©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

L
7615
JH

SPIXIANA

Zeitschrift für Zoologie

Tropische Regenwälder
– eine globale Herausforderung –

Herausgegeben von
W. Engelhardt und E. J. Fittkau
Schriftleitung: L. Tiefenbacher

SMITHSONIAN
JAN 18 1985
LIBRARIES

Generaldirektion der Naturwissenschaftlichen Sammlungen Bayerns
und
Zoologische Staatssammlung München, 1984

SPIXIANA	Supplement 10	München, 1. November 1984	ISSN 0343-5512

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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

Manuskripte, Korrekturen und Besprechungsexemplare sind zu senden an die

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

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

(ab 1985:
Münchhausenstraße 21, D-8000 München 60)

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

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tropische Regenwälder
– eine globale Herausforderung –

Herausgegeben von
W. Engelhardt und E. J. Fittkau

Schriftleitung: L. Tiefenbacher

Generaldirektion der
Naturwissenschaftlichen Sammlungen Bayerns
und
Zoologische Staatssammlung

München, 1984

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Die vorliegenden Beiträge sind erweiterte Niederschriften der Referate, die anläßlich eines Regenwald-Symposiums vom 12. 9.–13. 9. 1983 im Rahmen der IV. Internationalen Gartenbauausstellung (IGA) in der Bundesrepublik Deutschland (München, 28. April bis 9. Oktober 1983) gehalten wurden.

Wissenschaftliche Leitung des Symposiums:
Prof. Dr. W. Engelhardt
Generaldirektor der Naturwissenschaftlichen Sammlungen Bayerns, München
Priv.-Doz. Dr. E. J. Fittkau
Direktor der Zoologischen Staatssammlung, München

Gesamtherstellung: Gebr. Geiselberger, Altötting

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

SPIXIANA	Supplement 10	35–45	München, 1. November 1984	ISSN 0343-5512

Die Tierwelt des tropischen Regenwaldes

Von J. H. Reichholf

Zoologische Staatssammlung, München

Der tropische Regenwald beherbergt die größte Artenvielfalt von allen Lebensräumen der Welt. Neueste Schätzungen gehen von mehr als 30 Millionen Arten aus. Nur ein geringer Bruchteil – weniger als eine Million – ist davon derzeit bekannt. Diese Artenfülle steht im Kontrast zur geringen Zahl von Individuen, die sich pro Flächeneinheit finden. Sie machen kaum ein Promille der Pflanzenbiomasse aus.

Der tropische Regenwald zeigt sich daher ausgesprochen tierarm im Vergleich zu den Steppen und Savannen. Die Tierwelt ist aber dennoch keineswegs unbedeutend für das Regenwald-Ökosystem. Vielmehr greifen die Arten, insbesondere die Insekten, an verschiedenen Stellen ganz entscheidend in die Regulationssysteme ein. Sie tragen offenbar in hohem Maße zur Erhaltung der Diversität bei.

Das reichhaltige Artenspektrum ergibt sich aus drei Hauptkomponenten: der Vielfalt symbiontischer Beziehungen, der hohen Strukturiertheit des Waldes und der mikrogeographischen Aneinanderreihung der Artareale mit geringerer Überlappung, als in den gemäßigten Breiten.

Von den Umweltfaktoren erweisen sich Temperatur (Tropen) und Wasserversorgung (hohe Niederschläge) als optimal für die Existenz der meisten Arten. Kritisch wird dagegen vielfach die Nährstoffversorgung. Die Tiere des tropischen Regenwaldes lassen sich daher als besonders effiziente Nutzer knapper Ressourcen, als Teil eines vieldimensionalen Filtersystems für Nährstoffe verstehen. Daraus ergibt sich sowohl die Armut an Großtieren, als auch die Schwierigkeit für den Menschen, auf Dauer im tropischen Regenwald zu leben. Die Evolution des Menschen setzte höchstwahrscheinlich im Übergangsfeld zur Savanne, nicht im Regenwald selbst ein.

1. Klimax des Artenreichtums der Landtierwelt

Wieviele Tierarten leben gegenwärtig auf der Erde? Auf diese scheinbar simple Frage läßt sich bislang keine befriedigende, allgemein akzeptable Antwort geben. Denn die zweieinhalb Jahrhunderte intensiver Bestandsaufnahme am Artenbestand, die hinter uns liegen, reichen kaum dazu aus, die Größenordnung abzuschätzen, in welcher sich die Gesamtartenzahl der Tierwelt bewegen dürfte.

„Progressive" Schätzungen in den 50er Jahren nannten zwei bis drei Millionen (Simpson 1952); eine Zahl, die sich in den beginnenden 70er Jahren auf 8 bis 10 Millionen erhöhte. Gegenwärtig rechnet man nach Angaben der Royal Entomological Society of London damit, daß der Artenbestand mehr als das Zehnfache der Simpsonschen Schätzung betragen dürfte. Der größte Teil davon, nämlich an die 30×10^6 Spezies, dürfte im tropischen Regenwald existieren.

Der Artenreichtum nimmt vom Äquator polwärts rasch ab. Dieser unstrittige Befund ist – von einigen Ausnahmen abgesehen, auf die noch einzugehen sein wird – seit langem bekannt und als zoogeographisches Phänomen für viele Tiergruppen quantitativ gut erfaßt und abgesichert. Die Ursachen für diese auffällige Konzentration des Artenreichtums in den Tropen, insbesondere im Tieflandsregenwald, blieben dagegen bis in die jüngste Zeit den Tiergeographen verborgen. Erst die ökologische Erforschung der Lebensbedingungen in den Tropen (Fittkau 1973, Weischet 1977) ließ das Faktorengefüge erkennbar werden, welches den Artenreichtum reguliert.

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

So erwies sich die lange gehegte Annahme, die vom üppigen Wachstum des tropischen Regenwaldes suggeriert worden war, nämlich daß der hohe Artenreichtum der Tropen ein Ausdruck der besonderen Gunst der dortigen Lebensbedingungen sei, nicht bloß als Trug-, sondern als ein Fehlschluß. Dies zu begründen soll ein Schwerpunkt der Ausführungen über die Tierwelt des tropischen Regenwaldes sein.

Wenn aber die Lebensbedingungen vielleicht gar nicht so günstig sein sollten, wie sie vielfach angenommen werden, dann hat dies weitreichende Konsequenzen für die Nutzung des Artenreichtums. Hierzu erste, aber dennoch schon ganz brauchbar abgesicherte Anhaltspunkte zu geben, ist ein weiterer Schwerpunkt, der sich aus der Verknüpfung der Befunde zur Struktur und Dynamik der Lebensgemeinschaften, also der Ökologie, und der modernen Tiergeographie ergeben hat. Die quantifizierenden und analysierenden Methoden der stark ökologisch orientierten Tiergeographie (Mac Arthur 1972) ermöglichen die Ausarbeitung überprüfbarer Arbeitshypothesen, die für die Praxis von großer Bedeutung sein können. Doch ihre erfolgreiche Anwendung setzt voraus, daß der tropische Artenreichtum noch gut genug erfaßt wird, bevor die fortschreitende Waldzerstörung den größeren Teil davon vernichtet.

Wie stark die Artenzahl in Richtung Tropen zunimmt, mag das Beispiel der Vögel von Mittel- und Nordamerika illustrieren: Die vergleichsweise große Flächenausdehnung des nordamerikanischen Kontinents beeinflußt die Entwicklung des Artenreichtums weniger als die Annäherung an die Tropen. Der Zunahmetrend läuft davon fast unabhängig ab und erreicht die Höchstwerte der Artenzahlen im vergleichsweise winzigen Panama mit mehr als der doppelten Artenzahl pro Flächeneinheit im Vergleich zu den USA.

Bei weiterer Annäherung an den Äquator (und damit nach Südamerika hinein) verdoppelt sich die Artenzahl noch einmal und erreicht in Kolumbien, Peru und Brasilien Werte über 1500 Vogelarten. Diese Faunen umschließen rund 20% des Weltbestandes an Vogelarten. Und gerade in diesem Bereich werden immer noch neue Arten entdeckt und beschrieben. Abb. 1 veranschaulicht diesen Trend des Artenreichtums (Reichholf 1975 nach Daten von Mac Arthur & Wilson 1967), wie er für zahlreiche Tiergruppen typisch ist.

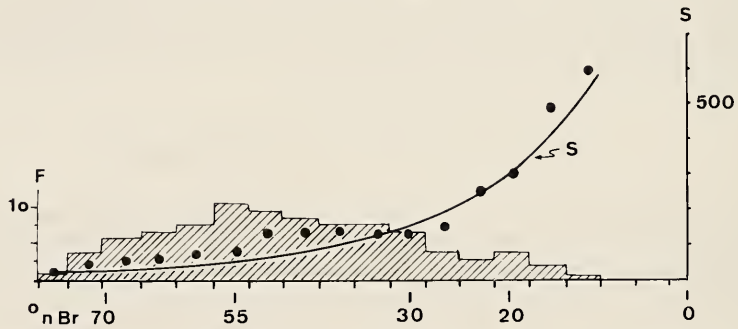

Abb. 1: Zunahme der Vogelarten in Richtung Tropen in Nordamerika. Die Artenzahl (S) wird nur vergleichsweise wenig von der relativen Flächengröße (F) des Nordamerikanischen Kontinents beeinflußt. – *Increase of bird species towards the tropics in North America. The number of species* (S) *is little influenced by the relative extent of the continental area* (F) *(shaded) of North America.* Abscisse: Angaben in Grad nördl. Breite / *degrees of northern latitude.* Nach MacArthur & Wilson 1967, umgezeichnet.

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

2. Grundstrukturen der Fauna tropischer Regenwälder

2.1 Allgemeines

So real der hohe Artenreichtum der Tropen ist, so irreal werden zumeist die Vorstellungen, die man sich davon macht. Die überschwenglichen Schilderungen von Naturforschern des 18. und 19. Jahrhunderts haben dieses falsche Bild ebenso mit verursacht, wie die populären Darstellungen in neueren Büchern, etwa in „Die Welt in der wir leben" oder im „Weltatlas des Tierlebens".

Dabei waren die Klassiker der Erforschung der Tierwelt der tropischen Regenwälder eher zurückhaltend. So schrieb Bates (1864), der Entdecker der Mimikry, über den Regenwald bei Manaus im Zentrum Amazoniens „An Vögeln und Insekten schien die Örtlichkeit arm zu sein. ... Oft legte ich die ganze Strecke von Barra (= Manaus) bis an den Wasserfall, ungefähr zwei Meilen auf dem Waldpfad, zurück, ohne einen Vogel zu sehen und zu hören, oder mehr als etwa ein Dutzend Lepidopteren oder Coleopteren zu finden." Ähnlich äußerte sich Wallace (1889), der Mitbegründer der Evolutionstheorie.

Jeder, der einen tropischen Regenwald erstmals betritt, wird diese Erfahrung machen: Der Wald wirkt arm an Tieren; in vielen Stellen mit geschlossenen Tieflandsregenwäldern sogar geradezu tierleer verglichen mit einem gut ausgebildeten, naturnahen Laubwald der gemäßigten Breiten.

So entsteht eine paradoxe Situation: Vom so phänomenal hohen Artenreichtum ist im tropischen Regenwald wenig oder nichts zu sehen – zumindest bei einem kurzfristigen Besuch. Dennoch sind beide Befunde zutreffend. Tatsächlich paart sich der hohe Artenreichtum mit einer ungewöhnlichen Individuenarmut. Oder, anders ausgedrückt, die Arten kommen nur in (sehr) geringer Bestandsdichte vor.

Der flüchtige Besucher kann daher die Vielfalt kaum erahnen, die in einem unberührten Regenwaldgebiet steckt. Anders als in der Steppe oder Savanne beeindrucken hier keine Großtierherden und Massenansammlungen. Letztere treten höchstens bei solchen, gewöhnlich wenig geschätzten Arten und Gruppen auf, wie etwa bei den Stechmücken oder Ameisen. Ansammlungen oder Gruppen von Vögeln und Säugetieren sind im Regenwald meist kurzzeitige Phänomene, die sich rasch wieder auflösen oder die weiterziehen, wenn es sich um sozial strukturierte Gruppen handelt.

Bei den Pflanzen verbergen sich diese Eigenschaften der Strukturierung der Lebensgemeinschaften hinter der Fassade konvergenter, den spezifischen Umweltgegebenheiten angepaßter Wuchsformen und -typen. Neuere Untersuchungen (Klinge 1983) zeigten, daß pro Hektar weit über 500 verschiedene Baumarten wachsen können, die folglich nur in geringer Bestandsdichte vorkommen. Die Situation bei den Pflanzen kann daher prinzipiell der Tierwelt analog betrachtet werden.

2.2 Wirbellose

Den weitaus größten Anteil am tierischen Artenspektrum im tropischen Regenwald stellen die Wirbellosen (Invertebraten). Ihre Artenzahl liegt durchschnittlich um den Faktor 10^3 pro Flächeneinheit höher als jene der Wirbeltiere. Den Gegensatz bilden die Savannen, in welchen die großen Weidegänger (Ungulaten) zusammen mit den Beutegreifern (Carnivoren) eine den Invertebraten entsprechende oder diese sogar beträchtlich übertreffende Biomasse aufbauen können (bis knapp 20 000 kg/km^2) und als Primärkonsumenten einen um den Faktor 3 größeren Anteil an der pflanzlichen Produktion konsumieren (1 g/m^2 gegenüber 0,37 g/m^2 der Invertebraten) als diese (Delany & Happold 1979).

Im tropischen Regenwald behalten dagegen die Invertebraten völlig konkurrenzlos auch im Hinblick auf die Biomasse ihre absolute Spitzenposition. Dennoch erreichen sie nur wenige Promille Biomasse-Anteil im Vergleich zur Pflanzenbiomasse.

Dieser Befund bestätigt den „tierarmen Eindruck", den der tropische Regenwald auf den ersten Blick hervorruft. Gemessen an den Individuenzahlen bestimmen – von Kleininvertebraten des Bodens abgesehen – zwei Insektengruppen in wohl den meisten der Ausbildungstypen des tropischen Regenwaldes das Bild der Wirbellosenfauna: die Ameisen und die Termiten. Hervorstechende Anpassungs-

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at
typen darunter sind die Wander- und Treiberameisen, deren Heerscharen panikartige Zustände unter den Kleintierbeständen hervorrufen, da sie alle Organismen – von Raupen und Käfern angefangen, bis hin zu kleinen Wirbeltieren – zu überwältigen versuchen, die in ihre ,,Größenklassen" der Beute passen.

Wichtiger und für die Illustration der besonderen ökologischen Gegebenheiten im tropischen Regenwald aussagekräftiger sind jedoch jene Gruppen und Arten von Ameisen, die im weitesten Sinne Symbiosen mit Pflanzen eingegangen sind. Das vielleicht beste Beispiel bieten die Blattschneiderameisen (Attinae), deren ,,destruktive Tätigkeit" mancher Farmkultur die dauerhafte Existenz unmöglich machte. Das Besondere an diesen Blattscheiderameisen liegt in der genauen Art ihrer Ernährung. Sie schneiden die Blätter und anderes pflanzliches Material, um es in besonderen Kammern ihrer geräumigen unterirdischen Bauten in fein zerkautem Zustand dem Mycel von Pilzen zu ,,verfüttern". Diese Pilze wachsen auf dem Pflanzenbrei unter günstigen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen und bei permanenter Nahrungsversorgung durch die Ameisen. Sie bilden Fruchtkörper, die sogenannten ,,Ambrosia-Körper", von denen allein sich diese Ameisen ernähren können. Die Blattschneiderameisen sind daher in größtem Umfang von ihren Pilzkulturen abhängig, während die Pilze selbst wohl recht und schlecht auch ohne die Kultur durch die Ameisen zu existieren vermögen, aber durch die pflegliche Versorgung erheblich besser gedeihen (Weber 1972).

In die grundsätzlich gleiche Richtung weist die Biologie der Termiten. Diese an Anzahl wie an Bedeutung für den Stoffhaushalt im Regenwald und in den Savannen den Ameisen kaum nachstehende Gruppe verlegt gewissermaßen ihre ,,Pilzgärten" in ihr Körperinneres. Symbiontische Mikroorganismen besorgen die Verdauung und ,,Aufwertung" des nährstoffarmen und ballaststoffreichen Holzes, welches sie zerbeißen und dadurch mechanisch aufarbeiten. Das macht die cellulose- und ligninhaltigen Substanzen für die Mikroorganismen leichter angreifbar, so daß es letztlich die Symbiosen mit den Mikroben sind, die den Ameisen und Termiten ihre so herausragende Stellung unter den Invertebraten, ja überhaupt in der Tierwelt des tropischen Regenwaldes verliehen und ermöglicht haben.

Zahlreiche Käfer folgen diesem Prinzip, darunter mit die größten und auffallendsten Arten. Mit ihrer Körpergröße reichen Goliath- und Herkuleskäfer sowie eine Reihe weiterer tropischer Großkäfer durchaus in den Grenzbereich zu kleinen Wirbeltieren hinein. Sie ,,erkaufen" aber ihre relativ große Körpergröße, die sie zweifellos mehr oder minder stark vom Feinddruck durch insektenfressende Vögel und Säugetiere entlastet, durch ungewöhnlich lange Entwicklungszeiten (über mehrere bis viele Jahre), die umgekehrt geringe Generationszeiten und langsame Umsatzraten in ihren Populationen bedeuten. Trotz ihrer Symbiosen mit Mikroorganismen können diese holzverwertenden Käfer nicht annähernd so schnelle Entwicklungsabläufe erzielen, wie Verwandte in den gemäßigten Breiten (wobei auch noch der Ausfall von winterlich-temperaturbedingten Ruhezeiten einzurechnen wäre).

Außerordentlich reichhaltige Artenspektren finden sich auch in den anderen Ordnungen der Insekten, insbesondere bei den Schmetterlingen und bei den Wanzen. Beide Gruppen nutzen die Pflanzen direkt und/oder indirekt. Die allermeisten Schmetterlingsraupen sind phytophag. Ihre Freßtätigkeit konzentriert sich auf die Blätter, also die photosynthetisch aktiven Organe der Pflanzen. Sie besitzen kauende Mundwerkzeuge, mit denen sie ihre relativ nährstoffreiche Nahrung zerkleinern.

Anders die Wanzen mit ihrer hemimetabolen Entwicklung. Bei ihnen saugen die Larven wie die Adulten (soweit es sich um Pflanzensauger handelt) am Saftstrom der Pflanzen. Diese Säfte sind reich an Zuckern, aber zumeist arm an Eiweiß und Stickstoffverbindungen. Die Folge davon ist, daß solche Pflanzensaftsauger oft erhebliche Mengen Saft durch ihren Körper schleusen müssen, um die notwendigen Mindestmengen an Stickstoff- und Phosphorverbindungen zu erhalten. Besonders die an den Wurzeln unterirdisch saugenden Wanzen und Zikaden brauchen daher nicht selten sehr lange zur Vollendung ihrer Entwicklung zum Vollinsekt.

Überraschend lange Lebensspannen von Entwicklungsstadien der Insekten, aber auch der Vollkerfe, führen zwangsläufig zu einer anderen Form der Auseinandersetzung mit der Umwelt, nämlich zum Problem des ,,lange-genug-Überlebens". Der Tropenwald steckt daher voller besonders bizarrer, auffallender oder unglaublich perfekt getarnter Insektenformen, die seit den Tagen der Sybille Merian

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at
oder von Alexander von Humboldt weit über die Gruppe der Biologen hinaus die Menschen begeisterten oder ins Staunen versetzten.

Hierzu gehören beispielsweise auch die phantastischen Schillerfarben der Morpho-Falter, die ihre großflächigen Flügel je nach Einfallswinkel des Lichtes in den verschiedensten Blautönen aufblitzen oder vor dem Halbdunkel des Waldes optisch wieder verschwinden lassen können. An Abertausenden von Arten der Falter zeigt sich dieses Prinzip der Täuschung von Wirbeltier (Vogel-/Echsen-)augen.

Seit 100 Jahrmillionen läuft dieser Anpassungsprozeß größenordnungsmäßig. Er stellt ein Spannungsfeld zwischen den Pflanzen einerseits, auf die sich die Insekten einzustellen versuchen, und den Feinden der Insekten andererseits dar, denen sie zu entgehen versuchen müssen. Je länger die individuellen Lebensspannen, je geringer die Nachwuchszahlen pro Weibchen und je spezialisierter die Nahrungsansprüche werden, um so stärker tritt diese Auseinandersetzung mit den Feinden in den Vordergrund. Sie ist daher im Tropenwald quantitativ von erheblich größerer Wichtigkeit als in den Wäldern der gemäßigten und kühlen Zonen, auch als in Steppen und Savannen oder in Trockengebieten.

Aus der bloßen Tarnung, der Mimese, ging daher eine Entwicklung wohl mit Sicherheit schwerpunktmäßig vom tropischen Regenwald aus, für die es in den gemäßigten und kühlen Zonen nur verhältnismäßig wenige Ansätze gibt (Wickler 1967), die Mimikry. In ihr wird die Mimese geradezu umgekehrt und der sich ,,schützende" Organismus ,,versucht sich nicht zu verbergen, sondern auffällig zu machen". Diese anthropomorphisierende Kurzfassung mag den phylogenetischen Prozeß charakterisieren, der zur evolutionären Strategie wird, wenn eine Art es fertig bringt, in den Bannkreis einer durch eingelagerte Giftstoffe geschützten, anderen Art zu gelangen, mit der sie nicht unmittelbar oder nicht näher verwandt ist. Diese in ihrer speziellen Form auch als Bates'sche Mimikry bezeichnete Nachahmung einer giftigen, schlecht schmeckenden oder gefährlichen Tierart durch eine harmlose setzt voraus, daß es (1) Kamera-Augen sind, welche die Farb- und Zeichnungsmuster vor dem Beuteerwerb überprüfen, und (2) daß der (die) Nachahmer seltener als das Vorbild bleibt (bleiben). Nur dadurch kann verhindert werden, daß die Feinde eine noch bessere und präzisere Unterscheidung im Gegenzug entwickeln.

Die zweite Grundform der Mimikry, die Müller'sche Mimikry, schließt an letzterem Problem unmittelbar an (und führt hier zu den Übergängen zwischen den beiden Kategorien). Sie stellt den scheinbaren Zusammenschluß mehrerer verschiedener Arten unter einem einheitlich warnenden Muster dar, wobei alle Mitglieder dieses Mimikry-Komplexes mehr oder weniger giftig/ungenießbar oder wehrhaft sind. Dieser Zusammenschluß zu einem Musterkomplex, wie er etwa von stacheltragenden Hautflüglern, von giftigen Schlangen oder Wanzen wohl bekannt ist, verbreitert die schmale Basis der Individuen und senkt dadurch die Verluste durch ,,Lernen" (Probieren) durch die potentiellen Freßfeinde. Wie hoch der Selektionsdruck der Feinde selbst für solcherart geschützte Arten ausfällt, zeigt sich wiederum in der Häufigkeit, mit der diese Mimikry insbesondere bei den Insekten im tropischen Regenwald auftritt.

Zusammengefaßt läßt sich daher festhalten, daß die Invertebratenfauna des tropischen Regenwaldes u. a. durch folgende Eigenschaften gekennzeichnet ist, die als klare Tendenzen bei der quantitativen Sichtung des Artenspektrums hervortreten:

- hohe Artenvielfalt
- geringe Individuendichte
- hoher Anteil an symbiontischen Beziehungen
- hoher Anteil an Mimikry-Komplexen
- hohe individuelle Lebensdauern
- komplexe Sozietäten
- gehäuftes Auftreten verhältnismäßig großer Formen
- Nahrungsspezialisten
- geringe Mobilität/hohe Ortsbindung vieler Arten
- extreme Anpassungen an Sonderlebensräume

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Letzteres mag das Beispiel des Kleinschmetterlings *Bradypodicola hahneli* illustrieren, dessen Raupen im Fell von Faultieren leben und die in feinen Rillen der Haare wachsenden Blaualgen als Nahrungsquelle nutzen.

Die aufgeführten Charakteristika können in diesem Zusammenhang keineswegs erschöpfend behandelt, ja nicht einmal gewertet werden. Sie sollen vielmehr erste Anhaltspunkte für wesentliche Unterschiede geben, die sich gegenüber der ungleich besser bekannten Invertebratenfauna von Wäldern der gemäßigten Breiten zeigen. Nach neueren Untersuchungen scheinen dagegen zwei weitere „Kennzeichen" nicht im anfänglich erwarteten Umfang zuzutreffen, nämlich daß die Invertebratenpopulationen im tropischen Regenwald weniger starke Bestandsschwankungen durchmachen als in den gemäßigten Breiten und asaisonal leben (Owen 1971).

Über die Populationsdynamik in jahreszeitlicher wie in langjähriger Hinsicht ist einfach noch viel zu wenig bekannt, um die Tropenwälder hinreichend sicher charakterisieren zu können.

Zusammenfassend läßt sich die Invertebratenfauna des tropischen Regenwaldes durch das mehr oder weniger starke Überwiegen der biotischen Komponente in der Auseinandersetzung mit der Umwelt charakterisieren. Je mehr sich die Lebensgemeinschaften von der feuchttropischen Umwelt entfernen, um so deutlicher tritt die abiotische Komponente, die Auseinandersetzung mit den unbelebten Umweltfaktoren hervor. Sie gewinnt überragende Bedeutung in den borealen, subpolaren und in den ariden Gebieten.

Die Vielzahl der Wechselbeziehungen der Organismen untereinander und das Eingebundensein in eine höchst differenzierte biotische Umwelt macht diese Regenwaldfauna daher auch besonders anfällig gegen Veränderungen. Diese Empfindlichkeit beruht zum Teil auf den geringen Populationsgrößen, aber zum größeren Teil doch wohl auf den Wechselbeziehungen in diesem komplexesten aller Landökosysteme. Das äußert sich auch in der Rolle, welche die Wirbeltiere hierin spielen.

2.3 Wirbeltiere

Wie bei den Wirbellosen sagen die reinen Artenzahlen zunächst noch wenig aus über die Strukturierung der Fauna. Erst ihre Relativierung bezüglich anderer Lebensraumtypen und ihr quantitativer Anteil an der gesamten Konsumenten-Gemeinschaft eröffnet einen Einstieg in das Verständnis der Bedeutung einzelner Faunenkomponenten. Vom aquatischen Lebensbereich abgesehen, der gerade in den Gewässern tropischer Tieflandsgebiete eine außerordentlich große Artenmannigfaltigkeit an Fischen aufweist (Lowe-McConnell 1969), beginnt die Wirbeltierfauna mit den Amphibien. Diese an der Basis der Landwirbeltiere stehende Gruppe erreicht ihre höchste Artenmannigfaltigkeit in den feuchten Tropen, insbesondere im tropischen Regenwald von Südamerika (Duellmann 1979). Dabei fällt der hohe Anteil von Arten auf, die sich mit Hilfe von zum Teil extrem wirksamen Giften gegen die Freßfeinde schützen („Pfeilgiftfrösche"), entsprechend auffällig gefärbt und gezeichnet sind, und die zudem über fast unglaublich erscheinende Anpassungen verfügen, die ihre Fortpflanzung vom Wasser weitgehend unabhängig machen. Der hohe Feinddruck im Wasser wird daraus ersichtlich. Andererseits zeigen diese Anpassungen, daß im tropischen Regenwald trotz seines hohen phylogenetisch-erdgeschichtlichen Alters nicht notwendigerweise nur die altertümlichen, ursprünglichen Formen überlebt haben, sondern daß entsprechende Gruppen, die hier ansonsten günstige Lebensbedingungen vorfinden (Wärme und Feuchtigkeit bei den Amphibien!), schnelle und weitreichende Evolutionsprozesse durchgemacht haben.

Eine ähnliche Situation findet sich bei den Reptilien (vgl. ebenfalls Duellmann 1979). Ihre Anpassungen an den tropischen Wald beschrieb schon Mertens (1948) und es werden immer noch neue, überraschende zutage gefördert. Die Artenzahl liegt hoch (relative Artendichte), aber die Häufigkeit bleibt zumeist mäßig bis gering, wenngleich erfahrene Spezialisten im Regenwald durchaus schnell und erfolgreich Schlangen oder Echsen zu finden vermögen (Owen 1983). Doch dies widerspricht nicht dem schon bei den meisten Insektengruppen gemachten Befunden, daß die Flächendichte der einzelnen Arten gering bleibt und selten Werte erreicht, wie sie von den gemäßigten Breiten geläufig sind.

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Wichtige Kennzeichen sind wiederum die hohen Frequenzen von Mimikry-Komplexen. Besonders bekannt geworden ist die rot-schwarz-gelbe Ringelzeichnung der Korallenschlangen und ihrer Nachahmer, die lange Zeit Gegenstand von Kontroversen war (Wickler 1968). Tarnfarben treten auf der anderen Seite – nicht selten kombiniert mit der Fähigkeit zu raschem Farbwechsel – auf. Urtümliche oder extrem spezialisierte Formen leben und überleben im Regenwald, wie die Blindwühlen. Doch ihre Frequenz im Vergleich zu den Artenspektren anderer Lebensraumtypen erscheint nicht sonderlich auffallend.

Die im Vergleich zu den warmblütigen Vögeln und Säugetieren sehr geringe Grundumsatzrate des Stoffwechsels, die zumeist bei weniger als 20% liegt, stellt den vielleicht bedeutendsten Anpassungswert der Reptilienorganisationsstufe dar, weil sie erlaubt, mit ungleich weniger Nahrungszufuhr auszukommen, als Säuger und Vögel gleicher Körpergröße. Die konstant hohen Umgebungstemperaturen und die Möglichkeit, fast immer zusätzlich Sonnenwärme aufnehmen zu können, um bei Tage die Reaktionsbereitschaft (für die aktive Jagd nach Beute) hochzuhalten, begünstigen diese Strategie. Die Endothermie der höheren Wirbeltiere bringt dagegen keinen nennenswerten Vorteil unter diesen Lebensbedingungen, weil sie zu viel zusätzliche Energie kostet, ohne gegenüber den Reptilien/Amphibien entscheidende Vorteile zu bringen. Das ändert sich erst mit zunehmender Körpergröße (Säugetiere) und der Entwicklung der Flugfähigkeit (Vögel und Fledertiere).

Das evolutive Plateau der Vögel und Säugetiere, also der beiden Wirbeltiergruppen, die über eine konstant geregelte Körperinnentemperatur verfügen, bleibt im tropischen Regenwald reichlich unterrepräsentiert. Die Artenzahl der Vögel liegt zwar noch deutlich höher als in anderen Lebensräumen mit Spitzenwerten von knapp 500 Arten auf 0,6 km² (Bourliere 1983). Doch dies sind Ausnahmefälle. Meist bleibt die Artenzahl durchaus in Größenordnungen, wie sie auch aus Wäldern der gemäßigten Breiten bekannt sind (Reichholf 1980). Der wesentlichere Unterschied scheint in der geographischen Verteilung der Arten zu liegen. Im tropischen Regenwald wird die Zahl der Superspezies-Komplexe bildenden Artengruppen besonders hoch (Haffer 1974 und 1983), so daß die hohe Artenzahl insbesondere durch das kleingeographische Nebeneinander von Arten zustandekommt, die sich im Lebensraum unmittelbar nicht überlappen (also nicht sympatrisch und syntop leben!). Das gilt auch für zahlreiche Säugetierarten (Hershkovits 1977).

Größere Säugetierarten treten erheblich weniger auf, als in den tropischen Savannen und Steppen oder in den gemäßigten Breiten. Besonders die südamerikanischen Regenwälder sind ausgesprochen arm an Großsäugern. Die Mehrzahl der Arten konzentriert sich im Kronenbereich der Bäume (Hangler und Flugsäuger). Die Primaten spielen eine bedeutende Rolle als Früchteverwerter, Blattkonsumenten und Insektenesser. Doch ihre Biomasse bleibt selbst in den besten Gebieten weit hinter der Großsäuger-Biomasse tropischer Savannen zurück. Sie erreicht nur 1–12% der Werte dieser Lebensräume (Owen 1983).

2.4 Vielfalt durch Mangel

Fittkau (1973, 1983 u. a.) wies darauf hin, daß gerade die größte Artendiversität in Bereichen tropischer Regenwälder zu finden ist, die sich durch extremen Mangel an Nährstoffen auszeichnen. Die gesteigerte Artendiversität wirkt wie ein Filtersystem, das die Nährstoffe besonders effektiv im internen Kreislauf hält und Verluste minimiert. Anpassung an Mangel erscheint daher als hervorstechendstes Prinzip der Strukturierung der Artengemeinschaften – nicht nur in der Tierwelt, sondern auch bei den Pflanzen und bei der menschlichen Siedlungsdichte (Fittkau 1984). Das Fehlen oder die geringe Frequenz des Auftretens von Arten, wie der größeren Säugetiere, mit hohem Nährstoffbedarf zur Aufrechterhaltung der Innentemperatur, wird daraus ebenso verständlich, wie die Evolution vormenschlicher Primaten aus dem Grundstock afro-asiatischer Arten, die in Gebieten mit vulkanischen Böden (und entsprechend reicherer Nährstoffversorgung) leben. Die südamerikanischen Tropenwälder brachten keinen in der Größe den eigentlichen Menschenaffen (Pongiden) entsprechenden Affentyp hervor! In ihnen herrscht jedoch der größte Nährstoffmangel mit Mineralstoffwerten in den Gewässern, die aus dem Wald kommen, die unter jenen von Regenwasser liegen (Fittkau 1984).

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Die zahlreichen Symbiosen erscheinen in diesem Zusammenhang geradezu als eine Überlebensnotwendigkeit, um insbesondere zur Mangelware Stickstoff (zur Eiweißsynthese) und zum Phosphor (zur Synthese der energetischen „Währung" der Lebensprozesse, zum ATP) zu gelangen. Mikroorganismen, die in der Lage sind, Luftstickstoff zu binden, nehmen daher zusammen mit Mykorrhiza-Pilzen an den Pflanzenwurzeln und Pilzen, die Holz zersetzen, Schlüsselpositionen in den Lebensgemeinschaften im tropischen Regenwald ein (Golley et al. 1975). Die Monopolisierung von Nährstoffen wird für viele Arten zur zentralen Überlebensstrategie, die sich in gesteigerter Lebensdauer, in effizienteren Fortpflanzungsprozessen und in schärferer Auseinandersetzung mit der biotischen Umwelt, insbesondere mit Feinden, Parasiten und Krankheiten äußert.

Der tropische Regenwald stellt daher mehr ein Refugium für hochgradige Spezialisten als für altertümliche (meist mit weniger lebenstüchtig gleichgesetzt!) Tierformen dar. Die hohe Artenvielfalt fügt sich in dieses Konzept ebenso nahtlos ein, wie ihre Anfälligkeit für Änderungen in den allgemeinen Lebensbedingungen, ihre geringe Populationsdichte und die geringe Nutzungsrate, die diese Arten vertragen.

Schließlich deutet das hohe Maß an kleingeographisch nebeneinander existierenden Arten (Haffer 1974, Reichholf 1980) darauf hin, daß die Artbildungsprozesse relativ jungen Datums sind. In der Tat konnte Haffer (1974, 1983 u. a.) sehr wahrscheinlich machen, daß die Areale der tropischen Regenwälder während des Pleistozäns starken Schwankungen ihrer Ausdehnung unterworfen waren. Durch Isolation der Arten in den Waldrefugien konnte es zu Differenzierungsprozessen oder zur Ausbildung neuer Charaktere kommen, die heute ein besonders komplexes Bild der Artenstruktur erzeugen, nachdem sich die Wälder wieder weitgehend geschlossen haben.

2.5 Komplexe Wechselbeziehungen

Feind-Beute-Beziehungen, Parasit-Wirt-Verhältnisse, Symbiosen oder Krankheiten verlieren unter den Lebensbedingungen des tropischen Regenwaldes nicht selten ihre klare, überschaubare Ausprägung. Sie machen komplexeren Wechselbeziehungen Platz, die sich nicht so leicht einer bestimmten Kategorie zuordnen lassen. Ein Beispiel soll dies verdeutlichen:

In der südbrasilianischen Serra do Mar, dem Randbereich des tropischen Regenwaldes im südöstlichen Südamerika, kommt eine zu den Mimosen gehörende Baumart vor, die *Mimosa bracaatinga,* in deren Rinde eine Schildlaus schmarotzt. Der geringe Eiweißgehalt des Saftstromes zwingt die Schildläuse, einen Überschuß an Saft aufzunehmen. Der größte Teil davon muß nach außen abgegeben werden. Dies geschieht über einen mehrere Zentimeter langen, hohlen Wachsfaden, der über die Rinde hinausragt und den zuckerhaltigen Saft abtropfen läßt. Die Schildlausaktivität ist besonders im Winter hoch, wenn die Bracaatinga die Blüte vorbereitet. In dieser Zeit finden sich im Bergregenwald der Serra kaum noch Blüten, die für Insekten oder Kolibris als Nektarquelle in Frage kämen. Dennoch überwintern in den Vorkommensgebieten der Bracaatinga Kolibris verschiedener Arten und wandern nicht auf die blütenreicheren Küstenebenen hinunter. Sie ernähren sich vielmehr nahezu ausschließlich von den Zuckersafttropfen, die die Schildläuse abgeben, und auch von den Kleininsekten, die davon angelockt werden. Sie konkurrieren dabei mit Ameisen und Wespen, welche ebenfalls den Zuckersaft („Honigtau") auflecken. Größere Wespen werden wie andere Kolibris verfolgt und verjagt. Die regelmäßige Nutzung der Zuckersafttropfen verhindert, daß die dünnen Wachsfäden umknicken und verkleben, weil sich am Stamm rasch Bakterienrasen ausbilden. Die Schildläuse können dadurch besser Saft saugen. Trotz des durch mehrere Dutzend Schildläuse pro 10×10 cm Rinde verursachten Verlustes für den Baum scheint die Nutzergilde nicht so ganz einseitig zu stehen. Denn die Mimose erhält sich in konzentrierter Weise blütenbestäubende Insekten und Kolibris in ihrer unmittelbaren Umgebung, wenn diese normalerweise fehlen würden. Damit sichert sie eine effiziente Bestäubung zur Zeit ihrer frühen Blüte in diesen Bergregenwäldern. Komplexe Beziehungen lassen sich daher auch nicht mit dem aus der landwirtschaftlichen Produktion in den gemäßigten Breiten übernommenen „Nutzen-Schaden"-Konzepten bewerten. Eine Ausschaltung der Schildläuse, die auf den ersten Blick vielleicht geboten erschiene, könnte daher für den Baum auf einem ganz anderen Weg Nachteile bringen. Vielleicht

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at
mag der ganze Komplex der tierischen Nutzer aber unter veränderten Wachstums- und Konkurrenzverhältnissen für die Bracaatinga auch ganz unbedeutend werden. Wer kann das bei einer ersten, oberflächlichen Betrachtung der „Ressource Holz" im tropischen Regenwald schon sagen oder gar entscheiden? (Reichholf 1973 und unpubl.)

3. Erhaltung des Artenreichtums

3.1 Überleben und Mindestarealgröße

Arten existieren genetisch in Populationen. Es sind dies die eigentlichen Fortpflanzungseinheiten, die eine dauerhafte Existenz eines speziell zusammengesetzten Typs von Erbmaterial ermöglichen (Mayr 1967). Diese Populationen können nicht beliebig klein werden. Nach den wenigen, bisher vorliegenden Erfahrungen beträgt der Minimalbestand einer Wirbeltierart, der sich selbst noch mit einiger Sicherheit erhalten (und ggf. weiter vermehren) kann, zwischen 100 und 500 fortpflanzungsfähigen Individuen. Kleinere Populationen geraten unter hochgradige Bedrohung und sterben oft aus kaum erkennbaren Gründen aus. Sie müssen daher, wenn es gilt, sie zu erhalten, in besonderem Maße geschützt und gehegt werden. Letzteres ist praktisch unmöglich, wenn Regenwaldarten erhalten werden sollen. Der einzige Weg führt dann über die Sicherstellung eines Mindestareals, das einer ausreichenden Populationsgröße das Überleben sichert. Diese sogenannten Minimalareale umfassen die Flächen, die (zusammenhängend) von den oben genannten 100 bis 500 Individuen benötigt werden. Sie zu ermitteln stellt für den internationalen Artenschutz und für die Ökologie eine der großen Herausforderungen unserer Zeit dar. Der WWF fördert gegenwärtig solche „minimum-size-projects" in Amazonien in Zusammenarbeit mit der IUCN.

Wo diese Flächen liegen und wie sie verteilt sein sollen, beschäftigt ebenfalls noch in starkem Maße die Tiergeographen. Einen wichtigen Ansatz liefern die pleistozänen Waldrefugien, weil sie heute vielfach identisch sind mit den Zonen besonders hoher Artendichte. Auch die sekundären Kontaktzonen zwischen regionalen Faunen (Haffer 1983) spielen eine wichtige Rolle für die Auswahl der besonders zu schützenden Zonen.

Die Studien, die derzeit durchgeführt werden, um die wichtigsten Refugialgebiete in den tropischen Regenwäldern festzustellen, stehen allerdings in einem fast hoffnungslosen Wettlauf mit der Zeit. Denn die Zerstörungsrate der Wälder liegt gerade in jenen Gebieten besonders hoch, die sich durch solchen Refugialcharakter auszeichnen. Befinden sie sich doch beispielsweise in Amazonien an den Randgebieten und nicht im wirtschaftlich weniger interessanten Zentrum der Hyläa.

3.2 Faunenerfassung

Ähnlich gravierend, wie das Problem der Zeit, ist die Erfassung der Arten. Wie eingangs ausgeführt, reichen unsere Kenntnisse noch bei weitem nicht aus, um einen einigermaßen zuverlässigen Überblick über das tatsächlich vorhandene Artenspektrum zu gewinnen. Es fehlt an Systematikern und Taxonomen, die solche Aufgaben bewältigen könnten; ebenso an Forschungsmitteln für „bloße Bestandsaufnahmen". Der geringe Stellenwert faunistischer Erfassungen bildet einen wesentlichen Hemmschuh in der Erforschung der Tierwelt des tropischen Regenwaldes, weil wenig spektakuläre Ergebnisse zu erwarten sind, wenn einzelne Gruppen gründlich durchgearbeitet werden, dafür aber Jahre schwieriger Lebensbedingungen für die betreffenden Zoologen damit verbunden wären. So verwundert es nicht, daß die Phase der Bestandsaufnahme als kaum begonnen eingestuft werden muß, auch wenn mittlerweile auf breiterer Front und in internationaler Kooperation (bei der allerdings die Bundesrepublik Deutschland kaum eine Rolle spielt!) an der Erfassung des Artenbestandes tropischer Regenwälder gearbeitet wird.

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

4. Schutz der Regenwaldfauna – wozu?

Millionen von Tierarten leben in den Tropenwäldern der Erde. Sie stellen das reichhaltigste Artenreservoir dar, das wir kennen. Doch wozu ist es gut, diese Artenvielfalt – vielleicht unter Opfern und wirtschaftlichen Einbußen – zu erhalten? Braucht die Welt die Abertausende von Insekten, Spinnen, Milben, die Hunderte einander sehr ähnlicher Vogelarten oder die obskuren Säugetiere, die zum Teil schon seit Jahrzehnten in zoologischen Gärten zu bewundern sind?

Jahrzehntelang versuchte der Naturschutz diese Problematik mit allen möglichen Argumenten und mit dem Hinweis auf die ethische Verpflichtung des Menschen zu bekräftigen. Keine Macht der Welt kann eine einmal ausgerottete Art jemals wieder herstellen oder ins Leben zurückrufen. An dieser letzten Grenze der menschlichen Möglichkeiten schien sich die Hoffnung der Naturschützer festzuklammern, wenn die Argumentation zugunsten unmittelbarer Vorteile (Wildbestandsnutzung, Nationalparks als Einkommensquelle etc.) nicht mehr zum Zuge kam (Myers 1983).

Doch schneller, als erwartet, änderte sich die Lage. Die neue Gentechnologie eröffnete so ungeahnte Möglichkeiten der gezielten Übertragung gewünschter Eigenschaften in andere Genome, daß man in der Artenfülle in der Tat das größte genetische Reservoir erblicken kann, dessen Potential noch völlig unbekannt ist, ja nicht einmal ansatzweise abgeschätzt werden muß. Die Millionen von Arten tragen ein Informationspotential in sich, das aus jahrmillionenlanger Auseinandersetzung mit den Wechselfällen des Lebens hervorgegangen ist. Manche „unscheinbare" Art erscheint damit in neuem Licht.

5. Schlußbemerkung

Dieser gedrängte Überblick über die Tierwelt des tropischen Regenwaldes stellt notwendigerweise eine unvollständige, persönliche Selektion dar. Vieles, was wichtig wäre, konnte nur angerissen, manches, was ebenso bedeutend wäre, überhaupt nicht behandelt werden. Es wurde daher auch schwerpunktmäßig zusammenfassende Literatur zitiert und von wissenschaftlichen Detailarbeiten weitestgehend Abstand genommen. Dennoch sollte hier der Hinweis nicht fehlen, daß die zusammengestellten Gedanken, Überlegungen und Schlußfolgerungen das Ergebnis umfangreicher Diskussionen mit Dr. E. J. Fittkau, Zoologische Staatssammlung, und der Arbeit in der Kommission für Ökologie der IUCN (Chairmen Prof. Dr. D. Ovington und Prof. Dr. W. Engelhardt) sind. Ihnen allen sei hiermit verbindlichst gedankt.

Literatur

Bates, H. W. 1864: The Naturalist on the River Amazon – (Deutsche Fassung 1866: Der Naturforscher am Amazonenstrom.) Dyk, Leipzig.

Bouliere, F. 1983: Animal Species Diversity in Tropical Forests. – In: Golley, F. B. ed. Tropical Rain Forests – Structure and Function. p. 77–91. Elsevier, Amsterdam.

Delany, M. J. & D. C. D. Happold 1979: Ecology of African Mammals. Longman, London.

Duellmann, W. E. ed. 1973: The South American Herpetofauna. Univ. Kansas Mus. Monogr. 7., Kansas.

Fittkau, E. J. 1973: Urwälder der Tropen. – In: Grzimeks Tierleben, Ergänzungsband Unsere Umwelt als Lebensraum p. 279–303. Kindler, München.

— — 1983: Grundlagen der Ökologie Amazoniens – Versuch einer Zusammenschau. – Spixiana Suppl. 9: 201–218

— — 1984: Tropischer Regenwald – Die Zusammenhänge IGA – Symposium. Spixiana, Suppl. 10: 47–54

Golley, F. B. & E. Medina 1975: Tropical Ecological Systems. Springer, Berlin.

— — et al. 1975: Mineral Cycling in a Tropical Moist Forest. Univ. Georgia Press, Athens.

— — ed. 1983: Tropical Rain Forest Ecosystems. – Ecosystems of the World 14 A. Elsevier Scient. Publ., Amsterdam.

Haffer, J. 1974: Avian Speciation in Tropical South America. Publ. Nuttall Orn. Club 14.

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at
— — 1983: Ergebnisse moderner ornithologischer Forschung im tropischen Amerika. – Spixiana Suppl. 9: 117–166
HERSHKOVITC, P. 1977: Living New World Monkeys (Platyrrhini) I. – Univ. Chicago Press, Chicago.
KLINGE, H. 1983: Wälder und Waldökosysteme Amazoniens. – Spixiana Suppl. 9: 87–101
LOWE-MC CONNELL, R. H. ed. 1969: Speciation in Tropical Environments. – Academic Press, London.
MACARTHUR, R. H. 1972: Geographical Ecology. – Harper & Row, San Francisco.
— — & E. O. WILSON 1967: Island Biogeography. – Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.
MARSHALL, A. G. ec. 1979: The Abundance of Animals in Malesian Rain Forests. – Trans. 6th Aberdeen-Hull Symp. Malesian Ecology, Aberdeen.
MAYR, E. 1967: Artbegriff und Evolution. – Parey, Hamburg.
MEGGERS, B. J., E. S. AYENSU & W. D. DUCKWORTH 1973: Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America. A Comparative Review. – Smithsonian Inst. Press, Washington.
MERTENS, R. 1948: Die Tierwelt des tropischen Regenwaldes. – Senckenberg, Frankfurt.
MYERS, N. 1983: A Wealth of Wild Species. Storehouse for Human Welfare. – Westview Press, Boulder, Colorado.
ODUM, H. T. 1970: A Tropical Rain Forest. – U. S. Atomic Energy Commission. Springfield, Virginia.
OWEN, D. F. 1971: Tropical Butterflies. – Clarendon Press, Oxford.
— — 1983: The Abundance and Biomass of Forest Animals. – In: GOLLEY ed. Tropical Rain Forest Ecosystems. Structure and Function. – Ecosystems of the World 14 A. Elsevier Scientific Publ., Amsterdam.
REICHHOLF, J. 1973: ,,Honigtau" der Bracaatinga-Schildlaus als Winternahrung für Kolibris (Trochilidae) in Süd-Brasilien. – Bonn. zool. Beitr. **24:** 7–14
— — 1975: Biogeographie und Ökologie der Wasservögel im subtropisch-tropischen Südamerika. – Anz. orn. Ges. Bayern **14:** 1–69
— — 1980: Komponenten des Artenreichtums der ostafrikanischen Avifauna. – Verh. orn. Ges. Bayern **23:** 371–385
— — 1983: Analyse von Verbreitungsmustern der Wasservögel und Säugetiere in Südamerika. – Spixiana Suppl. 9: 167–178
SIMPSON, G. G. 1952: How Many Species? – Evolution **6:** 342
WALLACE, A. R. 1889: A Narrative of Travels on the Amazon and Rio Negro. – 2nd ed. Ward, Lock & Co., London.
WEBER, N. A. 1972: Gardening Ants, the Attines. – American Philos. Soc., Washington.
WEISCHET, W. 1977: Die ökologische Benachteiligung der Tropen. – Teubner, Stuttgart.
WHITMORE, T. C. 1975: Tropical Rain Forests of the Far East. – Clarendon Press, Oxford.
WICKLER, W. 1967: Mimikry. – Piper, München.

Anschrift des Autors:
Dr. J. H. Reichholf,
Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1B, 8000 München 19

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Spixiana, Zeitschrift für Zoologie, Supplement

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: 010

Autor(en)/Author(s): Reichholf Josef H.

Artikel/Article: Die Tierwelt des tropischen Regenwaldes 35-45