.
- VUILLEUMIER, F. (1981): Ecological aspects of speciation in birds, with special reference to South American birds. – S. 101–148. in: O. REIG (ed.): Ecología y genética de la especiación animal. Caracas, Venezuela, Universidad de Simon Bolivar.
- (1985): Forest birds of Patagonia: Ecological geography, speciation, endemism, and faunal history. Ornithol. Monogr. **36**: 255–304.
- WATSON, G. E. (1962a): Three sibling species of *Alectoris* partridge. Ibis **104**: 353–367.
- (1963b): Sympatry in Palearctic *Alectoris* partridges. Evolution **16**: 11–19.
- WHITE, M. J. D. (1978): Modes of speciation. – Freeman, San Francisco.
- WILEY, E. O. (1978): The evolutionary species reconsidered. – Syst. Zool., **27**: 17–26.
- (1981): Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics. – Wiley, New York.
- WOLTERS, H. E. (1973): Semispezies, Superspezies und Zwillingsarten unter den rheinischen Singvögeln. – Charadrius, **9**: 33–39.