

## Verbreitung und Hybridisation der *Pionites*-Papageien Amazoniens <sup>1)</sup>

Von

JURGEN HAFFER, Essen

### Einführung

In Amazonien unterbrechen breite Flüsse abrupt das „Meer“ der tropischen Tieflandwälder und begrenzen das Verbreitungsgebiet einer Anzahl von Arten verschiedener Tiergruppen. Dabei bleibt allerdings insbesondere bei Vögeln unbekannt, ob diese Flüsse als absolute Schranken die Ausbreitung der betreffenden Arten verhindern oder ob sie als partielle Barrieren nahe der vorgegebenen Arealgrenze ein labiles Gleichgewicht stabilisieren, das durch den Kontakt und die Konkurrenz mit jeweils einer nahe verwandten Art entstand, die heute das gegenüberliegende Ufer bewohnt. Besonders auffällig ist die Beziehung zwischen Flüssen und Arealgrenzen, wenn der Rio Amazonas selbst in seiner ganzen oder fast seiner ganzen west-östlichen Länge die Verbreitungsgebiete von Tieren begrenzt, die die Wälder nördlich bzw. südlich dieses Stromes bewohnen. Ein Beispiel dafür sind die beiden Arten der Papageien-Gattung *Pionites*, von denen *P. melanocephalus* <sup>2)</sup> im nördlichen und *P. leucogaster* im südlichen Amazonien leben (Abb. 1).

Die *Pionites*-Arten sind mittelgroße kurzschwänzige Papageien, die geschlossene und offene Wälder des zentralen Südamerika bewohnen. Sie schließen sich zu Familiengruppen und Trupps bis zu etwa 30 Vögeln zusammen und halten sich vorwiegend in Baumkronen auf. Sie besuchen als geräuschvolle Gäste fruchtende Bäume und fliegen, wenn gestört, laut kreischend ab. Über weitere Lebensgewohnheiten und über die Brutbiologie der Weißbauch-Papageien sind aus der Natur und durch Gefangenschaftsbeobachtungen nur wenige Daten bekannt, die Forshaw (1973; siehe auch Smith 1975) in Verbindung mit Angaben über Maße und Verbreitung der Arten ausführlich zusammengestellt hat.

Die beiden Weißbauch-Papageien unterscheiden sich vorwiegend in der Färbung des Oberkopfes und der unbefiederten Hautpartien (Abb. 1). Bei *P. melanocephalus*

<sup>1)</sup> Herrn Prof. Dr. M. Eisentraut zum 75. Geburtstag gewidmet.

<sup>2)</sup> Dieser Artname wird von vielen Autoren in femininer Form gebraucht. Jedoch ist ‚*Pionites*‘ wie alle Gattungsnamen mit der Endung -es (-ης) maskulinen Geschlechts. Ich folge daher Sharpe, Reichenow, Wolters (1975), die ‚*P. melanocephalus*‘ schrieben.

sind Stirn und Oberkopf schwarz; Nacken rostorange; Zügel und ein Streifen unter dem Auge grün; Schnabel grauschwarz; Wachshaut, Orbitalhaut und Füße schwarz bis dunkel(blau)grau. *P. leucogaster* dagegen hat einen rostorange gefärbten Oberkopf und Nacken, einen hornfarbenen Schnabel, weißliche Wachs- und Orbitalhaut und fleischfarbene Füße. Die Oberseite (grün), Brust und Bauch (cremeweiß), Flügel- federn (violettblau und grün) sowie die Achselfedern (rotorange) sind bei beiden Arten gleich gefärbt. Bei *P. melanocephalus* variiert die allgemeine Farbintensität geographisch; bei *P. leucogaster* wechselt regional die Verteilung der grünen und gelben Federpigmente in der Abdominalregion und in den Schwanzfedern. Auf dieser Basis werden bei *P. melanocephalus* 2 Unterarten und bei *P. leucogaster* 3 Subspezies unterschieden. Über deren genaue Verbreitung und historische Zusammenhänge können keine Aussagen gemacht werden, da das vorhandene

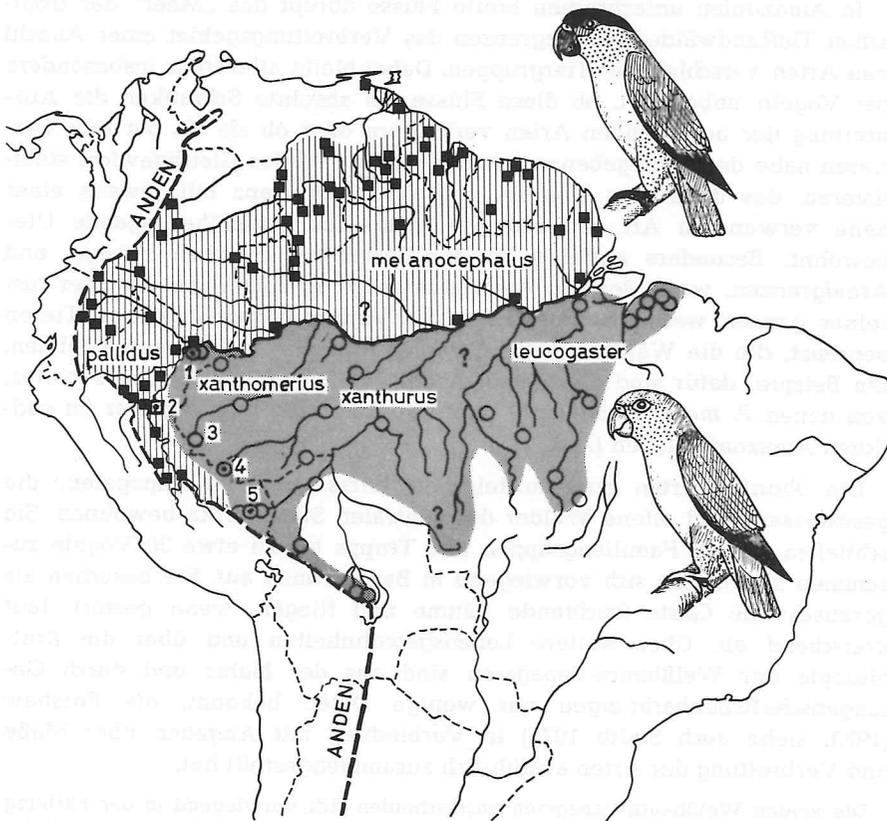


Abb. 1: Verbreitung der Weißbauch-Papageien, *Pionites [melanocephalus]* Super-  
spezies.

Erklärung: Senkrecht gestreiftes Areal und schwarze Quadrate – *P. melanocephalus*.  
Graues Areal und offene Kreise – *P. leucogaster*. Offenes Quadrat und Kreise mit  
schwarzem Punkt (Nr. 1–5) bezeichnen Lokalitäten, wo Mischlinge gesammelt wur-  
den; Einzelheiten im Text. Namen auf der Karte sind Subspezies-Namen.

Material insbesondere von *P. leucogaster* noch unzureichend ist. Nach den von Forshaw (1973) gegebenen Maßen sind beide *Pionites*-Arten von ähnlicher Größe und variieren in dieser Hinsicht geographisch nur wenig. Männchen und Weibchen sind bei beiden Arten gleich gefärbt, jedoch sind die Männchen größer als die Weibchen.

*Pionites melanocephalus* und *P. leucogaster* hybridisieren gelegentlich entlang der Kontaktzone (siehe unten); sie sind relativ schwach differenzierte Allospezies einer Superspezies. Das Genus *Pionites*, zu dem keine weiteren Arten gestellt werden, ist daher quasimonotypisch. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der *Pionites* [*melanocephalus*] Superspezies zu anderen neotropischen Papageien (z. B. Arten der Genera *Pionus*, *Amazona*, *Pionopsitta*, usw.) sind so weitläufig, daß Wolters (1975) das Genus *Pionites* in der monotypischen Unterfamilie Pionitinae (Weißbauch-Papageien) absonderte.

### Verbreitung

Das Vorkommen der *Pionites*-Papageien ist auf Amazonien beschränkt. Die beigegefügte Karte (Abb. 1) illustriert die Lage aller bekannter Fundorte, die nach der Literatur zusammengestellt und durch unveröffentlichte Nachweise in den Sammlungen verschiedener Museen ergänzt wurden. *Pionites melanocephalus* lebt fast ausschließlich nördlich des Rio Amazonas und *P. leucogaster* südlich dieses Stromes. Beide Arten schließen einander auch in Ober-Amazonien geographisch aus, wo der Río Marañón nicht mehr die Areale trennt. Die irrtümliche Angabe bei De Schauensee (1966, 1970), und ihm folgend bei Forshaw (1973), daß *P. leucogaster* und *P. melanocephalus* in Ost-Ecuador und Teilen von Nordost-Peru zusammen vorkämen, geht auf ein Versehen von J. Bond (1955) zurück. Dieser Autor (1955: 230) besprach unter der irrigen Bezeichnung „*Pionites leucogaster xanthomeria* (Sclater)“ einen Balg von Loreto (Ost-Ecuador), der nicht zu der genannten Art, sondern zu *Pionopsitta barrabandi* gehört<sup>1)</sup>. Es gibt bisher keinen Nachweis von *Pionites leucogaster* aus Ost-Ecuador, wo *P. melanocephalus* allein vorkommt, wie Forshaw (1973) auf seinen Verbreitungskarten auch richtig zeigt. Der interessante Kontaktbereich der Weißbauch-Papageien in Ost-Peru kommt auf Forshaw's Karten allerdings nicht zum Ausdruck. Im Gegensatz zu einer diesbezüglichen Angabe bei Forshaw (1973) lebt

<sup>1)</sup> Meinen diesbezüglichen Verdacht hat auf Anfrage Herr R. Meyer de Schauensee (Philadelphia) an Hand der Exemplare freundlicherweise brieflich bestätigt. In der Sammlung der Academy of Natural Sciences befinden sich je ein Exemplar von *Pionites leucogaster* und von *Pionopsitta barrabandi*, die bei Orosa gesammelt wurden. Der Name der letzteren Art wurde vor der Textstelle (Bond 1955: 230) beim Druck versehentlich fortgelassen, wodurch sich die Diskussion der Exemplare von *P. barrabandi* nunmehr irreführend auf „*P. leucogaster*“ bezieht.

*P. melanocephalus* nur östlich der Anden. Die bei Nicéforo und Olivares (1966) genannten Fundorte in Süd-Columbien (Departamento Nariño) befinden sich am Ostfuß der Anden nahe der Grenze von Columbien und Ekuador.

*Pionites melanocephalus*. — Wälder nördlich des Rio Amazonas in den Guayanas, Nord-Brasilien, Ost- und Süd-Venezuela, Südost-Columbien, Ost-Ekuador, Nordost-Peru; südlich des Río Marañón im ostperuanischen Tiefland nahe den Anden (unterer Río Huallaga, Río Ucayali, Río Pachitea).

Die Art ist nach den Angaben mehrerer Autoren (Forshaw 1973) in ihrem Verbreitungsgebiet recht häufig, was durch die zahlreichen Nachweise und reichhaltiges Material in den meisten größeren Sammlungen bestätigt wird. Lediglich vom Gebiet zwischen dem unteren Río Negro und dem unteren Río Solimões gibt es anscheinend kein Material, obwohl die Art dort sehr wahrscheinlich auch vorkommt. Ich untersuchte kürzlich im Carnegie Museum, Pittsburgh, 5 Exemplare von *P. m. pallidus*, die bei Tonantis am oberen Río Solimões gesammelt wurden. Eine Reihe von Nachweisen bestätigt das häufige Vorkommen in Ost-Peru südlich des Río Marañón entlang dem Ostfluß der Anden: unterer Río Huallaga (Yurimaguas, Berlepsch 1889; Chamicuros, BNMH; Samiria, AMNH); Río Ucayali (Yarinacocha, Traylor 1958, O'Neill & Pearson 1974; Mündung des Río Urubamba, AMNH) und im Tal des Río Pachitea (Puerto Victoria, Mus. A. Koenig, Bonn; Puerto Yessup, Bond 1955).

Die Populationen des oberen Amazonien in Ost-Ekuador und Ost-Peru sind blasser gefärbt (*P. m. pallidus*) als die des übrigen Verbreitungsgebietes (*P. m. melanocephalus*).

*Pionites leucogaster*. — Wälder im zentralen Südamerika südlich des Rio Amazonas–Rio Solimões von der Atlantikküste westwärts bis nahe an die Anden; Zentral- und West-Brasilien, Nord-Bolivien und im äußersten Ost- und Südost-Peru. Die Art ist in ihrem Areal anscheinend nicht häufig und nur lokal verbreitet, da Nachweise spärlich sind und von weiten Gebieten fehlen. In Zentral-Brasilien ist *P. leucogaster* im Gebiet des oberen Río Tapajóz (H. Sick, briefl.), des oberen Río Xingú (H. Sick, briefl.; Fry 1970; Novaes 1960) und in der Serra do Cachimbo (Pinto & Camargo 1957) gesammelt worden. In Südost-Perú und in Bolivien bewohnt *P. leucogaster* die Wälder südwestwärts bis zum Fuß der Anden (Traylor, briefl., siehe unten; Gyldenstolpe 1945; ein Ex. von San Mateo, Dep. Cochabamba, coll. Garlepp, im Senckenberg-Museum, Frankfurt; je ein Ex. vom Río Surutú, Prov. Ichilo, Dep. Santa Cruz und 25 km südlich Riberalta, Dep. Beni im Museum of Zoology, Louisiana State University, Baton Rouge, O'Neill briefl.). Weiter nördlich besetzt *Pionites melanocephalus* die Vorberge der peruanischen Anden und das Ucayali-Tal; daher beginnt das Areal von *P. leucogaster* hier weiter östlich im Grenzgebiet mit Brasilien.

Aufgrund unterschiedlicher Verteilung von grüner und gelber Färbung auf Schwanz und Abdomen werden bei *P. leucogaster* 3 Subspezies unterschieden: *P. l. leucogaster* im östlichen Teil des Artareals, *P. l. xanthurus* mit ausgedehnter Gelbfärbung auf Schwanz und Abdomen im zentralen Teil (Rio Teffé, Rio Purús, oberer Rio Madeira) und *P. l. xanthomerius* im westlichen Teil des Areals. Möglicherweise sollten die Populationen Zentral-Brasilien im oberen Xingú-Tapajóz Gebiet als eine weitere Subspezies abgetrennt werden, wozu aber das Material noch nicht ausreicht (Fry 1970).

### Hybridisation

*Pionites melanocephalus* und *P. leucogaster* kommen im Grenzgebiet von Brasilien und Peru durch das Fehlen einer Flußbarriere in direkten Kontakt, da die erstere Art den Río Marañón überquert hat und dem Ostfuß der peruanischen Anden folgend weit nach Süden vorgestoßen ist. Mischlinge zeigen, daß eine wahrscheinlich begrenzte Hybridisation beider Weißbauch-Papageien im Kontaktbereich stattfindet. Bisher sind folgende Daten bekannt (Abb. 1, Nr. 1-5):

Nr. 1: Östlich von Iquitos, Nordost-Peru, 1 ♂ und 1 ♀ von *P. leucogaster* gesammelt bei „Santa Cecilia“ am Río Maniti, der bei 0327 S, 7251 W von Süden in den Río Marañón mündet. ♂ (FMNH 247 126) „with scattered black feathers on crown and a trace of black around the left eye.“. ♀ (FMNH 247 127) „skin around eye intermediate, some dusky on bill and a very few black feathers on crown“ (M. A. Traylor, briefl.). Ein weiterer Balg (FMNH 281 108), gesammelt 40 Meilen östlich von Iquitos und etwa 3 Meilen südlich des Río Marañón, hat die nackte Orbitalhaut schwarz wie bei *P. melanocephalus*. Von 9 Ex. von Orosa (AMNH), weiter östlich am Südufer des Río Marañón und ungefähr gegenüber der Mündung des Río Napo, sind 8 Stücke typische *P. leucogaster*, und eines zeigt schwarze Federn auf dem hinteren Oberkopf.

Nr. 2: Sarayacu, unterer Río Ucayali, Nordost-Peru; 2 ♀ von *P. melanocephalus*, davon ein normales Ex. (AMNH 237 773) mit schwarzem Oberkopf. Bei dem anderen Stück (AMNH 237 774) sind Stirn und Oberkopf rostorange gefärbt mit zahlreichen schwarzen Federn durchsetzt; Hinterkopf und Nacken sind bei diesem ♀ schwarz mit einigen gelbbraunen Federn.

Nr. 3: Seringal Oriente, oberer Rio Juruá, West-Brasilien, ein ♂ von *P. leucogaster*, anscheinend mit typischem Gefieder (Novaes 1957).

Nr. 4: Balta, Río Curanja, Ost-Peru. 7 Ex. sind „basically *leucogaster*, but five of them show at least some black feathers on the crown; none shows green in the lores; one of the two essentially pure *leucogasters* has a black spot on one eyelid“ (O'Neill 1974 und briefl.).

Nr. 5: Oberer Río Madre de Diós, Südost-Peru: Von 4 Ex. *P. leucogaster*, die an der Mündung des Río de los Amigos (1235 S, 7010 W) gesammelt wurden, zeigen zwei einen Einfluß von *melanocephalus*: 1 ♀ (FMNH 222 886) „has a black patch on the forehead about 10 mm wide and 4 mm deep“ und 1 ♂ (FMNH 222 884) „has scattered black feathers on the crown“ (M. A. Traylor, briefl.). 3 Ex., die weiter östlich an den Mündungen des Río Inambari und des Río Piedras gesammelt wurden, sind phänotypisch reine *P. leucogaster*.

Keines der oben beschriebenen Hybrid-Exemplare ist insgesamt phänotypisch intermediär; alle Stücke können vielmehr entweder *melanocephalus* oder *leucogaster* zugeordnet werden. Der genetische Einfluß des Partners ist phänotypisch nur in gewissen intermediären Einzelmerkmalen dokumentiert. Offenbar ist die Hybridisation von *melanocephalus* und *leucogaster* entlang der Kontaktzone nur begrenzt. Die *Pionites*-Papageien sollten daher taxonomisch weiterhin als, wenn auch schwach differenzierte Arten behandelt und als Allospesies einer Superspezies betrachtet werden.

### Diskussion

Für die *Pionites*-Papageien, die als kräftige Flieger oft über dem Baumkronenbereich dahinziehen, stellt der Rio Amazonas wahrscheinlich nur eine partielle Schranke dar. Diese trennt die Populationen von *P. melanocephalus* und *P. leucogaster* jedoch in wirksamer Weise, denn abgesehen vom Gebiet des noch relativ schmalen oberen Rio Solimões (Abb. 1, Nr. 1), findet wohl kaum ein Genfluß quer über den Rio Amazonas hinweg statt. Die Zone eines direkten Kontaktes beider Papageien im Grenzgebiet von Peru und Brasilien ist vergleichsweise klein. Hier hybridisieren *melanocephalus* und *leucogaster* in begrenztem Ausmaße. In Zukunft sollten quantitative Daten über die Zusammensetzung der Populationen und insbesondere die Häufigkeit von Mischlingen im Kontaktgebiet gesammelt werden.

Unter den Waldvögeln Amazoniens gibt es eine Reihe weiterer Artenpaare und Artengruppen, bei denen der Rio Amazonas in seiner ganzen oder fast seiner ganzen Länge die Areale der beteiligten Arten begrenzt. Als Beispiele seien genannt die Trompetervogel *Psophia crepitans* / *P. leucoptera* – *P. viridis* (Karte bei Haffer 1974, Abb. 9.11), die Waldbussarde *Leucopternis melanops* / *L. kuhli*, die Hokkohühner *Mitu salvini* – *M. tomentosa* / *M. mitu* (Karte bei Vuilleumier, 1965, Abb. 18, und Delacour und Amadon 1973, Karte 13), die Jacamare *Galbula albirostris* / *G. cyanicollis* (Karte bei Haffer 1974, Abb. 17.3), die Schmuckvögel *Pipra erythrocephala* / *P. rubrocapilla* (Karte bei Haffer 1970, Abb. 13), die Würgertangare *Lanio fulvus* / *L. versicolor* (siehe diese Arbeit, Abb. 2). Einige nordamazonische Arten, z. B. *Galbula albirostris*, *Malacoptila obscura*, *Pithys albifrons*, *Thrythorus coraya*, haben in ähnlicher Weise wie *Pionites melanocephalus* den Río Marañón nahe den Anden überquert und sind in südlicher Richtung den Tälern des Río Huallaga und des Río Ucayali aufwärts folgend vorgedrungen. Andere Arten, wie z. B. *Pipra erythrocephala*, haben nur ein kleines Gebiet südlich des Río Marañón besetzt, da sie schon hier auf konkurrierende Vertreter (Allospesies) trafen. Hierzu mag auch die nordamazonische Würgertangare *Lanio fulvus* gehören, bei der die genaue Lage der Kontaktzone in Nordost-Peru mit der südamazonischen *L. versicolor* noch unbekannt ist (Abb. 2).

*Lanio fulvus* ist südlich des Río Marañón bisher nur in der Gegend von Moyobamba, Dep. San Martín (Río Negro und Río Seco; Zimmer 1945) gesammelt worden. *L. versicolor* kennt man in Ost-Peru nordwärts bis zum oberen Río Ucayali und Río Huallaga. Zimmer (1945: 13) bezweifelt die Angaben von Taczanowski (1884, Orn. Pérou, vol. 2, pp. 500–501) über das Vorkommen von *L. versicolor* im

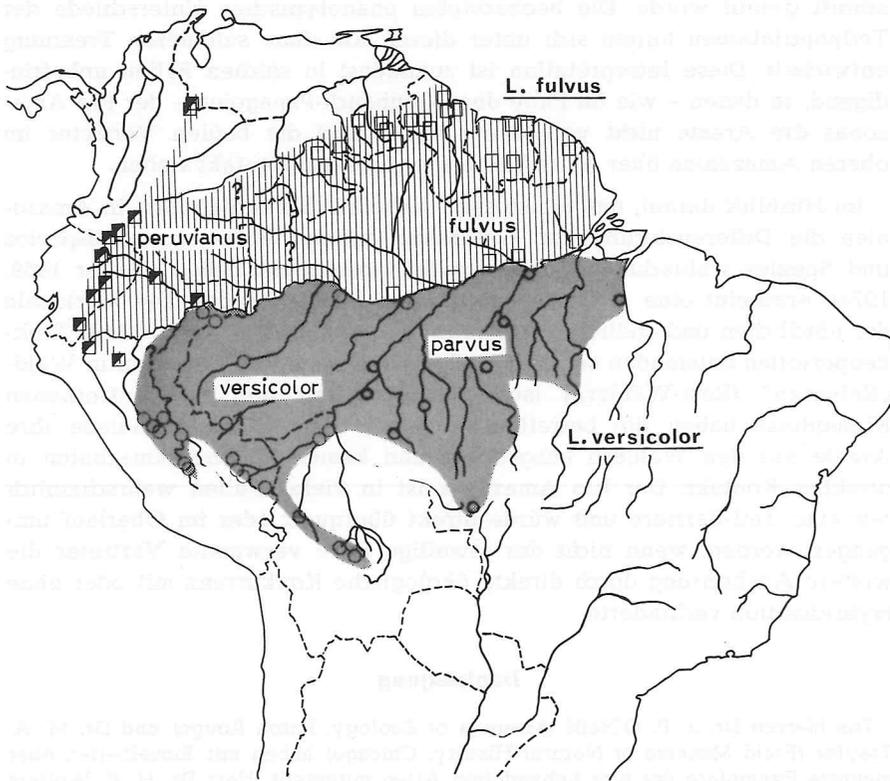


Abb. 2: Verbreitung der Würgertangare *Lanio fulvus* und *L. versicolor*.

Erklärung: Senkrecht gestreiftes Areal – *L. fulvus* (offene Quadrate – *L. f. fulvus*; halbgeschlossene Quadrate – *L. f. peruvianus*). Graues Areal – *L. versicolor* (kleinere Kreise – *L. v. parvus*; größere Kreise – *L. v. versicolor*).

Gebiet des unteren Río Ucayali und Río Huallaga, wo die Art aber wahrscheinlich auch vorkommt. Die oberamazonischen Populationen (*L. v. versicolor*) sind etwas größer als die des zentralen Süd-Amazonien (*L. v. parvus*), aber in der Färbung nicht wesentlich verschieden. Die Art ist ostwärts bis zum Río Tocantins (Pinto 1944) und südwärts bis nach Zentral-Brasilien (Willis 1976) bekannt. Es ist wahrscheinlich, daß die schwach differenzierten westlichen und östlichen Populationen des nordamazonischen *L. fulvus* (*L. f. peruvianus* und *L. f. fulvus*, Zimmer 1945) im Gebiet des oberen Río Negro und im Grenzbereich von Südost-Columbien / Nordwest-Brasilien in Zusammenhang stehen. Jedoch fehlen bisher Nachweise aus diesem wenig besuchten Teil Amazoniens.

Es wäre naheliegend anzunehmen, daß die *Pionites*-Papageien und die anderen oben genannten Vögel des nördlichen und südlichen Amazonien von jeweils einem Vorfahren abstammen, dessen Areal durch die Entstehung des Río Amazonas in einen nördlichen und einen südlichen Ab-

schnitt geteilt wurde. Die beobachteten phänotypischen Unterschiede der Teilpopulationen hätten sich unter dieser Annahme seit deren Trennung entwickelt. Diese Interpretation ist zumindest in solchen Fällen unbefriedigend, in denen – wie im Falle der Weißbauch-Papageien – der Rio Amazonas die Areale nicht vollständig trennt und die beiden Vertreter im oberen Amazonien über weite Gebiete in direktem Kontakt stehen.

Im Hinblick darauf, daß pleistozäne Vegetationsfluktuationen in Amazonien die Differenzierung der Waldfauna auf der Ebene von Subspezies und Spezies wahrscheinlich durchgreifend beeinflusst haben (Haffer 1969, 1974), erscheint eine andere Interpretation einleuchtender. Die Merkmale der nördlichen und südlichen Vertreter mögen während pleistozäner Trockenperioden entstanden sein, als Teil-Populationen von Tierarten in Wald-„Refugien“ (Rest-Wäldern) isoliert waren. Seit der letzten trockenen Klimaphase haben die betreffenden Arten unter dieser Annahme ihre Areale mit den Wäldern ausgedehnt und kamen in Ober-Amazonien in direkten Kontakt. Der Rio Amazonas ist in vielen Fällen wahrscheinlich nur eine Teil-Barriere und würde direkt überquert oder im Oberlauf umgangen werden, wenn nicht der jeweilige nahe verwandte Vertreter die weitere Ausbreitung durch direkte ökologische Konkurrenz mit oder ohne Hybridisation verhinderte.

### Danksagung

Die Herren Dr. J. P. O'Neill (Museum of Zoology, Baton Rouge) und Dr. M. A. Traylor (Field Museum of Natural History, Chicago) haben mir Einzelheiten über mehrere Exemplare der hier behandelten Arten mitgeteilt. Herr Dr. H. E. Wolters (Museum A. Koenig, Bonn) besprach einige Punkte dieses Manuskriptes mit mir einschließlich des grammatischen Geschlechts von *Pionites*. Ich danke den genannten Herren für ihr Entgegenkommen. Die folgenden Kuratoren gestatteten die Benutzung der ihnen unterstellten Sammlungen: Dr. W. E. Lanyon (American Museum of Natural History, New York), Dr. K. C. Parkes, Dr. M. Clench (Carnegie Museum), Dr. D. Snow (British Museum, Natural History, Tring), Dr. H. E. Wolters (Museum A. Koenig, Bonn) und Dr. J. Steinbacher (Senckenberg-Museum, Frankfurt).

### Zusammenfassung

Die Weißbauch-Papageien *Pionites melanocephalus* und *P. leucogaster* bewohnen das nördliche bzw. südliche Amazonien. Der Rio Amazonas trennt ihre Verbreitungsgebiete von der Atlantikküste bis fast an die Anden, wo die nördliche Art *P. melanocephalus* den Rio Marañón überquert hat und dem Tal des Río Ucayali aufwärts folgend weit nach Süden vorgedrungen ist. Dadurch kamen beide Arten im Grenzgebiet von Peru und Brasilien in direkten Kontakt. Eine Anzahl von Exemplaren aus dem Kontaktbereich sind in einigen Merkmalen intermediär und deuten eine begrenzte Hybridisation dieser Papageien an. Das bisher bekannte Ausmaß der Mischung ist nicht ausreichend, *melanocephalus* und *leucogaster* als konspezifisch anzusehen. Sie stellen schwach differenzierte Arten (Allospeszies) einer Superspezies dar. Das Genus *Pionites* ist daher quasimonotypisch.

Bei den Würgertangaren *Lanio fulvus* und *L. versicolor* trennt der Rio Amazonas ebenfalls das Areal des nördlichen von dem des südlichen Vertreters. Auch in diesem Falle hat die nördliche Art den Río Marañón nahe den Anden überquert, allerdings ohne weit nach Süden vorzudringen. Die Lage einer möglichen Kontaktzone mit *L. versicolor* ist noch unbekannt.

### Summary

Distribution and hybridization of the Amazonian *Pionites*-parrots. — The genus *Pionites* is quasimonotypic comprising only the *P. [melanocephalus]* superspecies. The two component species, *Pionites melanocephalus* and *P. leucogaster*, inhabit northern and southern Amazonia, respectively. The Amazon River separates their ranges over several thousand kilometers. Near the Andes, however, the northern Black-headed Parrot (*P. melanocephalus*) crossed the Río Marañón southward and, in eastern Peru, occupied the valleys of the lower Huallaga and of the Ucayali Rivers. The White-bellied Parrot (*P. leucogaster*) of southern Amazonia ranges into central Brazil and, in southeastern Peru and Bolivia, reaches the Andean foothills. A report of this species from eastern Ecuador, within the range of *P. melanocephalus*, is in error (Bond, 1955: 230, mentioned a specimen of *Pionopsitta barra-bandi* from Loreto, eastern Ecuador by a printing error under the erroneous designation "*Pionites leucogaster*").

*Pionites melanocephalus* and *P. leucogaster* exclude each other geographically. Their ranges adjoin in the border region of Peru and Brazil in the absence of a river barrier. A number of specimens collected in the general area of contact (Fig. 1, no. 1–5) exhibit certain intermediate characters indicative of occasional hybridization between both forms. Since hybridization appears to be fairly limited, I continue to treat these parrots taxonomically as species.

The Amazon River in almost its entire length also separates the ranges of members of other species pairs such as, e. g., *Lanio fulvus* and *L. versicolor* (Fig. 2). The available material is insufficient in this case to map a probable zone of contact in northeastern Peru.

The characters of the northern and southern Amazonian representatives probably developed during arid climatic phases of the Pleistocene when remnant populations were isolated in forest 'refugia'. Subsequently, these populations expanded their ranges following the expanding forests during the latest humid climatic period in postglacial time. In many cases portions of the Amazon River probably are only partial barriers to dispersal and would be crossed or circumvented in the headwater region but for the presence in that region of an ecologically competing ally. Hybridization may or may not occur in these cases depending upon the degree of reproductive isolation.

### Literatur

- Berlepsch, H. von (1889): Systematisches Verzeichnis der von Herrn Gustav Garlepp in Brasilien und Nord-Peru, im Gebiete des oberen Amazonas, gesammelten Vogelbälge. J. Orn. 37: 97–101; 289–321.
- Bond, J. (1955): Additional notes on Peruvian birds I. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 107: 207–244.
- Delacour, J., und D. A madon (1973): Curassows and Related Birds. American Museum of Natural History, New York.

- De Schauensee, R. M. (1966): The Species of Birds of South America and Their Distribution. Narberth, Pennsylvania.
- (1970): A Guide to the Birds of South America. Livingston Publ. Co., Wynnewood, Pennsylvania.
- Forshaw, J. M. (1973): Parrots of the World. Garden City, New York.
- Fry, C. H. (1970): Ecological distribution of birds in northeastern Mato Grosso State, Brazil. *Anais Acad. Brasil. Cien.* 42: 275–318.
- Gyldenstolpe, N. (1945): A contribution to the ornithology of northern Bolivia. *Kungl. Svenska Vet.-Akad., ser. 3*, 23 (1): 1–300.
- Haffer, J. (1969): Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131–137.
- (1970): Art-Entstehung bei einigen Waldvögeln Amazoniens. *J. Orn.* 111: 285–331.
- (1974): Avian speciation in tropical South America. *Publ. Nutt. Orn. Club*, no. 14, 390 pp.
- Nicéforo-Maria, H., und A. Olivares (1966): Adiciones a la avifauna colombiana III (Columbidae – Caprimulgidae). *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Naturales* 26: 370–393.
- Novaes, F. C. (1957): Contribuição a ornitologia do noroeste do Acre. *Bol. Mus. E. Goeldi Belém, Zool.*, no. 9, 30 pp.
- (1960): Sobre uma coleção de aves do sudeste do estado do Pará. *Arqu. Zool. São Paulo* 11: 133–146.
- O'Neill, J. P. (1974): The birds of Balta, a Peruvian Dry Tropical Forest locality, with an analysis of their origins and ecological relationships. Ph. D. thesis, Louisiana State University, Baton Rouge.
- O'Neill, J. P., und D. L. Pearson (1974): Estudio preliminar de las aves de Yarinacocha, Departamento de Loreto, Perú. *Publ. Mus. Hist. Nat. Javier Prado*, ser. A (Zool.), no. 25.
- Pinto, O. (1944): Catálogo das aves do Brasil (2a parte). *Sec. Agricul., São Paulo*.
- Pinto, O., und E. A. de Camargo (1957): Sobre uma coleção de aves da região de Cachimbo (Sul do Estado do Pará). *Papéis Avulsos, Dept. Zool., São Paulo* 13: 51–69.
- Smith, G. A. (1975): Systematics of parrots. *Ibis* 117: 18–68.
- Traylor, M. A. (1958): Birds of northeastern Peru. *Fieldiana (Zool.)* 35: 87–141.
- Vuilleumier, F. (1965): Relationships and evolution within the Cracidae (Aves, Galliformes). *Bull. Mus. Comp. Zool.* 134: 1–27.
- Willis, E. O. (1976): Effects of a cold wave on an Amazonian avifauna in the upper Paraguay drainage, western Mato Grosso, and suggestions on oscine-suboscine relationships. *Acta Amazônica* 6 (3): 379–394.
- Wolters, H. E. (1975): Die Vogelarten der Erde, Lief. 1, Hamburg.
- Zimmer, J. T. (1945): Studies of Peruvian birds, no. 50. The genera *Ramphocelus*, *Piranga*, *Habia*, *Lanio*, and *Tachyphonus*. *Amer. Mus. Novitates* no. 1304, 26 pp.

Anschrift des Verfassers: Dr. J. Haffer, Meisenburgstr. 15, 4300 Essen 1.