www.biologiezentrum.at

Verh. orn. Ges. Bayern 23, 1980: 371–385

Komponenten des Artenreichtums der ostafrikanischen Avifauna

Von **Josef Reichholf**

1. Einleitung

Seit den ersten umfassenden Bestandsaufnahmen (WALLACE 1876) hat der Artenreichtum tropischer Faunen nichts von seiner Faszination verloren. Schrieben die Zoogeographen zur Jahrhundertwende die tropische Mannigfaltigkeit der „Gunst der Umweltbedingungen" zu, so weisen die neueren Analysen in andere Richtungen seit klar wurde, daß in den meisten der tropischen Lebensräume eher Mangel als Überfluß an Nahrung oder Nährstoffen die Existenzbedingungen kennzeichnen (FITTKAU 1973). Die Ursachen scheinen daher anders geartet zu sein, als man zunächst geneigt war anzunehmen. Verschiedene Modelle zur Erklärung des tropischen Artenreichtums werden daher neuerdings auf der Basis der Evolutionstheorie diskutiert (vgl. z. B. die Zusammenfassungen bei BAKER 1970 und LOWE-MCCONNELL 1969).

Für die Vögel Afrikas und ihre Verbreitung bilden die umfassenden Untersuchungen von MOREAU (1966) sowie die Atlanten von HALL & MOREAU (1970) und SNOW (1978) die Grundlagen unserer Kenntnisse. Doch das jedem interessierten Besucher ins Auge springende Phänomen des Reichtums an verschiedenen Arten gerade in der ostafrikanischen Avifauna, die zweifellos zu den bestbekannten der Tropen zählt, behandeln diese Werke praktisch nicht.

Mit dieser Auswertung soll daher versucht werden, mit Hilfe ganz einfacher feldornithologischer Methoden einen analytischen Ansatz zur Betrachtung des Artenreichtums der ostafrikanischen Avifauna zu finden, der eine so weitgehende Aufteilung in die Grundkomponenten zuläßt, daß sich wesentliche Linien für das Zustandekommen der Mannigfaltigkeit herausschälen lassen. Die Kernfrage, warum es so viele Vogelarten in diesem tropischen Faunenbereich gibt – so viel mehr als in unseren gemäßigten Breiten –, läßt sich daraus zwar sicher nicht umfassend beantworten. Aber die Zerlegung des Artenreichtums in die Hauptkomponenten ermöglicht zumindest sinnvolle Überlegungen, wie die hohen Artenzahlen zustandekommen können.

Schließlich werden die Auswertungen auch zeigen, daß die häufig geringschätzig betrachteten „Artenlisten" durchaus brauchbare Beiträge zu Fragen von allgemeinerer Bedeutung liefern können. Die Arbeit im Team schützt dabei vor unkritischer Registrierung zweifelhafter Feststellungen und mittelt die persönlichen Fähigkeiten oder Unzulänglichkeiten aus dem Gesamtmaterial heraus.

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.orn-ges-bayern.de

2. Beobachtungsgebiet

Die Felduntersuchungen erfolgten zwischen 16. und 30. Januar 1977 in Äthiopien, zwischen 15. und 29. Januar 1978 in Kenia, zwischen 26. November und 2. Dezember 1978 in Nordtansania und zwischen 3. und 18. Februar 1979 wiederum in Kenia. Folgende Gebiete wurden aufgesucht:

Äthiopien

Rift Valley vom Awash-Nationalpark südwärts bis zum Chamo-See sowie der Tana-See mit den Fällen des Blauen Nils und das Berggebiet bei Lalibela im nördlichen Teil des Landes. In der Umgebung von Asmara in Eritrea konnte wegen der politischen Verhältnisse nicht mehr beobachtet werden.

Kenia

Die beiden Exkursionen führten uns in die Umgebung von Nairobi, ins Masai-Mara-Wildschutz- und Nationalparkgebiet, in den Amboseli-Park, an den Victoria-See bei Kisumu, ins Gebiet der Rift Valley-Seen Baringo, Hannington (Bogoria), Nakuru, Naivasha und Elmenteita, in die unteren und mittleren Teile des Aberdare-Gebirges sowie in die Nationalparks Meru und Samburu. Dazwischen wurde entlang der Fahrtstrecken vielfach an kleineren Gebietsteilen beobachtet.

Tansania

Ziel dieser nur kurzen Exkursion waren die großen Nationalparks im Norden. Die Feldstudien begannen an der Mt. Meru Game Lodge und schlossen das Gebiet der Momella-Seen, den Ngurdoto-Krater und die dazwischenliegenden Waldgebiete ein. Schwerpunkte waren dann der Ngorongoro-Krater, die Serengeti und der Manyara-See.

3. Material und Methode

Das Datenmaterial wurde in Form von Tagesartenlisten für insgesamt 50 Exkursionstage gesammelt. Umgerechnet auf die in der Gruppe mitarbeitenden Ornithologen ergibt dies eine Gesamtsumme von 479 „Mann-Tage" oder fast eineinhalb Jahre, wenn die Gesamtleistung auf eine Einzelperson bezogen würde.

Die Artenlisten wurden jeden Abend nach Beendigung der Exkursion gemeinsam zusammengestellt und durchdiskutiert. Es ergab sich eine Gesamtzahl von 514 festgestellten Vogelarten – ein Wert, der den Artenreichtum der aufgesuchten ostafrikanischen Gebiete wohl deutlich unterstreicht. Für die einzelnen Exkursionen belaufen sich die Werte auf folgende Artenzahlen: Äthiopien 306, Kenia I 361, Kenia II 300 und Tansania 273.

Der tatsächlich verfügbare Zeitraum in Stunden im Gelände war zwar unterschiedlich, aber im Prinzip groß genug, um auch eine erheblich größere Artenzahl erfassen zu können, als registriert werden konnte, falls mehr Arten im betreffenden Tag verfügbar gewesen wären. Die Extremwerte hoher Artenzahlen kamen in den einzelnen Tagen durch starke Wechsel in „gute" Gebiete zustande, z. B. vom Nakuru- zum Naivasha-See in Kenia.

Die Registrierung der Arten erfolgte in vorbereiteten Listen. Das Endergebnis wurde in einer Zusammenstellung der vier Einzellisten ausgearbeitet (H. Reichholf-Riehm).

An der Erarbeitung der Daten waren folgende Personen beteiligt, für deren unermüdliche Mitarbeit hier ganz besonders gedankt werden soll. Ohne diese Team-Arbeit wäre die Auswertung kaum möglich geworden.

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

Äthiopien

F. FRÖBEL, E. HOLLROTTER, E. v. KROSIGK, L. METZMACHER, E. NEGERI, H. O. REHAGE, H. + J. REICHHOLF, U. v. ST. PAUL, W. WIESINGER und G. ZWACK.

Kenia I

E. BINDING, F. ERLENBACH, F. FRÖBEL, J. G. HASENKAMP + Gattin, E. v. KROSIGK, L. METZMACHER, H. O. REHAGE, H. + J. REICHHOLF und U. v. ST. PAUL.

Kenia II

E. FISCHER + Gattin, J. PREUSS, J. REICHHOLF, E. REIN, G. ROSEMANN, E. WILDENAUER, H. + M. ZIMMERMANN und G. ZWACK.

Tansania

G. BERG-SCHLOSSER, M. v. DEHN, F. ERLENBACH, G. MAUERMAYER, L. METZMACHER, E. v. KROSIGK, H. O. REHAGE, H. + J. REICHHOLF und U. v. ST. PAUL.

Es wäre verlockend gewesen, die Auswertung an die in den Exkursionsprotokollen festgehaltenen Angaben zur Art und Änderung der Biotope zu knüpfen. Um zu verhindern, daß dadurch aber vorgefaßte Meinungen über Biotopgrenzen oder unterschiedliche Biotopstrukturen in die Analyse eingehen könnten, die an manchen Stellen und nur schwer entdeckbar Zirkelschlüsse verursachen würden, blieb der erste Schritt der Bearbeitung des Material an die Tageslisten gebunden, die eine vom Eindruck der Beobachter unabhängige Bezugsbasis darstellen. Die Beobachtungszeit, stets festgelegt in „Tagesschritten", stellt daher eine objektive Bezugsbasis dar. Da praktisch an keiner Stelle wesentlich mehr als 1 Tag beobachtet wurde, ermöglicht dieser methodische Ansatz eine Beurteilung der laufenden Veränderungen in den Artenzahlen im Wechsel der Landschaften und Gebiete. Das Gesamtgebiet erstreckt sich über rund 1800 km Luftlinie vom Tana-See im Norden bis zum Manyara-See im Süden. Die Untersuchungsgebiete selbst stellen natürlich nur kleine, stichprobenartige Ausschnitte daraus dar.

Die Bestimmung der Vögel erfolgte mit Hilfe der bekannten Feldführer von WILLIAMS (1971 und 1973). Schwierige Arten ließen sich zumeist mit dem Handbuch von MACKWORTH-PRAED & GRANT (1952 und 1955) nachbestimmen. Einige unsichere Arten blieben von der Untersuchung ausgenommen. Ein Einfluß auf die Ergebnisse dürfte sich daraus wohl kaum ergeben. Eine Trennung von palaearktischen und afrotropischen Vogelarten in den Tageslisten wurde über den angeschnittenen Rahmen hinaus nicht vorgenommen, weil es für die Koexistenz der verschiedenen Arten in der Überwinterungszeit der Palaearkten unerheblich ist, ob diese brüten oder nicht. Viele der „rein afrikanischen" Arten waren ebenfalls nicht in Brutkondition.

4. Ergebnisse

4.1 Tägliche Artenzahlen

Erwartungsgemäß liegen die täglichen Artenzahlen im Durchschnitt verhältnismäßig hoch, schwanken aber beträchtlich. Tabelle 1 zeigt die Ergebnisse. Der Gesamtdurchschnitt von 91 Arten pro Tag fällt allerdings im Hinblick auf die Gesamtzahl der festgestellten Vogelarten (514) eher mäßig aus. Die starke Konzentration des Exkursionsprogrammes in Tansania auf die „besten" Gebiete im Norden des Landes verursacht die hohen Tagesdurchschnittswerte, doch das Maximum von 152 Arten an einem Tag, das in Kenia registriert wurde, ist dadurch nicht übertroffen. Es fehlen in der Streubreite nur die unteren Werte, die sich aus Gebieten ergeben, die keinen Schutz-

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download

Tabelle 1: Durchschnittliche Zahl der pro Exkursionstag registrierten Vogelarten (X) und Streubreite ($X_i - X_{ii}$). – *Average number of bird species per day* (X) *and range of daily figures* ($X_i - X_{ii}$).

	X	$X_i - X_{ii}$
Äthiopien/Ethiopia	93	76 – 134
Kenya I	92	76 – 127
Kenya II	86	48 – 152
Tanzania	124	97 – 151
Gesamtdurchschnitt (n × 50 Tage)	91	

status genießen oder mehr oder minder intensiv bewirtschaftet werden. Ansonsten liegen Mittelwerte und Streubereiche der Werte verhältnismäßig gleich.

Im nächsten Schritt der Auswertung wurde nun versucht, die Entwicklung der Artenzahlen in Abhängigkeit von der Zahl der Beobachtungstage darzustellen. Tabelle 2 schlüsselt hierzu die Werte auf. Sie wurden in folgender Weise ermittelt: Den Startwert liefert jeweils der erste volle Exkursionstag. Die erste Zwischenbilanz wird am 5., die nächste am 10. Tag gezogen und schließlich ergibt der 15. Tag die Endbilanz. Wegen der Kürze der Aufenthaltsdauer in Tansania wurde als Endwert dort der 7. Tag eingefügt. Bei den Berechnungen des Mittelwertes fand er jedoch keinen Eingang. Für alle 50 Exkursionstage zusammengenommen kulminiert die Artenzahl bei 514; ein Wert der rund $^1/_3$ des im ganzen ostafrikanisch-abessinischen Raum nach Mackworth-Pread & Grant (1952 und 1955) überhaupt vorkommenden Artenspektrums erfaßt!

Für diese fünf Untersuchungsabschnitte wurde sodann der Mittelwert gebildet. Die sich daraus ergebende Zeitabhängigkeit des Artenreichtums zeigt die Abb. 1. Nach logarithmischer Transformation (dekadischer Logarithmus) der Werte erhält man eine Gerade, deren Steigung die Zunahme der Artenzahlen (S) in direkter Abhängigkeit von der (ebenfalls logarithmierten) Zeit (T) darstellt. Diese Gerade (Regressionsgerade) folgt außerordentlich präzise der Formel $\log S = 0{,}37 \log T + 2{,}07$ mit einem Korrelationskoeffizienten $r = 0{,}998$. Sie ermöglicht durch Extrapolation die Abschätzung, wie lange es dauern würde, wenn bei gleicher Beobachtungsmethode und Intensität alle 1500 Vogelarten des Großraumes festgestellt werden sollten. Der kalkulierte Wert (vgl. Abb. 1) beläuft sich auf 975 Tage, also etwa $2^3/_4$ Jahre, was natürlich als rein theoretische Rechnung zu verstehen ist.

Tabelle 2: Entwicklung der Artenzahlen in Abhängigkeit von der Dauer der Feldstudien. – *Increase in species number with duration of the field studies.*

	Zahl der Arten nach Exkursionstagen:					
Gebiet/Region	1	5	(7)	10	15	50
Äthiopien/ Ethiopia	138	218		298	306	–
Kenya I	127	219		301	361	–
Kenya II	104	183		267	300	–
Tanzania	107	239	273	–	–	–
Durchschnitt (Ø)	119	215		289	322	514

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

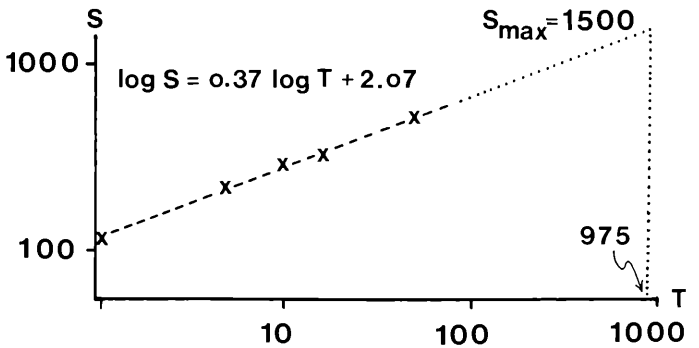

Abb. 1: Abhängigkeit der registrierten Artenzahl (S) von der Zahl der Beobachtungstage (T) mit Kalkulation der Dauer (975 Tage) bis zur kompletten Erfassung aller Vogelarten (S_{max}). – *Dependence of species number* (S) *from observation time* (T). *For the complete number of East African species of birds* (s_{max}) *a total of 975 days would be necessary.*

Aus dieser strengen Korrelation leitet sich eine weitere wesentliche Schlußfolgerung ab: Der Zeitaufwand zur Feststellung der Vogelarten ist eine zentrale Größe im Gefüge der Einzelkomponenten, die den Artenreichtum zum Ausdruck bringen. Die nähere Interpretation dieses Befundes wird in der Diskussion erfolgen.

4.2 Gemeinsame Arten

In den täglichen Artenlisten kehren wie auch in den Listen für das jeweilige Gesamtergebnis der vier Exkursionen manche Arten regelmäßiger wieder als andere, die nur selten oder vereinzelt registriert wurden. Das kann zweierlei Gründe haben: Entweder ist die betreffende Art selten oder sie kommt nur in einem eng begrenzten Gebiet vor. Um diese beiden Teilkomponenten voneinander zu trennen, wird nun zunächst jener Anteil an Arten ermittelt, die den vier verschiedenen Gebieten gemeinsam sind oder wenigstens in jeweils zwei benachbarten vorkommen, denn diese Arten sind dann automatisch zu den weit verbreiteten zu rechnen, auch wenn sie selten sein könnten und pro Exkursion vielleicht nur einmal registriert worden sein sollten. Tabelle 3 zeigt den Befund, aufgeschlüsselt nach Nichtsingvögeln und Singvögeln für das gemeinsame Vorkommen in unseren Artenlisten. Erwartungsgemäß fällt der Prozentsatz für das gemeinsame Vorkommen auf allen vier Exkursionen im Vergleich zu den jeweiligen

Tabelle 3: Den verschiedenen Gebieten gemeinsame Arten. – *Species common to the different regions and field trips.*

	Artenzahl *Number of species*			%-Anteil *percentage*		
Nichtsingvögel *Non-Passerines*	150	131	107	75	57	36
Singvögel *Passerines*	52	72	39	33	50	18
	E/K	K/T	E/K/K/T	E/K	K/T	E/K/K/T

E = Ethiopia; K = Kenya I und II; T = Tanzania

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.orn-ges-bayern.de

Zweier-Gruppierungen stark ab. Immerhin wurde aber ein gutes Drittel aller Nichtsingvogelarten auf allen vier Exkursionen registriert, während der Vergleichswert für die Singvögel nur die Hälfte beträgt. Die Werte liegen für die Singvögel stets (deutlich) niedriger, im Schnitt sogar ziemlich genau um die Hälfte, wenn man den Vergleich Kenia II / Tansania ausklammert, wo die Beobachtungsgebiete in Grenznähe praktisch unmittelbar zusammenstoßen und somit automatisch eine höhere Zahl gemeinsamer Arten ergeben müssen.

Dieser Unterschied zwischen Singvögeln und Nichtsingvögeln ist so auffallend, daß es sich lohnt, genauer in diese Verhältnisse einzudringen. Dazu ist es aber notwendig, vorher noch den Anteil an Einzelfeststellungen zu überprüfen, weil Seltenheit und Häufigkeit bzw. großflächige gegenüber lokaler Verbreitung die natürlichen Komplementärbereiche in der „kanonischen Verteilung von Organismen und ihrer Häufigkeit" (Preston 1962) darstellen.

4.3 Einzelfeststellungen

Bei der Auswertung der Einzelfeststellungen mußte ein etwas anderer Weg beschritten werden. Im Gegensatz zu den gemeinsamen Arten werden nicht mehr die vier verschiedenen Exkursionen, sondern die einzelnen Tage innerhalb der Exkursionszeiträume miteinander verglichen. Eine Einzelfeststellung bedeutet daher, daß die betreffende Art nur an einem einzigen Tag festgestellt worden ist. Tabelle 4 gibt den Überblick hierzu. Wiederum aufgeteilt in Nichtsingvögel und Singvögel zeigt sich der gleiche Trend wie bei den gemeinsamen Arten (nur bei dieser Art der Zusammenstellung mit umgekehrtem Vorzeichen!): Die Singvögel zeigen für alle vier Exkursionen deutlich und signifikant (T-Test, $p < 0{,}001$) höhere Prozentsätze von Einzelfeststellungen als die Nichtsingvögel und weisen damit auf ein höheres Ausmaß an lokalisiertem Vorkommen hin.

Für die folgenden Analysenschritte wurde daher das Material in Vogelgruppen (meist Familien) aufgegliedert und die mittlere Frequenz des Auftretens der einzelnen Arten innerhalb jeder Gruppe bestimmt. Es ergibt sich daraus die mittlere tägliche „Umschlagrate" (Turnover), die um so höher ist, je geringer die Frequenzwerte ausfallen.

Tabelle 4: Zahl der Einzelfeststellungen. – *Number of species observed only once.*

	Singvögel *Passerines*	Nichtsingvögel *Non-Passerines*
Äthiopien/Ethiopia	34 (=37%)	53 (=26%)
Kenya I	48 (=31%)	52 (=26%)
Kenya II	36 (=33%)	46 (=24%)
Tanzania	28 (=27%)	30 (=18%)

4.4 Artenturnover und Größe der Vögel

Um gegebenenfalls vorhandene Trends sichtbar machen zu können, die den Unterschied im Auftreten von Sing- und Nichtsingvögeln bedingen, sollte das Material in Größenklassen aufgeteilt werden, die in etwa der Ab- bzw. Zunahme der Körpergröße entsprechen. In erster Näherung kann dies durch die in Tabelle 5 gemachte Zusammenfassung der einzelnen Familien erfolgen, wenngleich dadurch ein gewisses Aus-

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

Tabelle 5: Größe der Vogelarten und Konstanz ihres Auftretens in den vier Untersuchungsperioden (n=4=100%). – *Bird size and constancy of occurrence during the four periods of field work* (n=4=100 *percent*).

Größenklasse *Size class*	Artenzahl *number of species*	Konstanz (%) pro Art *constancy per species*
Strauß *Ostrich*	1	100
Großvögel *larger birds*	143	75
Mittelgroße Vögel *medium sized birds*	161	60
Kleinvögel *smaller birds*	209	52
Finkenvögel *Finches*	61	50
Insektenfresser *insectivorous songbirds*	19	45
Lerchen *Larks*	7	30

maß an Überschneidungen unvermeidlich wird. Nur die für Singvögel weit überdurchschnittlich großen Krähen (Corvidae) wurden aus der systematischen Position herausgenommen und den mittelgroßen Vögeln zugewiesen. Die mittlere tägliche Konstanz des Auftretens pro Art (= positive Zahl der Exkursionstage dividiert durch die Gesamtzahl je Exkursion) innerhalb dieser Größenklassen wurde dann – wegen der unterschiedlich langen Exkursionszeiträume – in Prozent der maximal möglichen ausgedrückt. Die angegebenen Artenzahlen zur jeweiligen Größenklasse zeigen, daß abgesehen vom Strauß *Struthio camelus* die Kategorien mit hinreichend großen Artenzahlen erfüllt sind, um die Unterschiede in der Konstanz deutlich zu machen. Der Trend von den Großvögeln zu den kleinen Singvögeln ist offensichtlich. Er bedeutet, daß innerhalb des Gesamtartenspektrums der Artenumsatz um so größer (pro Tag) wird, je kleiner die Vertreter der betreffenden Vogelgruppe sind. Die Turnover-Rate ist daher ganz klar größenabhängig.

Dieses Ergebnis liefert die Begründung für den hohen Anteil gemeinsamer Arten zwischen den vier (oder zwei benachbarten) Exkursionsgebieten bei den Nichtsingvögeln und den hohen Anteil von Einzelfeststellungen bei den Singvögeln. Es handelt sich ganz offensichtlich um einen Größeneffekt, der noch deutlicher zum Ausdruck käme, wenn bei den Arten mit geringer Konstanz auch der Wechsel von Tag zu Tag (und nicht nur die mittlere Frequenz der Registrierung während aller Tage einer Beobachtungsperiode) eingerechnet würde.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die Tagesartenlisten einen ungleich stärkeren Wechsel bei den kleinen Vogelarten zeigen als bei den größeren oder großen.

4.5 Zusammensetzung des Artenspektrums

Die mehr als 500 registrierten Arten können in vielfältiger Weise näher aufgegliedert werden. Hier sollen nur einige Möglichkeiten hervorgehoben werden, die in unmittel-

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download

barem Zusammenhang mit der Struktur des Artenreichtums stehen. Die 20 Anatiden-Arten tragen dazu im Hinblick auf europäische Verhältnisse vergleichsweise wenig bei, denn entsprechende Artenzahlen kann man in guten Wasservogelgebieten (Mittel) Europas durchaus auch erwarten. Dagegen beträgt die Zahl der Reiher, Störche und Ibisse (26) ein Mehrfaches, insbesondere wenn man nicht süd-, sondern mitteleuropäische Verhältnisse zugrunde legt. Dies gilt noch in viel stärkerem Maße für die Greifvögel. Mit 57 festgestellten Arten wurden sogar rund 70% aller in Ost- und Nordostafrika möglichen erfaßt. Das Artenspecktrum bei den Greifvögeln gestaltet sich daher auch in der Praxis der Feldbeobachtung ungleich reichhaltiger als ein entsprechendes der gemäßigten Breiten. Diese Vogelgilde nimmt auch noch eine Reihe europäisch-westasiatischer Wintergäste auf! Zum Problem der Strukturierung dieser Greifvogel-Gilde soll in einem gesonderten Beitrag berichtet werden.

Trappen und Hühnervögel tragen mit 18 Arten nur mäßig zum hohen Artenreichtum bei; ebenso die Laro-Limikolen, wenn man die Wintergäste abziehen würde. Dafür bieten die restlichen Gruppen der Nichtsingvögel mit zusammen fast genau 100 Arten (von den Tauben bis zu den Seglern) allein ein Fünftel der Gesamtartenzahl.

Die Entwicklung bei den Singvögeln äußert sich in einem klar ausgeprägten Trend zum Äquator (und speziell zu den äquatorialen Wäldern) hin. Tabelle 6 zeigt die Werte.

Tabelle 6: Zunahme des Singvogelanteils. – *Increase of the proportion of passerines (%).*

Ethiopia	31%
Tanzania	38%
Kenya	44%
Wälder *Forests*	59%

Der Singvogelanteil steigt danach zu den Waldgebieten Kenias (Aberdare-Gebirge und Kagamega-Forest) auf fast das Doppelte und übertrifft damit den Anteil der Nichtsingvögel. Diese gleiche Tendenz ist es, die in Amerika trotz Verringerung der Fläche von den arktischen Breiten nach Mittelamerika und speziell nach Panama die Gesamtartenzahlen so stark ansteigen läßt, daß ein scheinbar gegen die Fläche gerichteter Trend entsteht (Reichholf 1975 aus MacArthur & Wilson 1967). Den Hauptanteil im Singvogel-Artenspektrum stellen in den überwiegend steppen- oder savannenartigen Untersuchungsgebieten mit 61 Arten die Körnerfresser aus den Gruppen der Webervögel (Ploceidae), Prachtfinken (Estrildidae), Witwen (Viduidae), Sperlinge (Passeridae), Finken (Fringillidae) und Ammern (Emberizidae). Dabei umfassen die von uns festgestellten Arten nur einen Bruchteil der tatsächlich vorhandenen. Bestimmungsschwierigkeiten, wie sie bei den Webervögeln immer wieder auftreten, können für den ausgeprägten Unterschied zwischen Groß- und Kleinvögeln allein sicher nicht die Ursache sein, wenn sie auch einen nicht näher abschätzbaren Teilbeitrag dazu liefern. Bei besonderer Beschäftigung mit den Kleinvögeln brachte z. B. Fröbel bis zu 8 Arten zusätzlich zur Tagesliste, was aber den grundsätzlichen Unterschied nicht wesentlich vermindern konnte. Indirekt bestätigt dies auch, daß die Kleinvögel lokaler verbreitet und dementsprechend schwerer zu finden sind.

Schließlich bedarf der Anteil der europäischen Wintergäste einer Erwähnung. 82 Arten fallen in diese Kategorie, davon 59 Nichtsingvogelarten (mit größtem Anteil bei den Laro-Limikolen) und 23 Singvogelarten. Zusammengenommen stellen sie

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

rund 15% der Gesamtartenzahl und bleiben daher für deren Erhöhung relativ unwesentlich. Die Individuenmenge war ohnehin, von Rauchschwalben abgesehen, stets überraschend gering.

5. Diskussion

Die Ergebnisse der vier Ostafrika-Exkursionen spiegeln den erwartet hohen Artenreichtum dieses Gebietes wider. Sie zeigen, auf welche Weise der hohe Wert von 514 Vogelarten in 50 Tagen zustande kommt. Ganz offensichtlich ist es nicht die durchschnittliche tägliche Artenzahl, die den entscheidenden Beitrag hierzu liefert, denn mit 91 Arten liegt sie nur unwesentlich höher oder in vergleichbaren Größenordnungen wie entsprechende Tagesartenzahlen in artenreichen Gebieten Mitteleuropas. Tabelle 2 und Abb. 1 zeigen, daß es vielmehr die vergleichsweise hohe „Austauschrate" an Arten ist, die über den so kurzen Zeitraum die hohen Endergebnisse für die einzelnen Exkursionen nach Äthiopien, Kenia und Tansania erbrachte.

Wie sind diese Austauschraten zu verstehen? Für diese zentrale Frage muß zunächst die grundsätzlich gleiche Struktur der quantitativ-mathematischen Beziehungen für die „Arten-Areal-Kurven" und die „Arten-Zeit-Kurven" hervorgehoben werden. Nach MACARTHUR & WILSON (1967) folgt die „Arten-Areal-Kurve" der allgemeinen Formel $S = C\ A^z$ wenn S = Artenzahl, A = Areal (Fläche) und C eine gruppenspezifische Konstante darstellen. Logarithmiert man diese Formel, so nimmt sie folgende Form an:

$$\log S = \log C + z \log A$$

log C stellt wiederum eine Konstante dar (s. o.) und entspricht dem numerischen Wert (2,07) der Regressionsgleichung von Abb. 1. Anstelle der Zeit (T) geht bei der „Arten-Areal-Kurve" entsprechend die Fläche (A) ein; z = Steigung der Geraden und C = Schnittpunkt mit der Y-Achse.

Obwohl sich die einzelnen Faktoren bzw. Konstanten nicht direkt vergleichen lassen, weil Zeitaufwand und Fläche nicht unmittelbar gleichgesetzt werden können, ist dennoch klar, daß mit steigendem Zeitaufwand automatisch die untersuchte Fläche zunimmt, wenn – wie in unserem Falle – nahezu täglich Ortswechsel vollzogen werden und selbst ohne größere Ortswechsel praktisch nie in den gleichen Gebietsteilen hintereinander beobachtet wurde. Die Zeit als Maßeinheit entspricht daher hier im Prinzip der Areal-Beziehung! Die Interpretation unserer Arten-Zeit-Kurve als Arten-Flächen(Areal)-Kurve erscheint daher nach diesen Überlegungen als zulässig, auch wenn die einzelnen Faktoren bzw. Konstanten nur mit Vorsicht interpretiert werden dürfen.

Beginnt man mit der Konstanten C, so gibt sie in der „Arten-Areal-Kurve" den durchschnittlichen Erwartungswert an Vogelarten für einen Quadratkilometer Gelände. Für mitteleuropäische Verhältnisse, die nach MOREAU (1966) als repräsentativ für die Holarktis angesehen werden können, erreicht dieser Wert etwa 43 Vogelarten (REICHHOLF 1980). Auf einer Tagesexkursion im ostafrikanischen Gelände (zumeist mit Geländewagen!) wird natürlich erheblich mehr als 1 Quadratkilometer kontrolliert. Wir schätzen die Beobachtungsfläche entsprechend der gefahrenen Tageskilometer auf einige Hundert Quadratkilometer im groben Durchschnitt, die natürlich bei Kleinvögeln nur punktuell erfaßt werden konnte. Das wäre auch in Mitteleuropa der Fall! Genaue Werte können hierzu jedoch nicht angegeben werden. Nach mitteleuro-

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.orn-ges-bayern.de

päischen Verhältnissen wären bei 100 km² Flächengröße 82 Arten, bei 220 km² aber genau jene 91 Vogelarten zu erwarten, die im täglichen Durchschnitt in Ostafrika tatsächlich registriert wurden. 220 km² liegen aber zweifellos im Bereich der pro Tag abgefahrenen Geländeflächen (berechnet nach den Konstanten für C und z aus Reichholf 1980).

Ohne hier allzu genau auf die exakten Zahlenwerte eingehen zu wollen, läßt sich daraus der sichere Schluß ziehen, daß der quantitativ so markante Unterschied im Artenreichtum der Avifaunen von Mitteleuropa und Ostafrika nicht in der Größe der Konstanten C liegen kann. Was für einen Wert sie im einzelnen auch immer einnehmen mag, für den Faunenvergleich liegen diese zu ähnlich! Das bedeutet einerseits, daß pro Tag im Durchschnitt in einer so reichhaltigen Avifauna, wie der ostafrikanischen, auch nicht wesentlich andere Artenzahlen zu erwarten sind als in Mitteleuropa! Die Tage mit erheblich höheren Artenzahlen (Tab. 1) sprechen nicht gegen diesen Befund, weil sie stets an „weltberühmten Wasservogelzentren" gewonnen wurden, die naturgemäß – auch in Mitteleuropa ist dies der Fall – erheblich über dem durchschnittlichen Erwartungswert liegen. Andererseits folgt daraus aber ganz eindeutig, daß der kräftige Unterschied in den Artenzahlen in der Größe des Exponenten z, also der Steigung der Regressionsgerade, liegen muß. Das ergibt sich aus dem ausgewerteten Material. Tatsächlich ist z für die afrikanische „Arten-Zeit-Kurve" (Abb. 1) mehr als doppelt so groß als für die mitteleuropäische „Arten-Areal-Kurve". Selbst wenn sich die Einheiten der X-Achsen, die Flächengröße und die Zeit in Tagen, nicht direkt miteinander vergleichen lassen, bleibt als Ergebnis bestehen:

Die Zunahme der Artenzahlen verläuft in Ostafrika erheblich steiler als in Mitteleuropa und führt damit zu den viel höheren Gesamtzahlen!

Die Zunahme pro Zeiteinheit erreicht sogar Steigerungswerte, wie sie nach MacArthur & Wilson (1967) und MacArthur (1972) für Inseln typisch wären, obwohl es sich bei Ostafrika um einen kontinentalen Teilraum handelt.

Dieser Befund weist darauf hin, daß offenbar ein wesentlicher Teil der ostafrikanischen Avifauna wie bei einer insulären Arealaufsplitterung reagiert. Das geht nicht nur aus den Analysen der „gemeinsamen Arten" für die Großräume (vgl. 4.2), sondern insbesondere auch aus der Verteilung von Einzelfeststellungen und der Abhängigkeit des Artenturnovers von der Größenkategorie der Vogelarten hervor. Die klein(er)en Vogelarten neigen zu stärkerem Turnover und stellen einen höheren Anteil an den Einzelfeststellungen als die großen. Sie sollten dementsprechend auch lokaler verbreitet sein, was die Karten in den beiden Atlaswerken von Hall & Moreau (1970) und Snow (1978) in der Tat andeuten. Die kleinörtliche Arealaufsplitterung scheint jedoch viel stärker ausgeprägt zu sein, als es die Kartenwerke zeigen können. Die quantitative Feldarbeit bringt dies noch erheblich stärker und klarer zum Ausdruck als die Vergleiche, die Moreau (1966) für flächen- und biotoptypgleiche Gebiete der Holarktis mit Afrika anstellt. Der Artenreichtum schöpft in (Ost-)Afrika, wie sicher auch in den anderen Gebieten der Tropen, primär aus der para- und allopatrischen Komponente, also dem kleingeographischen Aneinanderbauen von Artarealen, und erst sekundär aus deren Überlagerung (Sympatrie).

Für das sympatrische Vorkommen ist nach dem Prinzip von Gause & Volterra (vgl. dazu insbesondere Cody 1974) ein gewisses Mindestmaß an Spezialisierung zur „Nischentrennung" notwendig. Diese Trennung kann um so leichter erfolgen, je stärker

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

dimensioniert sich der Lebensraum und/oder die Körpergrößen darstellen. Ein mehr- bis vielschichtiger tropischer Regenwald beherbergt daher mehr Vogelarten als ein ein- bis zweischichtiger der gemäßigten oder kalten Breiten (MACARTHUR & MACARTHUR 1961). Diesem Bauprinzip für die Mannigfaltigkeit folgt offenbar der Trend beim Singvogelanteil von Äthiopien nach dem Äquator hin und zu den Hochwäldern („Urwäldern"), wie aus der Tab. 6 hervorgeht. Kleinvögel kommen eher in den Grenzbereich der „limiting similarity" (der begrenzenden Ähnlichkeit) als Großvögel (vgl. CODY 1974). Ihre Ausweichmöglichkeiten liegen entweder in der Spezialisierung bei der Raumausnutzung (was nur in hinreichend gut strukturierten Biotoptypen, wie Wäldern oder Uferzonen von Gewässern mit starkem Vegetationsgradienten möglich ist) oder im geographischen Auseinanderweichen (auf etwas unterschiedliche Biotoptypen oder parapatrisches Vorkommen). Die immense Bedeutung dieser para- oder allopatrischen Verbreitungsmuster stellte HAFFER (1974) für die amazonischen Landvögel umfassend und überzeugend zusammen. Diese Gesichtspunkte werden außerordentlich bedeutend, wenn es um die Bestimmung der Diversität von tropischen Vogelgemeinschaften geht. Im Gegensatz zu Stichproben aus den gemäßigten Breiten nimmt ihre räumliche und/oder zeitliche Verteilung einen ungleich höheren Rang ein. Die Untersuchungen von KARR (1976, 1977 und 1980) oder von PEARSON (1977) berücksichtigen zwar die „within" und „between habitat"-diversity (unterscheiden also zwischen der Diversität, die man innerhalb eines Biotoptyps vorfindet, und Werten, die entstehen, wenn man verschiedene Typen zusammenfaßt!), aber gehen nicht auf die Wechselwirkungen von lokal hoher oder niedriger Artendichte und regionaler Zunahme der Artenzahlen ein. Die Frage nach dem Spezialisierungsgrad der einzelnen Taxa unter den tropischen Lebensbedingungen läßt sich damit aber nicht klären. Denn hochspezialisierte, sympatrische Arten (z. B. die Greifvögel – vgl. 4.5) und wenig spezialisierte, allo- oder parapatrische Kleinvögel (z. B. die vielen Webervogelarten in Afrika) können, wie diese Studie zeigt, von ganz verschiedenen Seiten her zum regionalen Artenreichtum beitragen. Dabei muß nicht allein die räumliche Heterogeneität ausschlaggebend sein. Auch die zeitliche könnte durch hohen Turnover in entsprechendem Umfang zur Aufrechterhaltung des generellen Artenreichtums beitragen (vgl. MENGE & SUTHERLAND 1976). Nur im speziellen Fall des tropischen Regenwaldes überlagern sich beide Effekte – stärkere raumbezogene Einnischung bei sympatrischem Vorkommen und enge Verzahnung allopatrischer und parapatrischer Areale – bei den Kleinvögeln. Das Ergebnis ist der alles überragende Artenreichtum der amazonischen Regenwälder bzw. der tropischen Regenwälder ganz generell. Den Hauptanteil am Artenspektrum stellen darin ganz eindeutig die Kleinvögel, in Südamerika ganz besonders die suboscinen Gruppen.

Für die Ausformung des Artenreichtums in tropischen Regionen kann daher wohl kaum ein einzelner Faktor als „Ursache" angesehen werden. Vielmehr finden wir bereits bei der grob-quantitativen Auswertung der verfügbaren Daten ein System von Anpassungskanälen, deren Richtung und Speziationsstärke von der Größe der Vogelarten abhängt. Bei den Großvögeln geht die Strategie zur weitflächigen bis kontinentalen Verbreitung unter hochgradiger Spezialisierung auf Art der Nahrung oder Technik des Nahrungserwerbs. Wir können diese Strategie hier als die Ausnutzung der nahrungsökologischen Dimension betrachten. Dieser Anpassungsrichtung folgen in der Tendenz überwiegend Vögel von mehr als 1 kg Körpergewicht. Zwischen diesem Wert und einigen hundert Gramm liegt das Übergangsfeld für die beiden ande-

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.orn-ges-bayern.de

ren Strategien: die Nutzung der Flächendimension und der Raumdimension. Letztere gewinnt insbesondere in den Wäldern an Bedeutung, während die Flächendimension zur beherrschenden Größe im offenen Gelände der Steppen und Savannen vorrückt. Dieser Aspekt wurde in unserer Untersuchung schwerpunktmäßig erfaßt, was sich in den hohen Turnover-Raten äußert. Wälder nahmen in den Untersuchungen – im Gegensatz zu KARR (l. c.) – wenig Raum bzw. Zeit ein. Die Bearbeitung dieser Dimension mußte dementsprechend unterrepräsentiert bleiben. Doch aus den Studien von KARR (l. c.) oder PEARSON (1977) ist genügend ergänzendes Material zu entnehmen, um diese allgemeinen Schlußfolgerungen zu stützen.

Über den Entwicklungsweg dieser Strategien lassen sich abschließend noch einige Aspekte hervorheben, die gut begründet erscheinen, obwohl sie naturgemäß spekulativ bleiben müssen. Zunächst sind ohne Zweifel die Nichtsingvögel phylogenetisch älter als die Singvögel. Sie hatten daher auch (erheblich) mehr Zeit zur Entwicklung ihrer spezifischen Anpassungen, die eine voll sympatrische Koexistenz ermöglichen, zur Verfügung. Die Konkurrenz um die gleich gelagerten Nahrungsquellen wird bei ihnen zwar nicht vollständig ausgeschaltet, aber durch die speziellen morphologischen oder verhaltensphysiologischen Formen des Nahrungserwerbs so weit gemildert, daß kein dauerhafter räumlicher Ausschluß erfolgt oder erfolgen muß. Für phylogenetisch jüngere Formen, insbesondere für die Glieder von Superspezies-Komplexen (vgl. MAYR 1967) kann das räumliche Ausweichen als Überlebensstrategie für die Weiterexistenz von Populationen gewertet werden, die fast den „Artstatus" erreicht haben, aber aufgrund zu großer Ähnlichkeit der Ressourcennutzung mit ihren Zwillingsarten Sympatrie noch nicht schaffen. Artbildungsprozesse, die im Glazial einsetzten, dürften diesem Druck ganz besonders ausgesetzt sein. Vielleicht läßt sich der hohe Anteil an Zugvögeln aus dem Bereich der Klein- bzw. der Singvögel im palaearktisch-afrikanischen Vogelzugsystem (MOREAU 1970) auch in dieser Richtung interpretieren. Denn die Konkurrenz dürfte am stärksten in der Phase der Jungenaufzucht sein. Dieser Lebensabschnitt wird von den Zugvögeln in die im Sommer nahrungsreichen, „produktiven" gemäßigten Breiten verlegt, während das nur das Individuum erhaltende Überwintern im artenreichen, mit Konkurrenten gefüllten Afrika erfolgt. Die zeitliche Entmischung der räumlichen oder flächig-regionalen Konkurrenz sollte daher besonders beachtet werden! Jedenfalls kommen mehrere Ursachenkomplexe für den Artenturnover in den afrikanischen Tropen in Frage, wie auch die Ausführungen von BAKER (1970) zeigen. Eines ist ihnen jedoch gemeinsam: die Abschirmung des jeweiligen Genpools gegen die potentielle Hybridisierung (vgl. HAFFER 1974). Diese Abschirmung, also die Verminderung des Genflusses bis zur totalen Unterbrechung, kann am leichtesten geschehen, wenn die betreffenden Populationen starke Ortsbindung (Ortskonstanz) zeigen. Genau dies ergibt sich aber aus den hohen Turnover-Raten! Die Populationen wechseln sich lokal ab, ohne sich zu überlappen. Das geht nur, wenn die Mitglieder zusammenhalten und eine erheblich geringere Dispersionstendenz zeigen als vergleichsweise die mitteleuropäischen Zugvögel. Geringe Durchmischung des Genpools und hohe Ortskonstanz sind aber die Vorbedingungen für rasche Evolutionsprozesse (MAYR 1967). Die Befunde aus den grob-quantitativen Felduntersuchungen in Ostafrika stehen hiermit in vollem Einklang. Sie quantifizieren darüber hinaus die theoretischen Konzepte in erheblich stärkerem Maße als die reinen Artenbilanzen für Länder oder geographische Einheiten, die in der tiergeographischen Literatur immer noch die nahezu einzigen Datenquellen darstellen. Die feldornithologischen Studien kön-

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

nen, und dies sollte diese Studie auch zeigen, durchaus brauchbares quantitatives Datenmaterial für die tiergeographischen Auswertungen liefern. Die modernen zoogeographischen Ansätze brauchen geradezu solche neuen Datensätze (MACARTHUR 1972, UDVARDY 1969 und VUILLEUMIER 1975 z. B.).

Abschließend sei noch deutlich darauf hingewiesen, daß die Analyse empirischen Erhebungen folgte, deren primäre Anlage keineswegs der Zielsetzung unterworfen war, die sich sekundär aus der Analyse ergeben hat. Die Feldbeobachtungen erfolgten daher nicht um eine bestimmte Theorie zu verifizieren oder zu falsifizieren.

Danksagung

Eine Erstfassung dieser Studie wurde von folgenden Kollegen kritisch durchgesehen und mit zahlreichen Anmerkungen bzw. konstruktiver Kritik verbessert: Dr. E. BEZZEL, Dr. J. ESSER, F. FRÖBEL und E. v. KROSIGK. Ihnen allen, insbesondere aber meiner Frau für die sehr mühevolle Zusammenstellung der Endbilanzen und kritische Sichtung der Tagenlisten, möchte ich nochmals ganz herzlich danken.

Zusammenfassung

Auf vier Exkursionen nach Ostafrika wurden von einer Ornithologengruppe insgesamt 514 Vogelarten in 50 Tagen registriert. Mit durchschnittlich 91 Arten liegen die Werte für die Tageslisten aber nicht wesentlich höher als in artenreichen Gebieten Mitteleuropas. Die hohe Artenzahl in kurzer Zeit kam daher durch einen überraschend starken Arten-Turnover zustande. Am stärksten ist er bei den Kleinvögeln ausgeprägt, wie die Aufteilung des Artenspektrums in mehrere Größenklassen zeigte. Die Konstanz des Auftretens der Arten nimmt mit zunehmender Körpergröße zu. Bezugswerte hierfür sind die Tageslisten, aber auch aus dem Gebietsvergleich lassen sich die gleichen Tendenzen entnehmen. Die Exkursionen nach Äthiopien und Kenia erbrachten 75% Übereinstimmung im Artenspektrum der Nichtsingvögel, aber nur 33% bei den Singvögeln, bei denen die Zahl der Einzelfeststellungen im Durchschnitt rund doppelt so hoch lag wie bei den Nichtsingvögeln. An der Gesamtavifauna nahm der Anteil der Singvögel zum Äquator hin zu und erreichte den höchsten Anteil mit fast 60% in den größeren Waldgebieten von Kenia.

Die Entwicklung der erfaßten Artenzahlen erwies sich als streng zeitabhängig. Die Arten-Zeit-Kurve folgt mit hoher Präzision der Regressionsgleichung $\log S = 0{,}37 \log T + 2{,}07$. Dies entspricht im Prinzip einer Arten-Flächen-Beziehung. Es läßt sich daraus der Schluß ziehen, daß bei der Strukturierung des Artenreichtums in der ostafrikanischen Avifauna bei den Großvögeln sympatrisches Vorkommen und starke nahrungsökologische Spezialisierung vorherrschen. Im mittleren Größenbereich strukturiert sich die Avifauna um. Die Tendenzen gehen in eine verstärkte Nutzung der Raumkomponente bei Waldvögeln und zu para- oder allopatrischer Differenzierung der Artareale in den offenen Savannen und Grasländern.

Der Artenreichtum läßt sich anhand dieser Befunde interpretieren als Folge des Zusammenspiels dieser drei Strategien: sympatrische Trennung nach Nahrungs- oder Raumkomponenten und allopatrischer Ausschluß der besiedelten Artareale. Diese Ergebnisse ließen sich mit einfachen feldornithologischen Methoden erarbeiten.

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.ornithologische-gesellschaft-bayern.de

Summary

Components of Species Richness in the East African Avifauna

514 bird species were observed on the occasion of four field trips to East Africa totalling 50 days in the field. Observations were made by a group of experienced ornithologists. Average daily lists resulted in only 91 bird species, a value which may be gained also in good birding sites in Central Europe. The high number of species attained after the four excursions, therefore, is the result of a surprisingly high rate of species turnover per day of observation. It is more pronounced in smaller bird species than in larger (cf. table 3) if the species list is divided roughly into size classes. Similar results came from the comparisons of different regions. The field studies in Ethiopia showed a high similarity of 75 percent with the Kenyan non-passerine species but a low one of only 33 percent for the passerines. The number of species observed only once is twice as large for passerines as for non-passerines. This also shows the greater change in species composition within the passerines. Their proportion in the total species number increased towards the Equator and attained highest values in forests (nearly 60%).

Species numbers increase very markedly with the duration of the field work. The species-time-relationship follows precisely ($r = 0{,}998$) the regression $\log S = 0{,}37 \log T + 2{,}07$ (cf. fig. 1). This logarithmic relationship is highly similar to a species-area-relationship.

There may be drawn some generalizing conclusions from these results. Firstly, sympatric occurrence of larger bird species is due to a more specialized use of habitat. It includes within habitat diversity of resource partitioning. Secondly, the trend with decreasing body size of the bird species goes to the other niche dimensions, i. e. to the vertical and horizontal components of space. Differentiation by vertical partitioning of habitat predominates in the forests (where there is more "space" of course) but allopatric or parapatric pattern of habitat areas become most important in open grasslands and savannas. It is the latter component which contributed most to the species richness of the East African avifauna, the others remaining of less importance. These results are the outcome of simple field ornithological methods. They might provide some further insight into the pattern of species richness in the tropics.

Literatur

BAKER, H. G. (1970): Evolution in the Tropics. Biotropica 2: 101–111.

CODY, M. L. (1974): Competition and the Structure of Bird Communities. Monogr. Popul. Biol. 7. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.

FITTKAU, E. J. (1973): Artenmannigfaltigkeit amazonischer Lebensräume aus ökologischer Sicht. Amazoniana 4: 321–340.

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

HALL, B. P. & R. E. MOREAU (1970): Atlas of Speciation in African Passerine Birds. Brit. Museum, Nat. Hist.

KARR, J. R. (1976): Within- and between-habitat avian diversity in African and neotropical lowland habitats. Ecol. Monogr. 46: 457–481.

— — (1977): Ecological correlates of rarity in a tropical forest bird community. Auk 94: 240–247.

— — (1980): Geographical variation in the avifaunas of tropical forest undergrowth. Auk 97: 283–298.

LOWE-MCCONNELL, R. H. (1969): Speciation in tropical environments. Biol. J. Linn. Soc. London 1.

MACARTHUR, R. H. (1972): Geographical Ecology. Harper & Row, New York.

— — & J. MACARTHUR (1961): On bird species diversity. Ecology 42: 594–598.

— — & E. O. WILSON (1967): The Theory of Island Biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.

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

MACKWORTH-PRAED, C. W. & C. H. B. GRANT (1952/1955): Birds of Eastern and North Eastern Africa. Vols. 1 & 2. Longmans, London.

MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Parey, Hamburg.

MENGE, B. A. & J. P. SUTHERLAND (1976): Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. Amer. Nat. 110: 351–369.

MOREAU, R. E. (1966): The Bird Fauna of Africa and its Islands. Academic Press, London.

— — (1970): The Palaearctic-African Bird Migration System. Academic Press, London.

PEARSON, D. L. (1977): A pantropical comparison of bird community structure on six lowland forest sites. Condor 79: 232–244.

PRESTON, F. W. (1962): The cannonical distribution of commonness and rarity. I. Ecology 43: 186–215.

REICHHOLF, J. (1975): Biogeographie und Ökologie der Wasservögel im subtropisch-tropischen Südamerika. Anz. orn. Ges. Bayern 14: 1–69.

— — (1980): Die Arten-Areal-Kurve bei Vögeln in Mitteleuropa. Anz. orn. Ges. Bayern 19: 13–26.

SNOW, D. W. (1978): An Atlas of Speciation in African Non-Passerine Birds. British Mus., Nat. Hist., London.

UDVARDY, M. D. F. (1969): Dynamic Zoogeography. Reinhold, New York.

VUILLEUMIER, F. (1975): Zoogeography. Avian Biology 5: 421–496. Academic Press, London. (FARNER & KING, eds.)

WALLACE, A. R. (1876): Die geographische Verbreitung der Thiere. Zahn, Dresden.

WILLIAMS, J. G. (1971): Säugetiere und seltene Vögel in den Nationalparks Ostafrikas. Parey, Hamburg.

— — (1973): Die Vögel Ost- und Zentralafrikas. Parey, Hamburg.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Josef 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: Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: 23_4_1981

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

Artikel/Article: Komponenten des Artenreichtums der ostafrikanischen Avifauna 371-385