



Anzeiger

der
**Ornithologischen Gesellschaft
in Bayern**

Zeitschrift baden-württembergischer und bayerischer Feldornithologen

Band 14, Nr. 1

Ausgegeben im April

1975

Anz. orn. Ges. Bayern 14, 1975: 1—69

(Aus der Ornithologischen Abteilung der Zoologischen Sammlung des
Bayerischen Staates, München)

Biogeographie und Ökologie der Wasservögel im subtropisch-tropischen Südamerika

Von **Josef Reichholf**

Inhalt

	Seite
1. Einleitung	2
2. Tiergeographische Struktur der neotropischen Wasservogelfauna	4
2.1 Systematische Zuordnung zum Begriff „Wasservogel“	4
2.2 Verbreitungsmuster der Wasservögel in Südamerika	5
2.2.1 Geographische Trends	5
2.2.2 Artenreichtum und -armut in der Tropenzone	6
2.2.3 Vergleich mit Nordamerika	9
2.3 Diskussion	11
3. Struktur der neotropischen Wasservogel-Biocoenosen	16
3.1 Untersuchungsgebiete, Material und Methoden	16
3.2 Haupttypen neotropischer Wasservogel-Biotope	23
3.2.1 Flüsse	23
3.2.2 Lagunen und Überschwemmungssavannen	24
3.2.3 Seen	26
3.3 Verteilung und Häufigkeit der Wasservögel — Ergebnisse der Feldstudien	26
3.4 Ökologische Position und Differenzierungsgrad der Wasservögel	31
3.5 Generische Artendichte	34

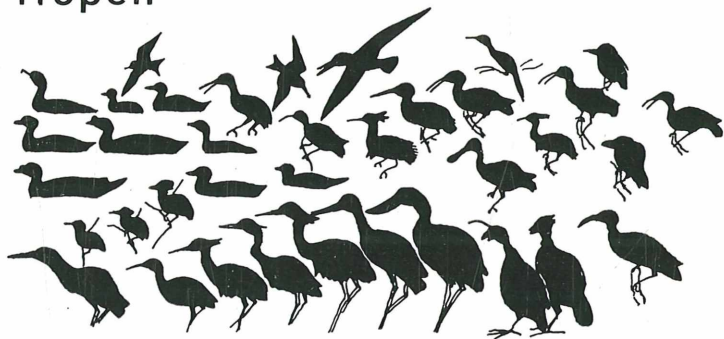
4. Diskussion	37
4.1 Der Trend bei den Reiher (Ardeidae)	37
4.2 Der Trend bei den Enten (Anatidae)	42
5. Zur Evolution von Wasservogelfaunen	45
Zusammenfassung	49
Summary	50
Resumo	52
Danksagung	53
Literatur	54
Anhang	58

1. Einleitung

Von den 8600 heute existierenden Vogelarten kommen in Südamerika allein 2900, also rund ein Drittel, vor (DE SCHAUENSEE 1966). Dieser einzigartige Formenreichtum gilt auch für die übrigen Tiergruppen (FITTKAU 1969). WALLACE (1876) schreibt: „Reichthum combinirt mit Isolirtheit ist der vorherrschende Charakterzug der neotropischen Zoologie, keine andere Region nähert sich ihr hinsichtlich der Anzahl der eigenthümlichen Familien- und Gattungs-Typen“ „An Vögeln ist die neotropische Region selbst noch reicher und isolirter“ Diesen Feststellungen eines der Altmeister der Tiergeographie folgte eine Fülle weiterführender Studien. Für die Landfauna hat MÜLLER (1973) eine zusammenfassende und vergleichend-tiergeographische Auswertung vorgelegt. Insbesondere das Phänomen des ungeheuren Artenreichtums hat Tiergeographen und Ökologen gleichermaßen beschäftigt (z. B. MACARTHUR 1972). Und mit der Artbildung, der Evolution dieses Formenreichtums, setzten sich die Evolutionsbiologen seit DARWIN (1859) immer wieder auseinander (MACARTHUR 1969; MAYR 1966 und 1969). Für den Lebensraum mit dem höchsten Reichtum an Vogelarten, den amazonischen Regenwald, stellte neuerdings HAFFER (1974 b) die umfangreichen Ergebnisse über die Artbildung zusammen. Es ist jedoch auffallend, daß bei diesen Studien zum Vogelreichtum der Neotropis die ökologische Gruppe der Wasservögel stets nahezu unbearbeitet geblieben ist (z. B. MANN 1968). Nur ORLOG (1969) geht darauf ein und stellt den Reichtum an Anpassungstypen der Tropenzone Südamerikas den der gemäßigten Breiten dieses Kontinents gegenüber (Abb. 1). Aus diesem reinen Formenvergleich läßt sich jedoch kein Rückschluß auf die tatsächliche Zusammensetzung der Wasservogelfauna der tropischen bzw. außertropischen Gewässerbiocoenosen ziehen. Es war daher das Ziel dieser Untersuchung, anhand von Feldstudien die Struktur der Wasservogelfauna vergleichend zu analysieren, um Hinweise auf die ökologischen Faktoren zu erhalten, die die auffallenden Unterschiede in Artenreichtum und Differenzierungsgrad bei den verschiedenen Wasservogelgruppen bedingen. Denn im Gegensatz zum all-

gemeinen Artenreichtum ist die Gruppe der Entenvögel ausgesprochen artenarm im tropischen Südamerika. Sie stellt daher zusammen mit einigen Gruppen der Süßwasserfauna die einzige bisher bekannte Ausnahme von der allgemeinen Zunahme des Artenreichtums in Richtung Tropen (FISCHER 1960, ILLIES 1969, MACARTHUR 1972 u. a.) dar. Es ist sicher kein Zufall, daß beide Ausnahmefälle mit dem Lebensraum des Süßwassers zusammenhängen. Eine vergleichende, tiergeographisch-ökologische Bearbeitung des Problems erscheint daher geboten, nachdem tiergeographische Überlegungen allein bislang keine plausible Erklärung anbieten konnten, wie MOREAU (1972) für die analogen Verhältnisse im tropischen Tiefland von Afrika ebenfalls bemerkt. Denn die flugkräftigen und über die ganze Welt verbreiteten Enten sind wohl kaum durch geographische Schranken an einer reicheren Be-

Tropen



gemässigte

Zone

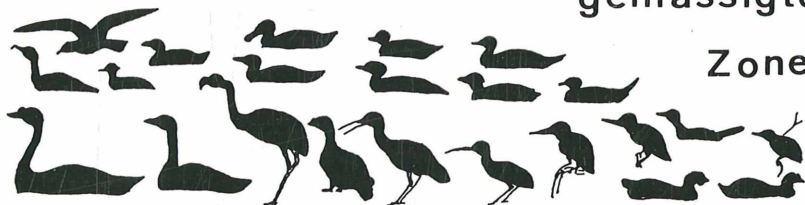


Abb. 1

Anpassungstypen von Wasservögeln in der tropischen und gemäßigten Zone von Südamerika (nach OLROG 1969, verändert). *Adaptive types of aquatic birds in the tropical and temperate zones of South America.*

siedlung der Tropen gehindert worden. In Abwandlung der bekannten Fragestellung von HUTCHINSON (1959), die sich für die Ökologie so stimulierend erwiesen hat, läßt sich daher das Kernproblem folgendermaßen formulieren: Weshalb gibt es so wenige Entenarten an den Gewässern im tropischen Südamerika?

2. Tiergeographische Struktur der neotropischen Wasservogelfauna

2.1 Systematische Zuordnung zum Begriff Wasservogel“

Der Begriff „Wasservogel“ kennzeichnet keine systematischen, sondern ökologische Einheiten. Es sind darunter Anpassungstypen an die besonderen Gegebenheiten des Lebens am und im Wasser zu verstehen. Wie bei den meisten typisierenden Begriffen ist eine Abgrenzung häufig schwierig und willkürlich, da alle Übergangsstufen von mehr oder minder starker Bindung an das Wasser vorkommen. Während ORLOG (1969) beispielsweise zur Charakterisierung des Vogellebens der verschiedenen „Lebenszonen“ (Life-zones) alle an Seen, Flüssen und Sümpfen vorkommenden Arten heranzieht, sollen hier nur jene Arten bzw. systematischen Kategorien herausgegriffen werden, deren Vertreter ihre Nahrung weitgehend unmittelbar aus dem Wasser entnehmen. Aber auch bei dieser Beschränkung ließen sich Überschneidungen und Übergänge nicht vermeiden, z. B. bei den Ibissen und bei einigen Entenarten. Doch können die ausgewählten Familien übereinkunftsgemäß als Anpassungsrichtungen an den Lebensraum der Binnengewässer betrachtet werden. Es sind dies für die cisandine südamerikanische Wasservogelfauna folgende Gattungen aus den Familien:

Familie	Gattung
PODICIPEDIDAE	<i>Podiceps Podilymbus</i>
PHALACROCORACIDAE	<i>Phalacrocorax</i>
ANHINGIDAE	<i>Anhinga</i>
ARDEIDAE	<i>Ardea Philherodius Butorides</i> <i>Florida Egretta Agamia Syrigma</i> <i>Nycticorax Nyctanassa Tigrisoma</i> <i>Zebrilus Ixobrychus Botaurus</i>
COCHLEARIIDAE	<i>Cochlearius</i>
CICONIIDAE	<i>Mycteria Euxenura Jabiru</i>
THRESKIORNITHIDAE	<i>Harpiprion Theristicus Mesembrinibis</i> <i>Phimosus Eudocimus Plegadis Ajaja</i>

PHOENICOPTERIDAE	<i>Phoenicopterus</i>
ANHIMIDAE	<i>Anhima Chauna</i>
ANATIDAE	<i>Cygnus</i> <i>Cloephaga</i> <i>Dendrocygna</i> <i>Neochen</i> <i>Sarkidiornis</i> <i>Cairina</i> <i>Coscoroba</i> <i>Amazonetta</i> <i>Anas</i> <i>Netta</i> <i>Heteronetta</i> <i>Tachyeres</i> <i>Oxyura</i> <i>Mergus</i>
RALLIDAE	<i>Fulica</i>
LARIDAE	<i>Phaetusa</i> <i>Sterna</i>
RYNCHOPIDAE	<i>Rynchops</i>
ALCEDINIDAE	<i>Ceryle</i> <i>Chloroceryle</i>

Die im Bereich der Anden und jenseits davon lebenden Arten wurden ebenso ausgeklammert wie die Seevögel und die Limikolen. Auch die Rallen wurden mit Ausnahme der „entenähnlichen“ *Fulica*-Arten nicht berücksichtigt, da sie in gleicher Weise wie die Limikolen nur an extremen Flachwasser- und Sumpfbereichen vorkommen, deren besondere ökologische Verhältnisse in den hier angestellten Überlegungen nicht berücksichtigt werden konnten. Sie sind als „Übergangsglieder“ zu den terrestrischen Bereichen anzusehen.

Das Schwergewicht der Betrachtungen wird auf die beiden Hauptfamilien, die Reiherartigen (*Ardeidae*) und die Entenvögel (*Anatidae*) zu legen sein, da bei diesen Anpassungstypen die ökologischen Einnischungen am deutlichsten voneinander verschieden sind. Sie beinhalten jeweils die Hauptgruppen der Fischfresser sowie der Schlammfauna- und Wasserpflanzenfresser. Die Zuordnung zu den beiden wichtigsten Untertypen von Wasservögeln ist daher bei Reiher und Enten am besten durchführbar.

2.2 Verbreitungsmuster der Wasservogelarten in Südamerika

2.2.1 Geographische Trends

Der gegenwärtige Stand der avifaunistischen Bearbeitung der ostandinen Gebiete von Südamerika reicht bei weitem noch nicht aus, um eine ähnliche Kartierung der Artenhäufigkeit vornehmen zu können, wie sie von MACARTHUR & WILSON (1967) für Nordamerika durchgeführt worden ist. Zur Feststellung der geographischen Trends der Verbreitung der Wasservogelarten muß daher vorerst eine Grobeinteilung nach den Hauptklimazonen genügen. Sie kann für die hier behandelten Arten aus OLROG (1968) entnommen werden (Anhang 1). Die Tropenzone wurde von 0 bis 20°, die Subtropen von 20° bis 30° und die gemäßigte Zone von 30° bis 55° südlicher Breite gerechnet. Die Verteilung der Artenzahlen der Wasservögel zeigt Tab. 1.

Tab. 1: Verteilung der Artenzahlen von Wasservögeln über die
Großklimabereiche im ostandinen Südamerika

*Distribution of numbers of species from the aquatic birds across the
climatic regions in the east-andean South America*

	Tropen <i>tropical</i>	Subtropen <i>subtropical</i>	Gemäßigte Zone <i>temperate zone</i>
Brutvögel <i>Breeding birds</i>	43	39	37
Gäste <i>Visitors</i>	6	21	9
Gesamtartenzahl <i>total number of species</i>	49	60	46

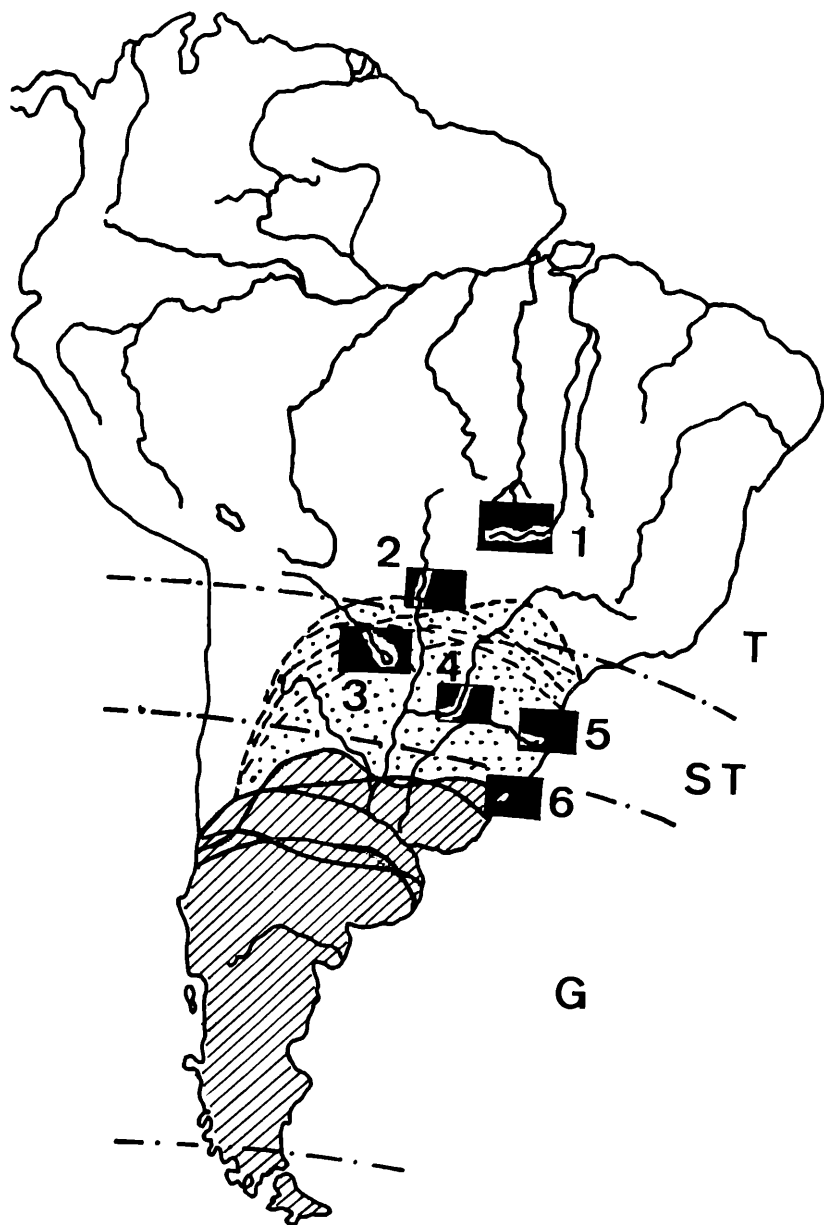
Aus dieser groben Aufschlüsselung ist zunächst nur ersichtlich, daß neben einem (falls überhaupt vorhandenen) schwachen Trend zur Abnahme der Artenzahl von den Tropen zu den gemäßigten Breiten die Subtropen ganz offensichtlich eine wesentliche Rolle als Zuzugsgebiet außerhalb der Brutzeit spielen (Winterquartiere). Abb. 2 zeigt das Eindringen einiger Brutvogelarten der gemäßigten Zone in den subtropischen Raum. Da diese Zuzügler ökologisch eine nicht minder bedeutsame Rolle als die eigentlichen Brutvogelarten spielen können, kennzeichnet die Gesamtartenzahl (der regelmäßig und in Anzahl in der betreffenden Zone auftretenden Formen) die Subtropen als die insgesamt artenreichste Zone. Bei den Wasservögeln sind also im Gegensatz zu den Verhältnissen bei praktisch allen anderen Tiergruppen (im terrestrischen Bereich) die Tropen artenärmer. Doch dieser Trend ist weiter aufzuschlüsseln.

2.2.2 Artenreichtum und -armut in der Tropenzone

Bei den in 2.1 ausgewählten Wasservogelgruppen sind recht unterschiedliche Typen zusammengefaßt, die von Magellangänsen (*Cloephaga*-Arten), Enten (*Anas*-Arten) und Reiher verschiedenster For-

Abb. 2

Lage der Untersuchungsgebiete (1—6), Grenzen der tropischen (T), subtropischen (ST) und gemäßigten (G) Klimazonen, Brut- (schraffiert) und Überwinterungsgebiete (punktiert) von 5 typischen Entenvogelarten*) der gemäßigten Zone von Südamerika. — *Distribution of the study areas (1—6), limits of the tropical (T), subtropical (ST), and temperate (G) life-zones, breeding (shaded) and winter ranges (dotted) of five typical wildfowl species*) from the southern temperate zone of South America.* — 1 = Rio das Mortes, Mato Grosso, Brasil; 2 = Pantanal, Mato Grosso; 3 = Pilcomayo, Gran Chaco; 4 = Alto Paraná; 5 = Santa Catarina, Brasil; 6 = Lagoa dos Patos, Rio Grande do Sul. *) Entenarten/wildfowl species = *Coscoroba coscoroba*, *Anas versicolor*, *A. platalea*, *A. sibilatrix*, *Oxyura vittata*.



men bis zu Tauchern, Kormoranen und Schlangenhalsvögeln (*Anhinga*) reichen. In diesem heterogenen Material ist daher eine Auslöschung von Trends bei geschlosseneren Gruppen durch Überlagerungen durchaus zu erwarten. Tab. 2 und 3 fassen daher die ökologisch ähnlicheren Typen vergleichend zusammen.

Tab. 2: Häufigkeit von Arten des „Ententyps (*Anatidae* + *Fulica*)
Abundance of the „duck-type“ species

	Tropen <i>tropical</i>	Subtropen <i>subtropical</i>	Gemäßigte Zone <i>temperate zone</i>
Brutvögel <i>Breeding birds</i>	8	10	18
Gäste <i>Visitors</i>	1	14	5
Gesamtartenzahl <i>total species numbers</i>	9	24	23

Tab. 3: Häufigkeit von Arten des „Fischfressertyps“
(incl. Schneckenfresser / Reiher / Störche u. a.)
Abundance of the fish-feeding type of waterbirds species

	Tropen <i>tropical</i>	Subtropen <i>subtropical</i>	Gemäßigte Zone <i>temperate zone</i>
Brutvögel <i>Breeding birds</i>	35	29	19
Gäste <i>Visitors</i>	5	7	4
Gesamtartenzahl <i>total species numbers</i>	40	36	23

Aus den beiden Tabellen 2 und 3 geht hervor, daß der im Vergleich zur Tropenzone verhältnismäßig große Artenreichtum der gemäßigten Breiten an Wasservögeln im wesentlichen auf die Entenvögel zurückzuführen ist, während Reiher, Ibis, Störche etc. eindeutig ihr Schwergewicht im tropisch-subtropischen Bereich haben. Diese Gruppe zeigt insgesamt ein geringeres Maß an periodischer Mobilität des Artareals (saisonelle Zugperioden), so daß die Zahl der Gastarten über alle drei Bereiche ausgeglichen und sehr niedrig ist. Dagegen übertrifft die Zahl der Gastarten bei den Entenvögeln im subtropischen Bereich sogar die Zahl der dort ansässigen! Dieser Befund stimmt mit der allgemeinen Regel überein, daß aufgrund der stabilen klimatischen Verhältnisse und der geringen jahreszeitlichen Periodizität die Arten des tropischen Lebensraumes im allgemeinen weniger weite Wanderungen ausführen als die außertropischen Ar-

ten. Eine Übersicht über die Vogelwanderungen im kontinentalen Südamerika hat SICK (1967 und 1968) zusammengestellt und auf hochwasserbedingte Wanderbewegungen hingewiesen. Diese Wanderungen finden zum überwiegenden Teil innerhalb der Tropenzone statt, da sie von den Zenitalregen ausgelöst werden, die die Flüsse in zeitlich regelmäßiger Folge im Jahreslauf an- und abschwellen lassen.

Die Tropenzone von Südamerika läßt sich daher aus dem Blickwinkel der Verbreitung der Wasservögel als artenarm an Enten und relativ artenreich an Reiheren sowie durch verhältnismäßig geringe Zu- und Abwanderung von Arten im Jahreslauf charakterisieren.

2.2.3 Vergleich mit Nordamerika

Die Feststellungen zur geographischen Verbreitung der Wasservögel in Südamerika können nun mit den Verhältnissen in Nordamerika verglichen werden. Der außerordentlich gute Stand der Bearbeitung der Nearktis ermöglicht eine Zuordnung der südamerikanischen Trends und erste Interpretationen. Zunächst sei der generelle Trend der Artenhäufigkeit in Nordamerika als Ausgangslinie der Überlegungen nochmals dargestellt (Abb. 3). Diese, alle Brutvögel beinhaltende Kurve zeigt sehr deutlich die außerordentliche Zunahme der Artenzahlen in Richtung Tropen. Die Werte für Südamerika sollten beim insgesamt erheblich größeren Artenreichtum (2900 gegen 1780 Arten in Nordamerika) höher liegen. Doch der Einfluß der recht unterschiedlichen Verteilung der großen Landflächen über die

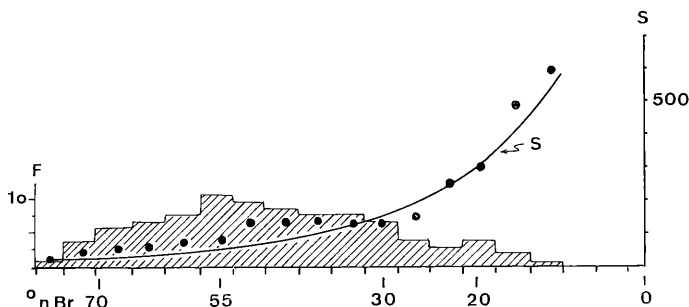


Abb. 3

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 / in degrees of northern latitude. Nach MACARTHUR & WILSON 1967, umgezeichnet.

einzelnen Großklimazonen ist schwierig von der globalen Tendenz zu trennen. Während in Nordamerika die arktischen und gemäßigten Breiten die Hauptlandmasse — mit einem sehr geringen Tropenanteil — stellen, nimmt in Südamerika der tropische Bereich den flächengrößten Anteil ein. Eine eigentliche (ant)arktische (= polare) Zone fehlt völlig. Doch der Trend ist so ausgeprägt — trotz des geringen Flächenanteils beherbergt Mittelamerika mehr Vogelarten als Nordamerika nördlich von Mexiko — daß ein grundsätzlicher Vergleich mit Südamerika gerechtfertigt erscheint.

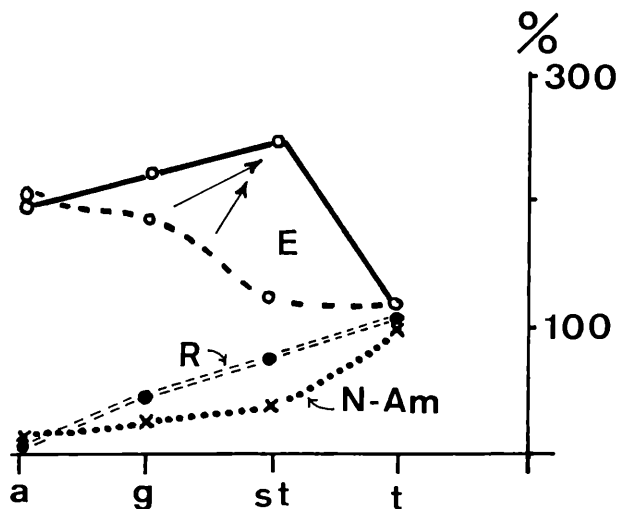


Abb. 4

Kontinentale Trends des Artenreichtums von Vögeln in Amerika. N-AM = allgemeiner Trend in Nordamerika; R = Reiher (*Ardeidae*) in Südamerika; E = Enten (*Anatidae*) in Südamerika; bezogen auf die jeweilige Artenzahl der Tropen = 100 %. Die Entengruppe ist aufgespalten in die Teilgruppe der brütenden Arten (gestrichelte Kurve); die Pfeile deuten das Eindringen der ziehenden Entenarten aus dem Süden in die subtropische Zone an, die dadurch die größte Artenmannigfaltigkeit erreicht. *Continental trends in species richness of birds in the Americas.* N-AM = overall trend in North America; R = herons (*Ardeidae*) in South America; E = wildfowl (*Anatidae*) in South America; all values based on species numbers in the tropical region = 100 %. From the wildfowl trend the part of the breeding species is separated (broken line) in order to show the special richness in the subtropical zone due to the seasonal presence of migrating and wintering species from the south (arrows). Abscisse: t = tropische/tropical, st = subtropische/ subtropical, g = gemäßigte/temperate, und a = (ant)arktisch-polare/polar Zone/zone.

So nimmt die durchschnittliche Artenzahl von den arktischen Breiten ($> 55^\circ \text{ N}$ — 50 Arten) über die gemäßigten (55 bis 30° — 115 Arten) und subtropischen (30 bis 20° — 180 Arten) auf über 500 Arten in den Tropen zu. Auf dem südamerikanischen Kontinent sind die entsprechenden Werte sicher höher (über 1500 Arten in Kolumbien!), aber aus dem vorliegenden Material nicht nach gleicher Methode wie bei MACARTHUR & WILSON (1967) darstellbar.

Sehr wesentlich an dieser Zunahme des Artenreichtums sind die Passeriformes beteiligt, deren Anteil an der Gesamtartenzahl von rund 30 % auf Feuerland über 44 % in Argentinien auf 63 % in Kolumbien ansteigt (nach Angaben in MÜLLER 1974 und ORLOG 1959). Der sinkende Anteil der Non-Passeriformes bedeutet aber keine Abnahme, sondern nur eine verhältnismäßig schwächere Zunahme der Artenzahl als bei den Passeriformes (Abb. 4).

Die Abnahme der Artenmannigfaltigkeit in der Gruppe der Reiher, Ibis, Störche etc. von den Tropen zu den gemäßigten Breiten in Südamerika entspricht daher durchaus dem allgemeinen Trend, wie er sich für ganz Amerika abzeichnet. Dagegen ist die Umkehr dieses Trends mit ausgesprochener Artenarmut in den Tropen bei den Entenvögeln eine hervorstechende Abweichung, die bei der weltweiten Verbreitung dieser Vogelgruppe einer Erklärung bedarf (Abb. 4). Während in Nordamerika die geographischen Verhältnisse und Gegebenheiten — mit den riesigen Weiten des seenerfüllten Nordens — noch eine einigermaßen befriedigende Erklärung durch Flächenabhängigkeit (vgl. „Fläche und Artenreichtum“ in MACARTHUR & WILSON 1967) anbieten könnten, fällt diese Möglichkeit für Südamerika sicher weitgehend aus. Denn im schmalen und flächenmäßig kaum nennenswerten Südtteil (Feuerland) brüten mit 16 Arten mehr als doppelt so viele Anatiden als in der viel größeren subtropischen oder tropischen Zone. Feuerland beherbergt rund halb so viele Anatidenarten wie die riesige nordamerikanische Arktis. Beiden Gebieten ist keine einzige Art gemeinsam.

2.3 Diskussion

In den südamerikanischen Tropen, insbesondere im fluß- und wasserreichen amazonischen Tiefland, müßte aufgrund zweier global wirksamer Effekte die Wasservogelfauna eine erheblich größere Reichhaltigkeit zeigen, als dies nach den Ergebnissen zur Verbreitungsgeographie dieser Artengruppe tatsächlich der Fall ist. Aus der positiven Beziehung zwischen Fläche und Artenzahl (MACARTHUR & WILSON 1967) und der allgemeinen Zunahme der Artenzahl in den Tropen (MACARTHUR 1972; WALLACE 1876 u. a.) sollte für das amazonische Tiefland ein besonders hoher Artenreichtum erwartet werden können. Bei der Landvogelfauna ist dies auch der Fall (vgl. HAFFER 1974 a u. b) und AMADON (1973) hebt gegenüber den afrikanischen

Kongourwäldern die größere Artenvielfalt der amazonischen Waldvogelfauna hervor, die mehr als doppelt so viele Arten zählt (Kongo etwa 250 und Amazonas etwa 550 Arten von regenwaldbewohnenden Vögeln). HAFFER (1974) führt diesen auffallenden Unterschied auf die größere Zahl und Fläche der Regenwaldrefugien in ariden Phasen des Pleistozäns zurück. Der zu erwartende Einfluß der Fläche dürfte daher mit großer Wahrscheinlichkeit auch gegeben sein.

Um so mehr überrascht die Artenarmut der Wasservögel in diesem größten Stromsystem der Erde, in dem „Wald und Wasser die nach wie vor bestimmenden Elemente sind“ Besonders die extrem geringe Zahl von Entenarten und das nahezu vollständige Fehlen von Rassenaufspaltungen in dieser Gruppe weichen geradezu konträr von den allgemeinen Tendenzen ab. Im „gewaltigen und unübertroffenen“ (SCOTT 1961) Verbreitungsgebiet der Gelben Baumente *Dendrocygna bicolor*, das von den amerikanischen Tropen und Subtropen über Ostafrika und Madagaskar bis nach Hinterindien reicht, gibt es keine geographische Rasse von dieser Art! Ein ähnlich großes afro-amerikanisches Verbreitungsbild zeigt die Witwenente *Dendrocygna viduata*. Nur die dritte, im neotropischen Tiefland vorkommende Baumentenart, die Herbstente *Dendrocygna autumnalis*, spaltet sich in zwei Rassen auf (*D. a. autumnalis* vom südlichen Texas bis Panama, wo sie sich mit der südlichen Rasse *D. a. discolor* vermischt, die bis Nordargentinien reicht). Völlig anders ist die Situation dagegen bei der im außertropischen, andinen Bereich vorkommenden Wehr- oder Sporenente *Merganetta armata*, die in $6 \pm$ stark differenzierten Unterarten verschiedene Areale der Anden bewohnt (SCOTT 1961). Von den 8 im tropischen Tiefland Amazoniens vorkommenden Anatiden scheint dagegen keine einzige Art in gut abgrenzbare Rassen aufgespalten zu sein. Die Armut an Arten und Rassen bei Wasservögeln ist daher kein südamerikanisches, sondern ein „amazonisches“ oder ein tropisches Phänomen, d. h. das tropische und subtropische Tiefland sind für eine permanente Einnischung einer Vielzahl von Wasservogelarten und für Rassenaufspaltungen in dieser Gruppe offenbar wenig geeignet.

Aus diesen Befunden ist zu schließen, daß es ökologische Gegebenheiten sein müssen, die das (neo)tropische Tiefland für eine reichere Besiedelung durch Wasservögel ungeeignet machen (MOREAU 1972). Hierfür kommen im wesentlichen zwei Faktoren bzw. Faktorenkomplexe in Frage, die sich als hinderlich für die Wasservögel erweisen könnten: unpassende abiotische Verhältnisse und verstärkte Konkurrenz durch andere, von den gleichen Energiequellen lebende Organismen.

Betrachten wir zunächst die abiotischen Verhältnisse, die hier im Hinblick auf den aquatischen Lebensraum der Wasservögel unter dem Begriff des „Hydroklima“ (nach FISCHER 1960, verändert) zusammengefaßt werden können. Für die Flußsysteme und Lagunen

des neotrophischen Tieflandes ist dieses Hydroklima durch folgende Eigenschaften zu charakterisieren:

- Starke kurzzeitige oder saisonelle Schwankungen in Wasserstand und Wasserführung (Pegelschwankungen in den Mittel- und Oberläufen der amazonischen Flüsse um 10 und mehr Meter sind normal; SICK 1967, SIOLI 1968)
- Periodische Überschwemmungen und Austrocknungen der Flußufer und flußnahen Lagunen (KRIEG 1936, FITTKAU 1967) mancher Gebiete
- überraschende Nährstoffarmut der meisten amazonischen Gewässer (SIOLI 1968 — mit ausführlicher Zusammenfassung der limnologischen Studien in Amazonien und zahlreichen Literaturhinweisen)
- durch die enormen Wasserführungsunterschiede bedingte Steilufigkeit vieler Flüsse („Barrancas“ vgl. Abb. bei SIOLI 1968).

Zusammengefaßt ergibt sich daraus die Feststellung einer ausgeprägten lokalen Instabilität des Hydroklimas im tropischen Raum, das damit in schroffem Gegensatz zu den außerordentlich stabilen klimatischen Verhältnissen im umgebenden Regenwald mit gleichmäßig hoher Temperatur und Luftfeuchtigkeit steht. Für die Wasservögel sind somit in diesem Lebensraum die Biotopverhältnisse weniger stabil und „voraussagbar“ (SLOBODKIN & SANDERS 1969) als in den gemäßigten oder arktischen Breiten. In der Arktis sind die Gewässer zwar einen großen Teil des Jahres den Wasservögeln nicht zugänglich (was diese u. a. zu den großen Wanderungen in die Winterquartiere zwingt!), aber dafür sind die Verhältnisse in der kurzen Sommerperiode „voraussagbar“ und stabil. Dagegen können die randtropischen Flußniederungen Südamerikas in wenigen Tagen plötzlichen Überschwemmungen ausgesetzt sein, die je nach örtlicher Verteilung der gewaltigen Tropenregen mal hier und mal dort auftreten können. Die wenigen Entenarten werden daher zusammen mit Reiher und Ibissen immer wieder zu hochwasserbedingten Wanderungen gezwungen (SICK 1967 und 1968).

Bei den abiotischen Verhältnissen ist also die Instabilität ziemlich ausgeprägt und durch zahlreiche Untersuchungen gut belegt. Die Feststellung von MACARTHUR (1969), daß trotz der Wichtigkeit und Variabilität der Trockenzeiten die tropische Umwelt als uniformer als die gemäßigte Zone angesehen werden muß¹⁾, kann daher für den Lebensraum der (neo)tropischen Flußsysteme und Lagunen nicht

¹⁾ For these reasons, and in spite of the importance and variability of tropical dry seasons, I believe the tropical environment must be regarded as more uniform than the temperate one.

ohne Einschränkungen gelten. Die von ihm in der gleichen Arbeit zitierten Ausnahmen²⁾ bestätigen dies.

Problematischer wird die Frage des Einflusses von Konkurrenten. Die Ausgangsbasis für die Nahrungsketten in den neotropischen Gewässersystemen ist zum weitaus überwiegenden Teil allochthoner organischer Detritus (FITTKAU 1967). Die Nährstoffarmut vieler Flüsse der ausgelaugten amazonischen Gebiete wurde bereits erwähnt. Die Gewässerbiocoenosen sind daher mit dem Problem der Nahrungsknappheit konfrontiert. Scharfe ökologische Einnischung und erhöhte Konkurrenz sind daher zu erwarten. Die Entwicklung der Biocoenosen sollte analog zu den Verhältnissen im Regenwald dazu tendieren, die einmal eingeschleusten Nährstoffe unter möglichst geringen Verlusten möglichst lange und effektiv im Ökosystem zirkulieren zu lassen. Diese „Anpassungsstrategie“ an einen knappen Materialinput bei hohem Energieinput („ökologisches Filterprinzip“) ist in der besonderen Struktur des tropischen Regenwaldes in der Tat feststellbar (LONGMANN & JENIK 1974, McNAUGHTON & WOLF 1973, RICHARDS 1952 u. a.). Der größte Teil der biologisch verwertbaren Stoffe ist in der Substanz des Waldes festgelegt. Fällt ein Baum, so sorgen rasche Mineralisationsprozesse für eine Wieder-Einschleusung der Substanzen in den Zyklus bei minimalen Verlusten. Eine unmittelbar vergleichbare Struktur ist selbstverständlich im Süßwasser nicht möglich, da die vergänglichen und sehr hochwasserempfindlichen Wasserpflanzen diese Speicherfunktion nicht übernehmen können. So bleibt unter den gegebenen Verhältnissen als andere Möglichkeit das Einschleusen des Materials in lange Nahrungsketten, die bei den hohen Umwelttemperaturen mit vergleichsweise geringerem energetischen Verlust „arbeiten“ können, als in den kühlen und arktischen Gebieten. Auf dieser Grundhypothese aufbauend sollten von den neotropischen Gewässerbiocoenosen starke Differenzierungen auf der Ebene der Primärkonsumenten (Detritusverwerter und Pflanzenfresser) und ein komplexes Netz von Sekundär- und Tertiärkonsumenten („Räuber“) zu erwarten sein.

Diese Erwartungen werden durchaus erfüllt: Eine in der Größe noch nicht näher festlegbare Zahl von detritus-verzehrenden Insektenarten (ILLIES 1969), ein Heer von Kaulquappen der ungemein formenreichen Amphibien (LAURENT 1973) und insbesondere die vergleichsweise riesige Zahl von Fischarten bilden zusammen mit den Wasserschnecken (JAECKEL 1969) die reich differenzierte Ebene der primären Konsumenten, die praktisch aus „den letzten Winkeln“ die verwertbaren Substanzen in die Biocoenose einschleusen. Für die hier angestellten Überlegungen von besonderer Bedeutung sind einmal die z. T. enorm großen Wasserschnecken, die, wie z. B. die Ampulla-

²⁾ Only freshwater invertebrates and diatoms (PATRICK 1966) seem to fail to increase in diversity in the tropics (MACARTHUR 1969).

rien, Ausgangspunkt wesentlicher Nahrungsketten („Schneckenfresser“ unter den Wasservögeln) im randtropischen Bereich sind.

Im Hinblick auf mögliche Konkurrenten der Wasservögel sind jedoch sicher die Fische von größter Bedeutung. Mit 1300 Arten erreicht diese Tiergruppe im Amazonasbecken eine außerordentliche Fülle an Formen und Anpassungen. Im Vergleich dazu ist die Fischfauna des Mississippi (250 Arten) oder aber von ganz Westeuropa mit nur 60 Arten geradezu ärmlich (Angaben aus ROBERTS 1973, vgl. auch GERY 1969.).

Aus dieser Reichhaltigkeit der Fischfauna ist zu schließen, daß

- die ökologische Einnischung der Fischarten sehr scharf und damit die Konkurrenz untereinander und mit den von gleichen Nahrungsquellen lebenden Wasservogelarten (Enten) sehr hoch sein muß;
- Fischfresser über ein reiches Angebot an Nahrung und Nahrungsformen verfügen können und daher arten- und individuenreich vorkommen sollten; und schließlich, daß
- die Fische im allgemeinen mit der starken Fluktuation der abiotischen Verhältnisse in ihrem Lebensraum zurechtkommen, da bei der hohen Reichhaltigkeit an Arten die Aussterberaten nicht sehr hoch sein können.

Über die Besonderheiten der Ökologie des amazonischen Regenwaldes und seiner Flüsse hat FITTKAU (1967 und 1973) Grundlegendes berichtet und an einem überzeugenden Modell dargelegt, daß der Fischreichtum von der Häufigkeit der Fischfresser abhängt; allerdings nicht, wie meist angenommen wird, im negativen, sondern vielmehr im positiven Sinn. FITTKAU (1970) schreibt dazu wörtlich: „Noch kürzer ausgedrückt: je mehr Fischfresser desto mehr Fische; keine Fischfresser, weniger Fische (Still more briefly stated: the more predators on fish, the more fish; no fish predators, fewer fish)“

Hieraus lassen sich für Vorkommen und Häufigkeit der Wasservögel wichtige Schlußfolgerungen ziehen:

- a) **Fischfresser** sollten häufig und artenreich sein, sofern ihre morphologischen Anpassungen und Anpassungsmöglichkeiten die Schwankungen der abiotischen Verhältnisse tolerieren (MENEZES SANTOS 1973) und
- b) **Enten** und entenartige Anpassungstypen sollten in den Biocenosen der neotropischen Gewässersysteme selten und in geringen Artenzahlen vorkommen, da sie in besonderem Maße sowohl der Instabilität der hydrologischen Verhältnisse als auch der Konkurrenz der im Wasser effektiveren Fische ausgesetzt sind; aber
- c) beide Gruppen müssen eine hohe Mobilität zeigen, die es ihnen ermöglicht, das bei den jeweils stark schwankenden Wasserständen regional und überregional gerade günstigste Nahrungsangebot aufzusuchen (z. B. austrocknende Überschwemmungslagunen). Bei

geringer Ortsgebundenheit (Territorialität) sollte aber eine verhältnismäßig starke Paarbindung die Synchronisation der Geschlechtspartner in einer weitgehend nicht-saisonellen Umwelt garantieren (vgl. KUNKEL 1974 und ORIANI 1969).

Es war das Ziel der Feldstudien in Südbrasilien, Zentralbrasilien, Paraguay und Nordargentinien zu diesen Hypothesen konkretes Material zu sammeln.

3. Struktur neotropischer Wasservogel-Biocoenosen

3.1 Untersuchungsgebiete, Material und Methoden

Während eines einjährigen Forschungsaufenthaltes in Südamerika im Jahr 1970 konnten verschiedene Wasservogelgebiete in Brasilien, Paraguay und Nord-Argentinien aufgesucht werden. Abb. 2 zeigt die Lage der sechs wichtigsten Gebiete. Gebiet Nr. 1 (G 1) erstreckt sich über den Bereich der Quellflüsse von Xingú und Araguaia in Zentral-Mato-Grosso etwa um 15° südl. Breite und zwischen 50 und 55° westl. Länge. Beobachtet wurde hauptsächlich im Gebiet der Chavante- und Bororó-Indianer am Rio das Mortes. Galeriewälder entlang der Flüsse und Bachschluchten durchdringen in dieser Gegend die eiförmige Savanne der Cerrados. Kleinere, periodisch austrocknende Sumpfgebiete sind durch Bestände der Buriti-Palme *Mauritia vinifera* (SICK 1957) charakterisiert. Größere Wasserflächen fehlen in diesem Teil des zentralbrasilianischen Berglandes, das die Wasserscheide zwischen den Stromgebieten des Amazonas und des Paraná-Paraguay-Systems bildet.

Wir beobachteten im Rio das Mortes-Gebiet vom 11. bis 21. September 1970, gerade zu Beginn der Regenzeit. Die Untersuchungen wurden durch das freundliche Entgegenkommen der SALESIANER-Missionen am Rio das Mortes ermöglicht.

Gebiet Nr. 2 (G 2) ist das Pantanal in Süd-Mato-Grosso (Abb. 5). Es gehört bereits vollständig zum Stromgebiet des Paraguay. Die von der Wasserscheide in Zentral-Mato-Grosso kommenden Zuflüsse überschwemmen die weiten Ebenen nach den heftigen Regenfällen im zentralbrasilianischen Bergland und verwandeln das Pantanal in eines der unzugänglichsten Sumpfgebiete von ganz Südamerika. Mit einer Nord-Süd-Erstreckung von mehr als 700 km und einer Breite bis zu 250 km zählt dieser Landstrich sicher zu den größten tropischen Sumpfgebieten überhaupt.

In der Trockenzeit trocknen die überschwemmten Ebenen nach und nach aus und lassen Restlagunen zurück, an denen sich dann der Großteil der Wasservögel ansammelt.

Dieser Austrocknungsprozeß hatte während unseres Aufenthaltes im Pantanal vom 22. bis 29. September 1970 gerade seinen Höhepunkt erreicht. Am 25. 9. 1970 war mit 42° C Lufttemperatur im Schatten und nahezu 100%iger Luftfeuchtigkeit die Wetterwende erreicht. Mit großer Heftigkeit entlud sich das erste Tropengewitter der neuen Regenzeit und veranlaßte die Reiher und Störche zum Ausschwärmen über die Ebenen, die sich wieder mit Wasser zu füllen begannen. Doch der Hauptteil der

verbliebenen Wasservögel war noch an den Lagunen konzentriert, wo wir beispielsweise an der Bahia do Jacatigo bei Corumbá am 28. 9. 1970 die größte Konzentration von Reiher und Störchen an der Restwasserfläche dieser Lagune beobachten konnten. 1570 Reiher (3 Arten) und 1814 Störche (3 Arten) waren auf einer „Pfütze“ von nur etwa 300 m Länge und 50 m Breite versammelt. Nach Angaben örtlicher Kenner soll es im ganzen Pantanal rund ein Dutzend derartiger Sammelplätze geben, die z. T. an Wasservogel-Mengen die Jacatigo-Lagune noch erheblich übertreffen.

Unser wichtigstes Beobachtungsgebiet lag in der Nähe des Paraguay am Dreiländereck Brasilien, Paraguay und Bolivien. Geringe menschliche Beeinflussung und Abgeschiedenheit kennzeichnen dieses Gebiet in gleicher Weise wie die meisten Gewässer-Biotope im tropischen und subtropischen Südamerika, wenn man von der schmalen Zone dichter Besiedelung ent-

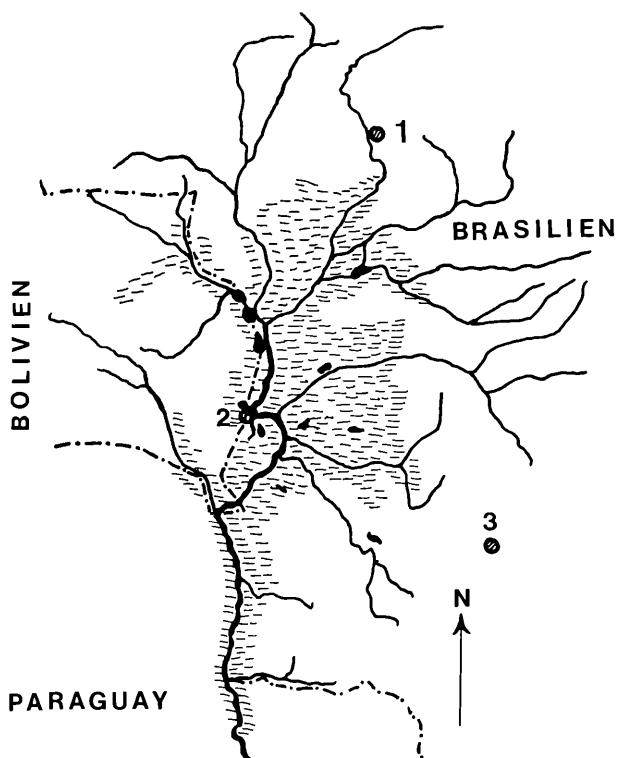


Abb. 5

Überschwemmungsgebiet des Pantanals im südlichen Mato Grosso, Brasilien, am oberen Rio Paraguay. *Inundated regions of the 'Pantanal' in southern Mato Grosso State, Brazil, upper Paraguay River.* 1 = Cuiabá, 2 = Corumbá, 3 = Campo Grande.

lang der Atlantikküste absieht. Flüsse und Sümpfe haben bisher noch erheblich weniger unter dem Einfluß des Menschen gelitten als die terrestrischen Biome, die gegenwärtig einer beispiellosen, großflächigen Zerstörung ausgesetzt sind (BUECHNER & BUECHNER 1970, REICHHOLF 1974, STERNBERG 1968 u. a.). Ein ursprünglicheres Bild einer weniger gestörten Lebensgemeinschaft ist daher bei den Gewässer-Ökosystemen durchaus noch zu erwarten.

Dies gilt insbesondere für Untersuchungsgebiet Nr. 3 (G 3), die Sümpfe und Lagunen des Pilcomayo im Gran Chaco an der paraguayisch-argentinischen Grenze. Die Dynamik dieses einzigartigen Flusses ist (noch?) völlig unbeeinflusst. Er führt sein Wasser aus den Cordilleren der bolivianischen Anden dem Chaco in Richtung Paraguay-Fluß zu, erreicht den Strom in der Regel aber nicht mehr, da die Wasser in den riesigen Sümpfen der Chaco-Ebene versickern und verdunsten. Verlagerungen des Flußlaufes, Bildung natürlicher Stauseen durch Verstopfung engerer Flußabschnitte mit Schwemmaterial und gewaltige Wasserstandsschwankungen charakterisieren diesen Fluß, der bei etwa 62° westl. Länge den Wendekreis des Steinbockes schneidet.

Wir beobachteten vom 18. Mai bis 10. Juni in den Sumpfgebieten des paraguayischen Chacos (Chaco Boreal), davon allein vom 29. 5. bis 9. 6. an den Pilcomayo-Lagunen (Esteros Patiños) bei Escalante (Chulupí-Mission). Die Lagunen hatten zu dieser Zeit reichlich Wasser. Während im Mai die Pisten im paraguayischen Chaco noch gut mit Geländewagen befahrbar waren, verwandelten sie sich aber Anfang Juni auf Grund einsetzender Regenfälle in unpassierbaren Morast. Wir wurden daher mit einer kleinen Maschine der paraguayischen Luftwaffe aus dem Sumpfgebiet herausgefliegen und bekamen dadurch die Gelegenheit, die Ausdehnung des Pilcomayo-Versickerungsgebietes mit seinen Wasservogelscharen bei niedrigen Flughöhen aus der Luft studieren zu können. Wie sich zeigte, hatten wir vom Boot aus ein Drittel der Lagunen und Sümpfe erfassen können.

Die Gebiete Nr. 4 (G 4) und 5 (G 5) sind sich in bezug auf die Wasservogel-Biotope recht ähnlich. Es handelt sich um den Hauptstrom des Paraná in Ost-Paraguay (Alto Paraná) und seine Nebenflüsse mit dem bekannten Gebiet der Wasserfälle in Süd-Brasilien, Ost-Paraguay und Nord-Argentinien. Die eindrucksvollsten und durch einen Nationalpark „geschützten“ sind die Iguazu-Fälle, an denen wir vom 12. bis 15. Mai und am 3. und 4. Juli 1970 beobachten konnten. Die übrigen Flußgebiete wurden vom 17. 6. bis 2. 7. 1970 in G 5 untersucht. Die Beobachtungen in G 5 (Serra do Mar und Küstenzone von Santa Catarina/Brasilien) verteilen sich über das ganze Jahr, da in Blumenau im Tal des Itajaí-Flusses der „Hauptstützpunkt“ unserer Studien in Südamerika war. Während G 4 bereits eindeutig im subtropischen Bereich liegt, befindet sich G 5 in einem klimatischen Übergangsgebiet. Doch im Hinblick auf die Ökologie der Gewässer-Biocoenosen dürfte das Gebiet zusammen mit G 4 in den Typ der „tropischen Flüsse“ (vgl. 3.2.1) einzureihen sein.

Das Untersuchungsgebiet an der Lagoa dos Patos (G 6) schließlich befindet sich in Brasiliens südlichstem Bundesstaat, in Rio Grande do Sul, unweit von Porto Alegre. Es handelt sich um eine Küstenlagune, die von einer einförmigen Weidelandschaft (Pampa) umgeben ist. Während die Lagune selbst, mit 250 km Länge und 50 km Breite das größte Binnen-

gewässer Südamerikas, trotz verhältnismäßig starker Schifffahrt zwischen Pôrto Alegre und Pelotas/Rio Grande an der Mündung in den Südatlantik noch ziemlich wenig beeinflusst ist, sind die Uferzonen zu ausgedehnten Viehweiden und/oder Reisfelder umgestaltet. Diese Veränderungen waren z. T. sicher förderlich für einige Wasservogelarten. Sick (1968) berichtet von großen Entenschwärmen, die zu den Zugzeiten die Reisfelder aufsuchen (vgl. auch 3.2.2). Wir beobachteten vom 19.—26. 4. 1970 an der Lagoa.

G 1 bis 6 sind die wichtigsten Untersuchungsgebiete, an denen wir Daten über die Struktur der Wasservogelfauna sammeln konnten. Es ergab sich bei Berücksichtigung der in Abschnitt 2.1 vorgenommenen Abgrenzung eine Gesamtsumme von 21 717 Wasservögeln in 46 Arten. Etwa 66 Arten wären nach den Verbreitungsangaben von OLROG (1968) zu erwarten gewesen. Wir konnten daher in einem Jahr 70% der wahrscheinlichen Arten feststellen; ein Wert, der deutlich unter dem Prozentsatz liegt, den wir bei der Auswertung unserer Greifvogelstudien in Südamerika (REICHHOLF 1974) erzielen konnten. Dennoch dürfte er hoch genug liegen, um einen repräsentativen Ausschnitt aus dem tatsächlichen Wasservogel-Artenspektrum zu garantieren.

Überraschend ist jedoch die verhältnismäßig geringe Gesamtmenge, die beispielsweise ein einziges Gewässer mittlerer Größenordnung in Mitteleuropa an einem Tag schon überbieten kann. Dies ist zwar teilweise auf die Unzulänglichkeit vieler Gebiete zurückzuführen, doch sicher nur zu einem geringen Teil! Denn der Flug über die Pilcomayo-Sümpfe am 10. 6. 1970 ergab keine Hinweise auf „versteckte Massen“ in unzugänglichen Winkeln der Lagunen. Andererseits ist die Scheu der Wasservögel in den dünn besiedelten Gebieten auch nicht besonders groß. Gerade die von uns aufgesuchten Sümpfe, Lagunen und Flußregionen sind zudem als beste Wasservogelgebiete im südamerikanischen Tiefland zwischen 15 und 30° südl. Breite in Fachkreisen (und bei Jägern in Südbrasilien!) bekannt. Selbst in Amazonien scheinen Wasservogelkonzentrationen, wie sie von europäischen und nordamerikanischen Brut-, Rast- und Überwinterungsgebieten bekannt sind, in der Regel nicht vorzukommen. Nach entsprechenden Hinweisen suchten wir in der uns zugänglichen Literatur vergeblich. Wir schließen daraus, daß auch die verhältnismäßig geringe Gesamtmenge ein repräsentatives Bild der quantitativen Zusammensetzung vermittelt. Bei der Größe der untersuchten Gebiete müßte das Material auf jeden Fall ausreichend sein.

Die Methodik der Auswertung folgt dem Weg einer vergleichenden Analyse der Struktur der (Wasservogel-)Biocoenose und ihrer Beziehung zur Biotopstruktur. Für die Biocoenose sind Verteilung und Häufigkeit der Arten, nach Ökotypen geordnet, die Größen, die die Meßwerte liefern. Die systematische Abgrenzung der Grundkategorie der Art (Species) bringt hierbei keine Schwierigkeiten. Problematischer wird die Zuordnung einer bestimmten Art zu einer nahrungsökologischen Trophie-Ebene nach dem Konzept von LINDEMANN (1942).

Dieses an sich sehr vorteilhafte Einteilungsschema scheitert in der Praxis oft an den fließenden Übergängen von einer Trophie-Ebene in die andere. Für eine vergleichende Beurteilung empfiehlt sich daher entweder die Betrachtung des gesamten Ausschnittes des Nahrungsnetzes (food-web), dessen Positionen von Wasservögeln besetzt sind (zweidimensionale Betrachtung), oder der Vergleich zweier genügend gut abgegrenzter ökologischer Gruppen. Beide Möglichkeiten werden hier benutzt. Die zweite dient zur Betrachtung der unterschiedlichen relativen Häufigkeiten von Reiher und Enten, die nahrungsökologisch und systematisch keinerlei Übergänge aufweisen. Der Vergleich der Struktur bzw. Reichhaltigkeit der Nahrungsnetze ist dagegen geeignet, Unterschiede in der Gesamtstruktur der Biocoenosen zum Ausdruck zu bringen.

Neben der bloßen phänomenologischen Beschreibung des Netzes werden neuerdings in verstärktem Maße quantitative Ansätze versucht. Die mathematische Behandlung der Biocoenose-Struktur ist teilweise schon recht weit gediehen (z. B. PIELOU 1969 und 1972). In einzelnen Fällen lassen sich auch die statistischen Beziehungen der Arten in der Biocoenose recht gut quantifizieren (WINKLER 1975). Für eine ausreichende Genauigkeit in der statistischen Behandlung sind jedoch ausführliche und möglichst vollständige Datenserien vonnöten. Diese Bedingung kann bei Freilanduntersuchungen, insbesondere in schwer zugänglichen Gebieten, nicht immer erfüllt werden. Eine einfachere Methode, die in erster Näherung Ergebnisse bringt und Tendenzen aufzeigen kann, ist daher in vielen Fällen zunächst vorzuziehen.

Gegenwärtig beginnt sich für diese „erste Näherung“ die Bestimmung der Diversität im Schrifttum einzubürgern. Vor- und Nachteile sowie die Anwendungsgrenzen und die Möglichkeiten der Aussage sind mittlerweile so ausführlich diskutiert worden, daß auf eine nähere Erörterung hier verzichtet werden kann. Für das deutschsprachige Schrifttum wird auf die Arbeiten von BEZZEL & REICHHOLF (1974), HÖSER (1973) und REICHHOLF (1972) verwiesen, denen auch die Angaben zur Originalliteratur zu entnehmen sind. Die Bestimmung der Diversität erfolgt mit Hilfe der SHANNON'schen Formel (Grundform):

$$D = - \sum_{i=1} p_i \log p_i$$

Der numerische Wert der Diversität errechnet sich also aus der Summe der Produkte aus relativer Häufigkeit (p_i) und dem Logarithmus (hier: Logarithmus naturalis verwendet!) der relativen Häufigkeit der i -ten Art. Die Summe der relativen Häufigkeiten aller Arten des Spektrums ist 1. Da der Logarithmus naturalis für den Wertebereich von 0 bis +1 negativ ist, wird durch das Minuszeichen für den Wert der Diversität eine positive Größe erzielt.

Das Verhältnis der tatsächlichen Diversität zur maximal möglichen wird als „Ausbildungsgrad“ der Diversität (evenness oder equitability) oder Äquität bezeichnet. Dieser Wert wird aus dem Quotienten $D/D_{\max} = J'$ bestimmt; $D_{\max} = \log n$ (n = Artenzahl). Hierbei taucht eine Schwierigkeit auf, die bislang noch unbefriedigend gelöst ist. Die Artenzahl erreicht zwar bei zunehmendem Umfang der Stichproben für ein abgegrenztes Gebiet durchaus einen Sättigungswert $n_{\max}$ (vgl. BEZZEL & REICHHOLF 1974), doch ist diese Anzahl von Arten sicher kaum jener Artenzahl gleichzusetzen, die zum Funktionieren der Biocoenose nötig ist. D. h. es wird ein gewisser Anteil von Arten auftreten, der funktionell nur sehr schwach oder gar nicht mit der betreffenden Biocoenose in Verbindung zu bringen ist. So wird beispielsweise eine Eiderente *Somateria mollissima* unter Tausenden anderer Wasservögel kaum eine ökologisch bedeutsame Rolle spielen können. Im Sinne der Theorie der ökologischen Nische sind den Arten für eine dauerhafte Koexistenz Grenzen gesetzt, die nicht unterschritten werden können. Die Breite der nahrungsökologischen Nische kann nicht beliebig verengt werden (vgl. dazu MACARTHUR & WILSON 1967, MACARTHUR 1972 und CODY 1974). Diversität sowie die davon abgeleitete „evenness“ sollten aber streng genommen auf die tatsächlich in der betreffenden Biocoenose besetzten Nischen bezogen werden. Da dies aber in aller Regel erst dann möglich ist, wenn alle Dimensionen der Nischen in der Biocoenose hinreichend genau quantitativ bestimmt sind, scheidet eine derart strenge Fassung des Diversitätsbegriffes für die Praxis aus. Da die sehr seltenen Arten jedoch bei der Berechnung des Wertes für die Diversität ohnehin ausfallen (BEZZEL & REICHHOLF 1974), braucht die untere Grenze der Häufigkeit einer Art nur bei der Bestimmung des Ausbildungsgrades berücksichtigt zu werden. Als Grenzwert für den Anteil an einer Trophie-Ebene wird hier eine relative Häufigkeit von $p_i = 0,01$ festgelegt. Dies entspricht einem Anteil von 1 %. Arten mit geringeren Häufigkeiten werden für die Berechnung der maximal möglichen Diversität (bei völlig gleichmäßiger Verteilung der Individuen über alle Arten) nicht berücksichtigt. Eine ausführlichere Diskussion der Bestimmung der „evenness“ ist in Vorbereitung (REICHHOLF 1975).

Für die quantitative Beschreibung der Biocoenose-Struktur stehen also folgende Größen zur Verfügung, die für den angestrebten Vergleich wesentlich erscheinen:

- Artenreichtum
- Individuendichte
- Diversität und
- Ausbildungsgrad der Diversität (evenness) = Äquität (STUGREN 1972)

Diese Bestimmungsgrößen enthalten jedoch außerordentlich dynamische Komponenten (Veränderungen in der Zeit), die sich durch Mittelwertsbildung und Angabe der Varianzen oder Streubreiten

zum Ausdruck bringen lassen, falls genügend Daten vorhanden sind. Von zusätzlicher Bedeutung erscheint aber eine weitere dynamische Größe, die sich als eine Art „Umsatzrate der Wasservogelfauna“ pro Jahr bestimmen läßt. Dieser „faunal turnover“ (in Anlehnung an einen ähnlichen Begriff der Tiergeographie der Inseln) gibt an, wie oft pro Jahr die Biocoenose durch Zuzug und/oder Abwanderungen umstrukturiert wird. Derartige Umstrukturierungen treten immer dann auf, wenn eine mehr oder weniger ausgeprägte Saisonalität der Umweltverhältnisse zu Wanderungen und damit zu Verschiebungen in den von der Wanderung betroffenen Lebensgemeinschaften zwingt. So hat beispielsweise die Arktis nur einen turnover pro Jahr, wenn die Wasservogelscharen ihre Brutstätten aufsuchen und wieder abziehen, ohne daß irgendwelche andere Wasservogelarten die abziehenden ersetzen würden. Die typischen Durchzugsgebiete der gemäßigten Breiten haben aber mindestens vier vollständige turnover, die sich aus dem Sommerbestand, den Durchzüglern in der Herbst- und in der Frühjahrsperiode und den Wintergästen zusammensetzen. Die subtropischen Winterquartiere zeigen dagegen wohl nur zwei turnover, den Brutbestand und die Überwinterer. Die Dynamik der Wasservogel-Biocoenosen wird daher in örtlich unterschiedlichem Maße von den turnover-Raten beeinflusst.

Schließlich ist eine letzte Strukturgröße für die vergleichende Betrachtung von Wasservogel-Biocoenosen zu nennen: die Position der Arten im Nahrungsnetz und die Häufigkeit bestimmter Positionen. In einem Ökosystem werden selbstverständlich nicht alle Positionen des Nahrungsnetzes der Biocoenose ausschließlich von Vögeln besetzt (Abb. 6). Zahl und Art der besetzten Positionen bestimmt daher die Bedeutung der Wasservögel in der Biocoenose und ermöglicht vergleichende Betrachtungen an unterschiedlich strukturierten



Abb. 6

Schematischer Vergleich der Besetzung nahrungsökologischer (trophischer) Positionen durch Wasservögel in den tropischen (T) und gemäßigten (GB) Zonen. *Comparison of the occupation of the trophic positions by aquatic birds in tropical (T) and temperate (GB) regions.* P = Primärproduktion/primary production; K 1—4 = nahrungsökologische Niveaus (Trophie-Ebenen) der Konsumenten / trophic levels of the consumer community.

Lebensgemeinschaften. Konkurrierende Arten können dabei unter gewissen Umständen Positionswechsel vollziehen (vgl. z. B. das Höckerschwan-Bleßhuhn-Konkurrenzsystern — REICHHOLF 1973 a). Für die quantitative Auswertung ist eine Unterteilung des Nahrungsnetzes nach dem Konzept der Trophie-Ebenen (LINDEMANN 1942) notwendig. Bei Wasservögeln unterscheidet man folgende nahrungsökologisch einigermaßen abgrenzbare Typen: Pflanzenfresser (herbivorer Typ), „Allesfresser“ (omnivorer Typ), Schlammfaunafresser (insectivorer und vermivorer Typ) und Fischfresser (piscivorer Typ). Letzterer ließe sich entsprechend der verwerteten Größenklassen von Fischen noch in 2 oder 3 Untertypen aufgliedern. Von einigen Fischfressern abgesehen ist aber kaum ein „Typ“ so abgegrenzt, daß er nicht in der Lage wäre, bei Bedarf unter Wechsel der trophischen Position auf Ersatznahrung auszuweichen. Die Einteilung ist deshalb ziemlich problematisch und nur bei vergleichender Betrachtungsweise zulässig, da dann eine fehlerhafte Festlegung der Position die ohnehin vorhandenen Unschärfen wenigstens nicht verstärkt. Zur Ermittlung des Schwerpunktes (SP) dieser Verteilungen der ökologischen Positionen im trophischen System wurden anhand der Formel

$$SP = \frac{\sum P_i(k) \cdot k^2}{\sum p_i(k) \cdot k} \quad \left[\sum p_i = 1 \right]$$

die relativen Anteile p_i an der Trophie-Ebene K_i „gewichtet“; d. h. durch die Quadrierung der Konsumenten-Ebene K_i mit zunehmender Distanz von der Primärproduktion verstärkt gewertet (Abb. 13).

Zu den vier aufgeführten Strukturgrößen kommen also noch

- turnover-Rate und
- Positionsverteilung im Nahrungsnetz

hinzu. Mit Hilfe dieser sechs Kenngrößen sollte eine vergleichende Analyse der Wasservogel-Biocoenosen möglich sein.

3.2 Hauttypen neotropischer Wasservogel Biotope

3.2.1 Flüsse

Südamerika ist der an Flüssen reichste Kontinent. Die drei größten Stromsysteme sind der Amazonas, der Rio de la Plata (Paraguay-Paraná-System) und der Orinoco. Die hervorstechendsten Eigenschaften dieser Flüsse sind die im Jahreslauf starken Schwankungen der Wasserführung (vgl. 2.3). Während unserer Untersuchungen in Südamerika im Jahre 1970 konnten wir vor allem am Stromsystem des Paraguay-Paraná (G 2, 3 und 4) sowie am Rio das Mortes mit den Quellflüssen des Xingú (G 1) und an kleineren Flüssen im Kü-

stenbereich von Santa Catarina beobachten. Abb. 7 gibt einen schematischen Überblick über die wesentlichsten Biotopkomponenten und die Wasserspiegelschwankungen am Iguaçu oberhalb der Fälle. Für die Situation in der amazonischen Várzea vgl. FITTKAU (1967). Typisch ist im randtropischen Bereich die steile Ausbildung des Ufers, die durch die Wasserspiegelschwankungen bedingt ist (Barranca-Ufer). Eine kontinuierliche, tiefenabhängige Einnischung der Enten ist dadurch zumindest sehr erschwert wenn nicht unmöglich (vgl. REICHHOLF 1973 b). Weiterhin kennzeichnend ist die außerordentliche Nährstoffarmut (SIOLI 1968), die — von den Várzea-Seen (FITTKAU 1970) abgesehen — nur eine sehr geringe organische Produktivität ermöglicht.

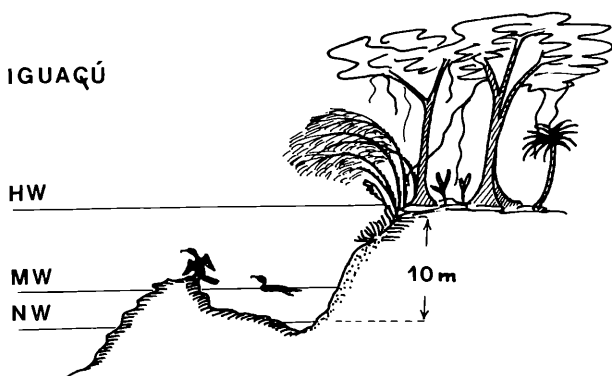


Abb. 7

Biotopstruktur und Wasserspiegelschwankungen eines außeramazonischen Urwaldflusses (Iguaçu oberhalb der Fälle). *Habitat structure and changes in water levels of the Iguazú above the falls.* HW = Hochwasser/high; MW = Mittelwasser/normal; NW = Niedrigwasser/low water levels.

3.2.2 Lagunen und Überschwemmungssavannen

Dieser Typ von Feuchtländern ist in Südamerika sehr verbreitet und ohne Zweifel der wichtigste Lebensraum von Wasservögeln in der tropischen und subtropischen Zone (Abb. 8, 9 und 10). Verschiedene Untertypen lassen sich unterscheiden: Die Küstenlagunen (Abb. 10) sind durch verhältnismäßig geringe Wasserspiegelschwankungen, leicht brackisches Wasser und hohe biologische Produktivität gekennzeichnet. Zur Charakterisierung des Untersuchungsgebietes an der Lagoa dos Patos in Rio Grande do Sul, Brasilien, vgl. 3.1. Aus ökologischer Sicht sind die einfache Uferstruktur mit einer von Binsen gebildeten Röhrlichtzone, versumpfte Ufergebiete (*Sphagnum*-Moore) mit kleineren Tümpeln und ausgedehnten Reisfeldern von Bedeutung für Wasservögel. Während unserer Unter-

suchung war das Wasser der Lagoa dos Patos ausgesprochen trübe mit Sichttiefen von nur wenigen Zentimetern. Derartige Bedingungen erschweren die Jagdmöglichkeiten für Sichtjäger im Freiwasser (Kormorane, Taucher) beträchtlich und dürften nicht ohne Einfluß auf die Zusammensetzung des Artenspektrums bleiben.

Von der Lagunenstruktur her zwar grundsätzlich vergleichbar, aber aufgrund der sehr starken Wasserspiegelschwankungen doch deutlich unterschieden sind die Überschwemmungslagunen im Pantanal und im Chaco. Unterschiede um bis zu zwei Meter bedeuten in diesen Gebieten (Abb. 8) kurzzeitige Vervielfachungen der Wasser-

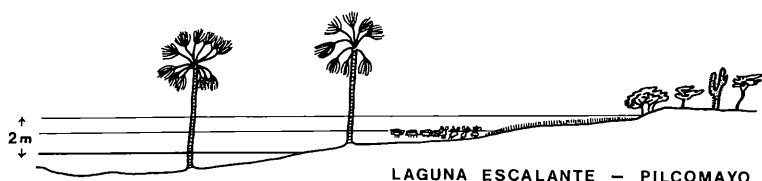


Abb. 8

Biotopstruktur der Pilcomayo-Lagune bei Escalante, Gran Chaco. *Habitat structure of the Pilcomayo-lagoon near Escalante, Chaco.*

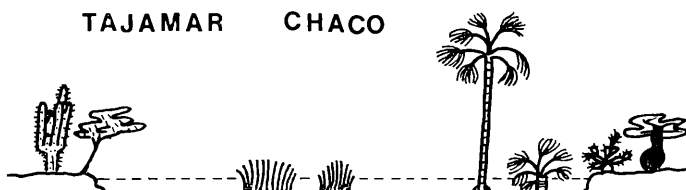


Abb. 9

Saisonell überschwemmte Niederungen im zentralen Chaco Boreal. *Seasonally inundated lowlands in the central regions of the Chaco Boreal, Paraguay.*

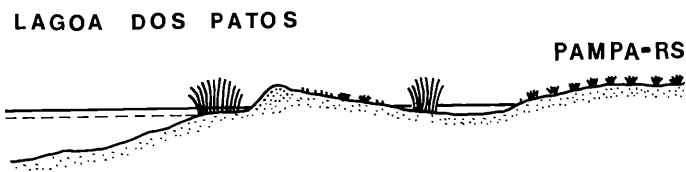


Abb. 10

Geringe Wasserspiegelschwankungen an der südbrasilianischen Küstenlagune (Lagoa dos Patos). *Small changes in water levels in the case of the South Brazilian coastal lagoons.*

fläche bzw. ihr Zusammenschrumpfen auf kleine Reste. Die flachschalig strukturierten Becken zeigen daher eine starke Zonierung der Ufer vom extremsten Flachwasser bis zu mehreren Metern Wassertiefe. Die Produktivität dieser Lagunen ist sicher verhältnismäßig hoch und dürfte — mit zeitlicher Verschiebung (REICHHOLF 1973 b) — der Dynamik des Wasserstandes folgen. Myriaden von Mücken und Eintagsfliegen, riesige Schnecken (Ampullarien) und großer Fischreichtum sind sichtbarer Ausdruck dieser saisonellen Produktivität, die jedoch rasch abnimmt, wenn die Lagunen in reine Überschwemmungssavannen übergehen (Abb. 9), da in diesen das eingeströmte Süßwasser so rasch verdunstet, daß eine Bodenversalzung eintritt (KRIEG 1948).

Die flußgespeisten Lagunen, wie z. B. die Laguna Escalante der Esteros Patiños-Sümpfe am Pilcomayo (Abb. 8), sind noch verhältnismäßig stabil und führen das ganze Jahr über Wasser. Die Überschwemmungslagunen im Pantanal und im zentralen Chaco Boreal sind dagegen ausgesprochen ephemere Wasseransammlungen und höchst instabil. In der mehr oder weniger ausgedehnten Trockenperiode, deren Lage und Dauer von Jahr zu Jahr großen Schwankungen unterworfen ist, kennzeichnen nur die Bestände der *Copernicia*-Palmen („Palmare“) und einzelne Binsenhörste jene verschlungenen Senken, in denen in der Überschwemmungszeit das Wasser stehenbleibt. Eine nur wenige Zentimeter hohe Uferkante markiert den abrupten Übergang zur Trockensavanne mit Kandelaber-Kakteen, Flaschenbäumen und anderen Trockenheitsanzeigern.

Die eigentlichen Sümpfe schließlich können ebenfalls wichtige Biotope für Wasservögel abgeben, wenn sie genügend Wasser führen („Rieselsümpfe“ — Curiches) und keiner zu starken Versalzung ausgesetzt sind. Aber auch sie fallen häufig eine gewisse Zeit im Jahr trocken.

3.2.3 Seen

Echte Seen tektonischen oder glazialen Ursprungs fehlen im tropischen und subtropischen Bereich von Südamerika praktisch völlig, wenn man von kaum nennenswerten Seen in größeren Dolinen absieht. Erst im außertropischen Bereich kommen echte Seen vor, die z. T. von außerordentlicher Bedeutung für Wasservögel sind (Titicaca-See, Nahuel Huapi u. a.). Wir konnten an derartigen Seen keine Beobachtungen anstellen.

3.3 Verteilung und Häufigkeit der Wasservögel — Ergebnisse der Feldstudien

Die Zählergebnisse zur Verteilung und Häufigkeit der Wasservögel in den verschiedenen Untersuchungsgebieten sind im Anhang 2 zusammengestellt. Eine Zusammenfassung nach den hauptsächlichen

Biotoptypen ergibt die bei der Diskussion der Analyse-Methoden (3.1) zur Beschreibung der Struktur der Wasservogelbiocoenosen geforderten Parameter. Sie sind in Tabelle 4 aufgeführt.

Tab. 4: Struktur der Wasservogel-Biocoenosen in den Untersuchungsgebieten

Structure of the water bird communities in the census areas

Biotoptyp / <i>Type of habitat</i>	Pantanal		Lagunen	
	Flüsse <i>rivers</i>	flood- plain	Chaco- riverine-	Küsten- coastal- lagoons
Artenreichtum <i>Species richness</i>	23	18	37	15
Häufigkeit (Indiv. / Zählung) <i>Abundance (indiv. / count)</i>	6	745	782	345
Diversität / <i>species diversity</i>	2,03	2,04	2,64	1,48
Äquität / <i>evenness</i>	0,72	0,80	0,85	0,55
Turnover (Strukturänderungen <i>Changes in structure / pro Jahr</i>)	1	2	3	2 (?)
Ökologische Positionen <i>(ecological positions of species)</i>				
K 1 herbivor	1	3	4	2
K 2 insectivor	3	3	7	3
K 3 piscivor (kl. Fische)	16	8	21	10
K 4 piscivor (mittl. Fische)	2	3	4	—
ohne Zuordnung / <i>without definition</i>	1	1	1	—

Dieser Tabelle lassen sich verschiedene Ergebnisse entnehmen, die für die weitere Diskussion von Bedeutung sind. Zunächst zeigt sich, daß der Artenreichtum in den subtropischen Chaco-Lagunen am größten ist und an der (zur Zeit der Untersuchung der „gemäßigten“ Zonen zuzurechnenden) Küstenlagune die geringsten Artenzahlen zu verzeichnen sind. Aber auch die tropischen Gebiete zeigen eine geringere Artenvielfalt, insbesondere wenn man berücksichtigt, daß in der Kategorie „Flüsse“ die geographische weit auseinanderliegenden Gebiete G 1, 4 und 5 zusammengefaßt sind. Auf einen einzelnen Flußbereich in Mato Grosso oder am mittleren Paraná bezogen ergäben sich nur 5 bis 7 gleichzeitig anwesende Wasservogelarten. FITTKAU (briefl.) gibt ca. 10 Arten für den Rio Negro unweit der Mündung in den Amazonas an. Der im Freiland festgestellte Verlauf des Artenreichtums stimmt also mit dem in Abb. 4 dargestellten, allgemeinen Trend gut überein.

Im Prinzip die gleiche Feststellung läßt sich auch für die Vorausagen zur Häufigkeit der Wasservögel den Daten entnehmen. Die tropischen Flußgebiete zeigen eine extrem geringe Wasservogel-

dichte. Es kommen an diesem Biotoptyp nicht nur verhältnismäßig wenige Arten, sondern auch nur sehr wenige Individuen vor. Die Konzentrationspunkte der Wasservögel sind die flußnahen Altwässer, Überschwemmungsgebiete und insbesondere die Lagunen, die eine hundertfache Individuendichte im Vergleich zu den eigentlichen Flußläufen aufweisen. Auch die Küstenlagune ist ziemlich gut mit Wasservögeln besetzt, doch reicht hier das geringe Material nicht aus, um aussagekräftige Vergleiche mit den Flußlagunen anstellen zu können. Es ist bei diesen Konzentrationen an den Lagunen jedoch zu beachten, daß ein Großteil der anwesenden Vögel dort nicht brütet, sondern daß diese flachen Gewässer vielmehr auf Grund der periodischen Ansammlung leicht erreichbarer Nahrung über einen mehr oder weniger begrenzten Zeitraum als Nahrungsgebiete genutzt werden. Sie entsprechen damit funktionell den Überwinterungsgebieten und sind es z. T. auch für die verschiedenen Entenarten aus Patagonien (KRIEG 1948).

Interessant sind auch die Werte für die *Diversität* in den einzelnen Gebieten. Die Küstenlagune fällt im Vergleich zu den Chaco-Lagunen stark zurück und erreicht nur Werte, wie sie beispielsweise für die Gewässer in Mitteleuropa ermittelt werden konnten (BEZZEL & REICHHOLF 1974). Dagegen liegen die Werte für die Flüsse, das Pantanal und die Chaco-Lagunen trotz der im Vergleich zu den mitteleuropäischen Gewässern nicht sehr hohen Artenzahlen ausgesprochen hoch. Der Grund hierfür ist eine erheblich gleichmäßigere Verteilung der Häufigkeiten (*Äquität*) der einzelnen Arten (*Evenness*), die ebenfalls die Verhältnisse an der Küstenlagune beträchtlich übertrifft. Die stärkere Aufteilung des Nahrungsspektrums unter die Typen von Wasservögeln ist daraus ersichtlich. Die Küstenlagune ähnelt hierin auch wieder mehr den mitteleuropäischen Gewässern.

Schließlich muß als weiterer Unterschied die Anzahl der jährlichen Veränderungen der Zusammensetzung der Wasservogel-Fauna in Betracht gezogen werden, da insbesondere in den Phasen der Umstrukturierung in den einzelnen Gebieten die Artenzahlen durch Überlagerung der verschiedenen saisonellen Aspekte beträchtlich steigen können. Dies ist mit Sicherheit in den Chaco-Lagunen der Fall gewesen, wo Zuzügler in der Zeit des einsetzenden Südwinters das Artenspektrum bereicherten (Enten!). Diese zusätzliche Differenzierung in jahreszeitlicher Hinsicht erschwert natürlich die Beurteilung der Strukturelemente und muß besonders bei den Diversitätsberechnungen berücksichtigt werden. Denn die Zusammenfassung dreier an sich eigenständiger saisoneller Aspekte zu einem „Jahresdiversitätswert“ kann möglicherweise einen — von der tatsächlichen Struktur gleichzeitig die Biocoenose aufbauender Artendiversität — völlig abweichenden Wert ergeben, der mit Gebieten mit weniger ausgeprägter Saisonalität nicht mehr zu vergleichen ist.

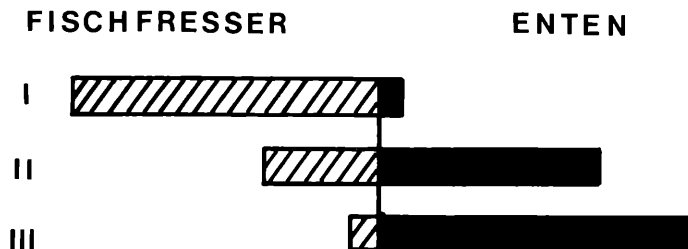


Abb. 11

Quantitative Abnahme der Fischfresser und Zunahme der Entenvögel mit zunehmender Entfernung von den tropischen Biotopverhältnissen (I) zu den gemäßigten Breiten (III). *Quantitative changes in the consumer community of aquatic habitats from tropical (I) to temperate (III) conditions in the relation between fish-consuming species („Fischfresser“) and the duck-like type („Enten“).* Fischfresser + Enten = 100 % in I, II und III.

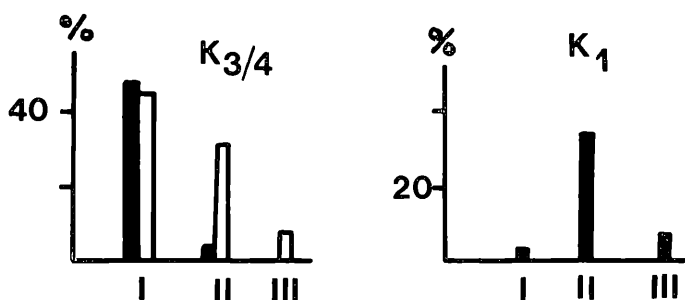


Abb. 12

Verschiebung der Anteile der Konsumenten 4. (schwarze Säulen K 4) und 3. Ordnung (weiße Säulen K 3) sowie der Primärkonsumenten (K 1) mit Entfernung von der Tropenzone (I) in Richtung gemäßigte Zonen (III). Die höchsten Positionen K 4 nehmen am raschesten ab und verschwinden in den gemäßigten Gewässer-Biocoenosen völlig, während die Enten (K 1) im Untersuchungszeitraum während des Südwinters im Bereich der Subtropen (II) die höchsten Häufigkeitsanteile erreichen. *Changing portions of the higher levelled consumers of 4th order (black bars K 4) and 3rd order (empty bars K 3) in comparison with the primary consumers (K 1) among the aquatic bird species and their abundance for the tropical (I), subtropical (II) and temperate (III) habitat conditions. The highest level decreases most rapidly and disappears completely in the temperate communities of water birds, but the ducks feeding on the 1st trophic level reach their greatest abundance (during the period of the southern winter) on the seasonally productive subtropical waters.*

Der Tab. 4 ist weiterhin die Verteilung der Arten über die trophischen Ebenen zu entnehmen. In Übereinstimmung mit den Angaben im Abschnitt 2 überwiegen die fischfressenden Ernährungstypen bei weitem. Am Gesamtspektrum nehmen sie 60—80 % ein. Die Untersuchungsgebiete liegen jedoch geographisch zu nahe beieinander, um die in Abb. 4 dargestellten Trends klar genug ausdrücken zu können. Die quantitativen Verschiebungen in der Häufigkeit der Fischfresser lassen sich dagegen gut darstellen (Abb. 11). In umgekehrtem Verhältnis dazu steht die relative (und mengenmäßig auch absolute) Zunahme der die Schlammfauna und Wasserpflanzen verzehrenden Enten (Abb. 11), wenn man die Biotope grob in tropische (I), subtropische (II) und gemäßigte (III) einteilt. Abb. 12 differenziert diesen Trend noch etwas weiter. Die großen Fischfresser (Konsumenten 4. Ordnung, K 4) nehmen mit zunehmender geographischer Breite erheblich rascher ab als die kleineren (K 3). Für die pflanzenfressenden Konsumenten (K 1 = Enten) dagegen zeigt sich genau das in Abb. 2 dargestellte Eindringen der Überwinterer in den subtropischen Bereich.

Die Feldstudien belegen damit sehr genau die qualitativen Beziehungen der tiergeographischen Struktur (2.) der neotropischen Wasservogelfauna und ermöglichen darüberhinaus die Darstellung der quantitativen Zusammenhänge. So sind an den tropischen Flüssen

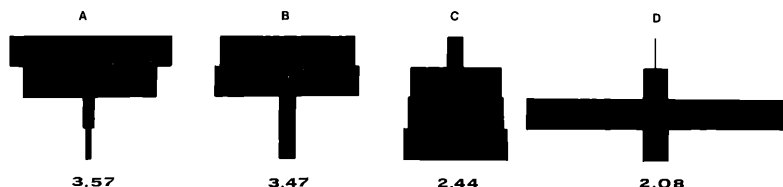


Abb. 13

Vergleichend-trophische Struktur der Wasservogelgemeinschaften tropischer Flüsse (A), tropischer Lagunen (B), subtropischer (C) und küstennaher (D) Lagunen der gemäßigten Zone. Die Anteile der Trophie-Ebenen K 1 bis 4 ergänzen sich zu 100 % = Gesamtzahl der Wasservögel (vgl. Anhang 2). SP = gewichteter Schwerpunkt der Wasservogelverteilung über die Trophie-Ebenen. Die Umstrukturierung der Gewässer-Biocoenosen von den Tropen zu den gemäßigten Gebieten ist deutlich erkennbar. *Comparisons of the trophic structure of the water bird communities on tropical rivers (A), tropical lagoons (B), subtropical (C) and coastal-temperate (D) lagoons. The portions of the single trophic levels (K 1—4) complete to 100 per cent = total number of water birds (Anhang 2). SP = weighted centre of bird distribution across the trophic levels. The changing patterns indicate the changing structure of the water bird communities from the tropics to the temperate regions.*

nicht nur weniger Enten- als Reiherarten nachweisbar, sondern die Reiher sind auch ungleich häufiger als die Enten. An den Gewässern der gemäßigten Zone sind diese Verhältnisse mengenmäßig genau umgekehrt und die Trends lassen sich über das subtropische Übergangsgebiet bereits quantitativ eindeutig verfolgen, obwohl die Sukzession der bloßen Artenzahlen noch nicht ausreicht, um die Tendenz zu verdeutlichen. Abb. 13 faßt die Ergebnisse zur trophischen Strukturierung der Wasservogel-Biocoenosen vergleichend zusammen. Die „Umschichtung“ zeichnet sich deutlich ab. Die quantitative Zusammensetzung der Wasservogelfauna verschiebt sich immer mehr in Richtung auf die unteren Trophie-Ebenen, je weiter die Gebiete von den Tropen entfernt sind und in die gemäßigten Breiten zu liegen kommen. Es wäre zu erwarten — und die Verbreitungsgeographie scheint dies auch zu bestätigen — daß an sub-polaren und polaren Gewässern die Fischfresser an den Binnengewässern praktisch völlig ausfallen und daß auch der Anteil der reinen Primärkonsumenten (Herbivoren) weiter zunimmt. Das Auftreten des Anpassungstyps „Gänse“ und ihre Bedeutung in der Lebensgemeinschaft der Tundra deutet diese Tendenz an (REMMERT mündl.).

3.4 Ökologische Position und Differenzierungsgrad der Wasservögel

Aus Abb. 4 und 13 sowie aus Tab. 4 ergibt sich, daß die jeweiligen ökologischen Positionen der Wasservögel in irgendeinem Zusammenhang mit dem Ausmaß der adaptiven Differenzierung der einzelnen Anpassungstypen stehen muß. Denn je größer der Anteil an der betreffenden Trophie-Ebene, um so reicher differenziert scheint das Artenspektrum zu sein. Die Feldstudien zeigen, daß der hohe Anteil der Fischfresser in den tropischen Lebensräumen auch mit großem Artenreichtum einhergeht (Abb. 4 und Tab. 4) und eine analoge Tendenz zeichnet sich in bezug auf die Enten für die gemäßigte und subpolare Zone ab. Das im Hinblick auf die Entenhäufigkeit geringe Material aus den südamerikanischen Untersuchungsgebieten kann zur Erläuterung dieses Trends durchaus mit den vergleichbaren Werten für europäische oder nordamerikanische Verhältnisse abgesichert werden. Das Verhältnis von 8 Arten der tropischen Zone zu 18 in der gemäßigten im Falle der südamerikanischen Gewässer (Abb. 14) würde dann noch erheblich extremer ausfallen, da z. B. alleine im gemäßigten Europa 20, in Nordamerika aber 25 Arten vorkommen. Doch sind die 18 Arten der verhältnismäßig kleinen Fläche der gemäßigten Breiten im ostandinen Südamerika an sich eindrucksvoll genug, um die Zunahme der Differenzierung dieses Anpassungstyps zu verdeutlichen, der zudem eine systematisch recht geschlossene Familie (Anatidae) repräsentiert.

Nahrungsnetz einer neotropischen Flußlagune
(vereinfachtes Schema)

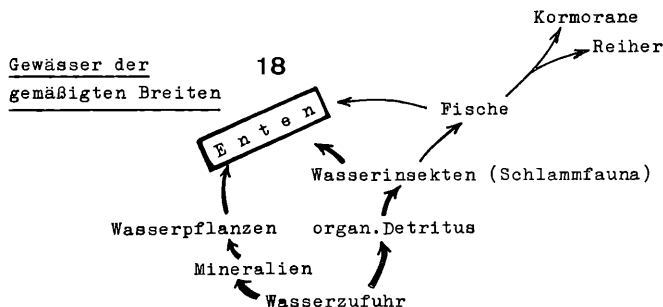
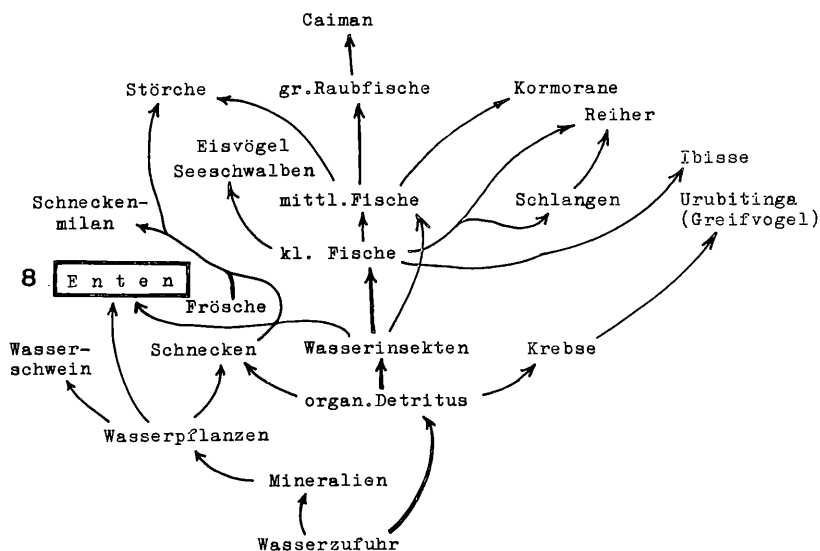


Abb. 14

Vergleich der Hauptkomponenten und ihrer Positionen in den Nahrungsnetzen der Gewässer tropischer und gemäßigter Zonen. Die 8 Entenarten im tropischen System nehmen nur eine unbedeutende Randposition ein, während die 18 Arten der Gewässer der gemäßigten Breiten von Südamerika wichtige Schlüsselpositionen besetzt halten. *Comparison of the most important components and positions in the food-webs of tropical and temperate waters. The 8 species of ducks in the tropical system are placed on quite marginal positions, whereas the 18 species of the temperate system of South America may occupy the important key positions.*

Während die Entenvögel in den tropischen Gewässer-Lebensräumen nur eine mengenmäßig unbedeutende Randposition einnehmen, werden sie in den Biocoenosen der gemäßigten Breiten und insbesondere in der arktischen Tundra zum dominierenden Element (vgl. Abb. 14). Der Differenzierungsgrad der Entenvögel im tropischen Bereich ist ziemlich grob und läßt die feine Einpassung nahverwandter Typen nahezu völlig vermissen. Die Differenzierungen in nahrungsökologische Typen liegen im Bereich des Gattungsniveaus, da von den 8 Arten nur die drei Baumenten der Gattung *Dendrocygna* zumindest bei oberflächlicher Betrachtung recht ähnlich sind. Die übrigen 5 Arten verteilen sich mit je einem Vertreter auf die sehr verschiedenen Gattungen *Neochen*, *Sarkidiornis*, *Cairina*, *Amazonetta* und *Oxyura*. Doch auch die drei *Dendrocygna*-Arten leben nicht gleichmäßig im gesamten tropischen Bereich der ostandinen Flußsysteme. Abb. 15 zeigt das nach ORLOG (1968) ermittelte Überschneidungsgebiet. Alle drei Arten kommen danach nur in einem kleineren

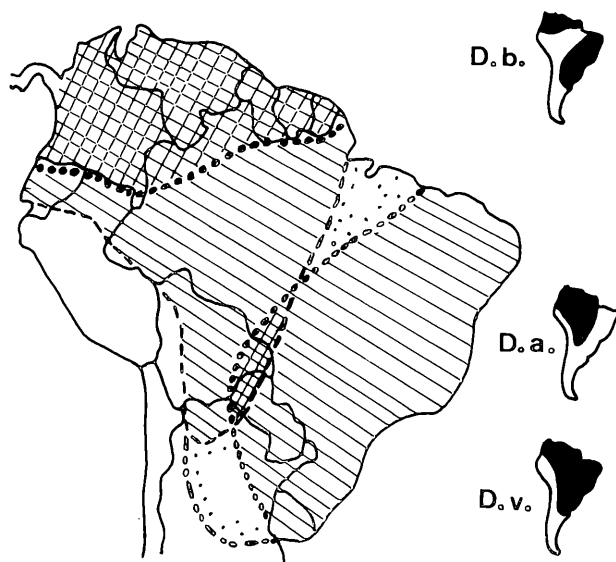


Abb. 15

Teilweise Arealtrennung bei den 3 Arten der Gattung *Dendrocygna* in Südamerika (nach Angaben von ORLOG 1968). Die drei Arten überschneiden sich nur in einigen Bereichen vollständig. — Partial range separation in the 3 species of tree-ducks *Dendrocygna* in South America. The 3 species show a large scale overlap only in some restricted portions of the total range. D. b. = *Dendrocygna bicolor*; D. a. = *Dendrocygna autumnalis*; D. v. = *Dendrocygna viduata*.

Teil der amazonischen Flußsysteme und im nördlichen Südamerika zusammen vor. Auf das sehr seltene Vorkommen der Witwenente *Dendrocygna viduata* in Surinam weist HAVERSCHMIDT (1968) hin, obwohl diese Art nach der groben Kartierung in diesem Bereich gleichermaßen wie die beiden anderen vorkommen sollte. Aber auch *Dendrocygna bicolor* ist recht selten und nur die Herbstente *D. autumnalis* kommt lokal in größeren Mengen vor (HAVERSCHMIDT l. c.). MITCHELL (1957) führt für Südost-Brasilien nur die Witwenente an und macht keine Hinweise auf die anderen Arten. Trotz der großen Überschneidungen in Abb. 15 ist daher anzunehmen, daß die drei congenerischen Baumentenarten durchaus nicht überall sympatrisch leben, wo sie der Karte zufolge vorkommen. Ökologisch scheinen sie zusätzlich erstaunlich gut getrennt zu sein (RYLANDER & BOLEN 1974).

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die ökologischen Positionen der Anatiden im tropischen Bereich stark und überwiegend auf dem Gattungsniveau differenziert sind. Sie entsprechen hierin recht genau den bei der Gruppe der Reiher (*Ardeidae*) festzustellenden Verhältnissen. Die möglichen Ursachen werden im Abschnitt 4 diskutiert.

3.5 Generische Artendichte

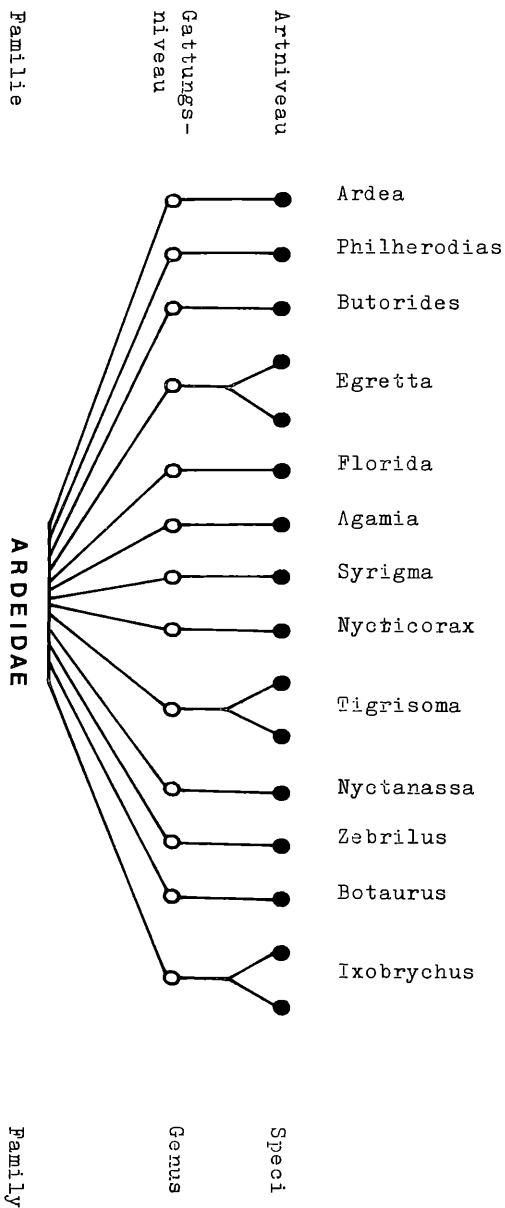
ILLIES (1969) wies bereits auf das auffallende Phänomen der geringen Differenzierung einiger südamerikanischer Gattungen von Süßwasserinsekten hin. Die Zahl der Arten pro Gattung ist bei Steinfliegen erheblich geringer als vergleichsweise in Europa. Als Ursache wird die geringe Möglichkeit zur Ausbildung von Endemismen in räumlich gut abgegrenzten Flußsystemen diskutiert. Die großen und zusammenhängenden Flußgebiete des ostandinen Südamerikas boten während der Eiszeit ein erheblich geringeres Maß an Isolationsmöglichkeiten. Doch diese Erklärung scheint deshalb nicht vollauf zu befriedigen, weil das im Prinzip gleiche Phänomen auch bei den ganz anders gearteten Wasservögeln zu beobachten ist, die mit den Steinfliegen (*Plecoptera*) außer den allgemeinen Typ des Lebensraumes „Binnengewässer“ nichts gemein haben (vgl. dazu auch FITTKAU 1973).

Unter dem Begriff der „Generischen Artendichte“ wird hier nun einfach die mittlere Anzahl der Arten in den Gattungen der einzelnen zur Diskussion stehenden Familien verstanden. Die Kennzeichnung mit dem Ausdruck „Dichte“ soll dabei das Ausmaß der Konzentration systematisch sehr nahestehender (congenerischer) Arten in einem (ökologischen) Anpassungstypus (i. d. R. die Gattung!) angeben. Diese „Artendichte“ kann als grobes Maß für die Dichte der Packung unmittelbar konkurrierender Arten in einem Ausschnitt aus einem Gradienten von Umweltressourcen angesehen werden. Je geringer die generische Artendichte, um so schwächer die direkte öko-

logische Konkurrenz (Interferenz) und um so besser die Nischentrennung, und umgekehrt.

Bei den Feldstudien zeigte sich nun, daß nicht nur der allgemeine geographische Trend eine Verringerung der Artenzahlen pro Gattung von den hohen zu den niederen geographischen Breiten anzeigt (vgl. 2. 2. 2), sondern daß auch in den konkreten Biocoenosen nur in wenigen Fällen zwei oder mehrere Arten der gleichen Gattung nebeneinander anzutreffen sind. Die einzige nennenswerte Ausnahme bildete das Untersuchungsgebiet der Esteros Patifios-Sümpfe am Pilcomayo. Dort beobachteten wir an 5 Kontrollen jeweils einen gemischten Schwarm von Gelben Baumenten *Dendrocygna bicolor* und Herbstenten *Dendrocygna autumnalis* mit annähernd gleicher Häufigkeit der beiden Arten sowie dreimal einen Flug Gelber Baumenten mit einzelnen Witwenenten *Dendrocygna viduata* darunter. Sonst fanden wir nur „Seiden“- und Silberreiher als Vertreter einer Gattung (*Egretta*) regelmäßig zusammen an den gleichen Gewässern, doch allein die frühere Zuordnung zu zwei Gattungen (*Casmerodius albus* und *Leucophoyx thula*) unterstreicht bereits die starke morphologische Divergenz dieser beiden Arten, die sich auch ökologisch kaum überschneiden. Keine weiteren Fälle des Vorkommens congenerischer Arten im gleichen Biotop konnten wir auf den 64 Einzelkontrollen im tropischen und subtropischen Südamerika registrieren. Gattung und „ökologische Art“ sind daher in diesem Bereich praktisch identisch.

Ganz anders sind dagegen die Verhältnisse in den gemäßigten und sub-antarktischen Breiten, wo in gleicher Weise wie in Eurasien und Nordamerika mehrere Arten der gleichen Gattung durchaus zusammen angetroffen werden können. Mangels vergleichbarer Untersuchungen im südlichen Teil von Südamerika sei hier nur darauf verwiesen, daß auf mitteleuropäischen Gewässern durchaus normalerweise 2—3 *Podiceps*-Arten, 2 *Ardea*-, bis zu 7 *Anas*-, 2—3 *Aythya*- und zudem ein reichhaltiges Artenspektrum an (hier nicht weiter behandelten) Limikolenarten gleichzeitig beobachtbar ist, deren nahrungsökologische Einnischung ungleich feiner ist als bei den Schwimmvögeln im tropischen Südamerika. Die feine Aufteilung des Nahrungs- bzw. Wassertiefenspektrums mitteleuropäischer Entenvögel (REICHHOLF 1973 b) entspricht der scharfen Einnischung des Reihertypus in Südamerika (vgl. Abb. 1). Stellt man Enten und Reiher für Südamerika vergleichend nebeneinander (Abb. 16 und 17), so werden Ausmaß und Unterschiede der Differenzierung auf dem Gattungs- und Artniveau deutlich. Bei gleicher Differenzierung im Bereich der Gattung mit 13 bzw. 14 Kategorien erfolgt bei den Reihern eine nur geringe weitere Aufspaltung auf dem Niveau der Art, während diese systematische Differenzierungsebene gerade bei den Enten besonders reich entwickelt ist. Die generische Artendichte zeigt daher eine Zunahme in Richtung gemäßigte und kalte Breiten beim



Anpassungstyp der Enten. Diese adaptive Radiation wird in Abschnitt 4.2 zu erklären versucht. Sie ist sicher nicht allein durch Mangel an geographischen Isolationsmöglichkeiten im Bereich der Tropen und die diversifizierenden Einflüsse der Glazialperioden im Bereich der gemäßigten und höheren Breiten gegeben, wie dies ILLIES (1969) für die Insektenfauna der neotropischen Bergbäche annimmt, obwohl die Isolationsmöglichkeiten zweifellos die Grundlage für die Differenzierung ursprünglich einheitlicher Typen darstellen. Die Unterschiede in der Reichhaltigkeit an Arten und Anpassungstypen bei Reiher und Enten weisen eindeutig darauf hin, daß die historische Komponente allein nicht ausreicht, um die Entstehung und das Überleben der heute vorzufindenden Formenvielfalt zu erklären. Die ökologische Komponente, die Möglichkeit, sich in die Biocoenosen einfügen und vielleicht sogar eine adaptive Radiation durchführen zu können, dürfte eine ebenbürtige Rolle im Zustandekommen der Vielfalt spielen.

Aus diesen Überlegungen und Befunden läßt sich — zunächst noch als Hypothese — ableiten, daß die generische Artendichte ein Maß für die Stabilisierung der Anpassungstypen in ökologischer und systematischer Hinsicht darstellt. Sie drückt den langfristig im Laufe der Evolution erreichten Grad der ökologischen Verträglichkeit (Kompatabilität) aus, der durch divergente Selektion erreicht worden ist und die Arten dem Koexistenz- bzw. Konkurrenzprinzip von GAUSE (nach McNAUGHTON & WOLF 1973) entzogen hat.

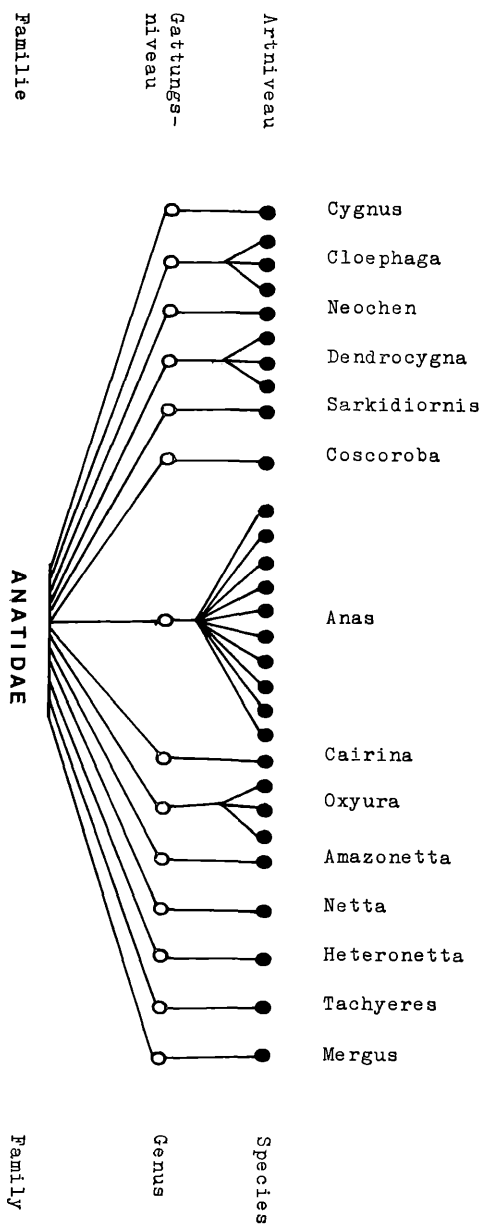
4. Diskussion

4.1 Der Trend bei Reiher (Ardeidae)

Die zoogeographischen und ökologischen Ergebnisse zeigen klar die Zunahme an Arten und Individuen in Richtung Tropen bei den fischfressenden Wasservogeltypen. Die Reiher können daher, als relativ gut geschlossene systematische Gruppe, zur näheren Untersuchung dieses Trends herausgenommen werden. Auch RECHER (1971) wählte die Reiher für seine Überlegungen zu den geographischen Trends der Arten-Diversität bei Wasservögeln. Die Ergebnisse aus dem südamerikanischen Raum stimmen voll mit denen von RECHER (l. c.) für

Abb. 16

Aufspaltung in Gattungen und Arten bei den südamerikanischen Vertretern der Familie der Reiher (*Ardeidae*). Das Ausmaß der Differenzierung auf dem Artenniveau ist nahezu identisch mit dem des Gattungsniveaus (= geringe generische Artendichte). *Differentiation in genera and species in South American herons. The amount of splitting is nearly the same on the two systematic levels, and indicate a low generic species density.*



Nordamerika überein. Doch die allgemeine Schlußfolgerung, daß die Arten-Diversität von Wasservögeln von der Produktivität des Lebensraumes und der Vielfalt von Möglichkeiten der Nahrungswahl allein bestimmt wird, scheint — wie das Beispiel der Gruppe der Entenvögel und die Überlegungen von FITTKAU (1973) zeigen — von den Ergebnissen an Reiher nicht ausreichend gestützt zu sein. Doch bevor der Trend bei den Entenvögeln und seine Signifikanz für die allgemeinen Überlegungen zur Reichhaltigkeit von Lebensräumen näher diskutiert wird (4.2) zurück zum Anpassungstyp „Reiher“, der im Zusammenhang mit Problemen der Struktur von Biocoenosen eben nicht nur durch seine Zugehörigkeit zur „Gilde“ (ROUGHGARDEN 1973) bzw. zum Lebensformtyp der Fischfresser charakterisiert ist, sondern ebenso durch seine relative Position im trophischen System der Biocoenose. Erst die Kombination von ökologischer Position und ökologischer Funktion ermöglicht eine sinnvolle Zuordnung, wobei zu den rein qualitativen Aspekten der Differenzierung in verschiedene Arten auch das quantitative Element des relativen Anteils am Energiefluß durch eine Trophie-Ebene berücksichtigt werden muß. Dies ist hier am Beispiel der Wasservögel in südamerikanischen Gewässer-Lebensräumen versucht worden (Abb. 13). Die Berechnung der gewichteten Schwerpunkte (SP) ergänzt recht deutlich, trotz des vergleichsweise geringen Materialumfanges, in quantitativer Hinsicht die qualitativen Ergebnisse mit einem markanten Abfall der Konzentration der Wasservögel von den hohen zu den niederen Trophie-Ebenen mit zunehmender geographischer Breite. Da diese Entwicklung auf Kosten der Fischfresser zugunsten der Schlammfauna und Pflanzenfresser verläuft, ist der Trend bei den Reiher hieraus offensichtlich erklärlich. Die Grundlage dieses Trends ist daher die Umstrukturierung der Biocoenose, ein Umstand, der bislang kaum Berücksichtigung gefunden hat (ELTON 1946, LEIN 1972). Die meisten Autoren versuchten das Problem auf dem zwischenartlichen Niveau zu lösen, was in den Fällen von Konkurrenz relativ nahe verwandter Arten auch durchaus erfolgreich war und die Besonderheiten der Populationsdynamik und der Artenmannigfaltigkeit erklären konnte (z. B. CODY 1974, 1973; HAIRSTON, SMITH & SLOBODKIN 1960; HOLMES &

Abb. 17

Aufspaltung in Gattungen und Arten bei den südamerikanischen Vertretern der Entenvögel (*Anatidae*). Das Ausmaß der Differenzierung zwischen den beiden systematischen Niveaus ist sehr unterschiedlich und zeigt eine hohe generische Artendichte. *Differentiation in genera and species in the neotropical Anatidae, with striking differences between the two systematic levels. Generic species density is high in this case of the ducks.*

PITELKA 1968; KARR 1972; MACARTHUR 1960, 1965 und 1972; MACARTHUR & MACARTHUR 1961; MACARTHUR & LEVINS 1967 und MOREAU 1948 sowie LACK 1954 und WATSON 1970 für den nahrungsökologischen Hintergrund). Auch die zahlreichen Ansätze zur Korrelation der Artendiversität mit der Biotopdiversität sind hier zu nennen (z. B. MACARTHUR, RECHER & CODY 1966; RECHER 1969 und VUILLEUMIER 1969). Es würde zu weit führen, die geographische Seite (mit ihrer historischen Komponente) des allgemein erhöhten Reichtums an Tierarten in den Tropen eingehender zu erörtern, da dies MACARTHUR (1972) und HAFFER (1974) neuerdings ohnehin in trefflicher Weise getan haben. Die allgemeine Übereinstimmung ist so überzeugend, daß das Beispiel der Reiher sich nahtlos in die Theorien einfügt: Reichtum und Vielfalt an potentiell für die Reiher verwertbarer Nahrung ermöglichen enge ökologische Einnisungen und damit die Koexistenz eines reichen Spektrums von Reiherarten, da die verhältnismäßig geringe Beeinflussung tropisch-aquatischer Lebensräume durch Instabilitäten und langfristige Schwankungen des abiotischen Milieus ein hohes Maß an Persistenz der Lebensgemeinschaften zu garantieren scheint. Die Differenzierungen auf dem Gattungsniveau und die weitgehende Identität von Gattung und Anpassungstyp scheinen diese Theorie zusätzlich zu stützen. Und dennoch fehlt zur „Erklärung“ der Mannigfaltigkeit in der Gruppe der Reiher und des geographischen Trends, dem diese Gruppe unterliegt, bisher ein Element, das vielleicht aufgrund der hohen trophischen Position dieser Gruppe nur von relativ untergeordneter Bedeutung ist, nämlich die zwischenartliche Konkurrenz. Wie wirksam diese Konkurrenz innerhalb der Gruppe sein kann, hat RECHER (1971) für die nordamerikanischen Reiher dargelegt. Dort kommt bezeichnenderweise an der nördlichen Verbreitungsgrenze nicht die zweitgrößte Art gemeinsam mit der größten (*Ardea herodias*), sondern vielmehr der kleinsten (*Butorides virescens*) noch gemeinsam vor. Nicht die physiologische Anpassungsfähigkeit an die kühlen oder kalten Umweltbedingungen allein, sondern insbesondere die zwischenartliche Konkurrenz bestimmen dort an der Verbreitungsgrenze die Koexistenzmöglichkeiten. Die größte und die kleinste Art sind nahrungsökologisch praktisch vollständig getrennt, während die dazwischenliegenden Arten weiter südlich eine mehr oder minder große Nischenüberschneidung zeigen. Dieses Ausschlußprinzip sollte durchaus auch auf anderen Niveaus als den zwischenartlichen innerhalb einer Familie erwartet werden können, doch sind die „higher levels of selection“ (LEWONTIN 1970) noch völlig unzureichend daraufhin untersucht. LEWONTIN schreibt hierzu (Übers. Verf.): „Wenn sich die Umweltverhältnisse plötzlich ändern sollten, werden einige Arten ausstehen, aber andere werden überleben. Das gleiche gilt für Lebensgemeinschaften, deren Stabilität der Zusammensetzung von den Interaktionen der zugehörigen Arten abhängt. In geologischen Zeiträumen gibt es selbst eine Selektion

zwischen den Stämmen (Phyla) Daraus folgt, daß strukturelle Änderungen der Biocoenosen aufgrund von Veränderungen der abiotischen Umweltverhältnisse und die damit verbundenen Verschiebungen im Beziehungsgefüge aller Arten der Lebensgemeinschaft zueinander als Faktoren für Entstehen und/oder Überleben der Mannigfaltigkeit einzelner Anpassungsgruppen grundsätzlich mit in Betracht gezogen werden müssen. Ein Hinweis auf derart wirksame Prozesse ist in bezug auf die Reiher den quantitativen Verhältnissen von großen und kleinen Fischfressern an tropischen Flüssen und an tropischen Lagunen zu entnehmen (Abb. 12 und 13). An den (von uns näher untersuchten) Flüssen verursacht die quantitativ wichtigste fischfressende Art, der brasilianische Kormoran *Phalacrocorax olivaceus*, die Konzentration der „Wasservögel“ in der 4. Trophie-Ebene. Offensichtlich wird davon auch die 3. Ebene (der Reiher) unter den hier vorherrschenden Bedingungen stark fluktuierender Wasserstände so effektiv genutzt, daß diese nur eine geringere Differenzierung und einen kleineren quantitativen Anteil erreichen (Abb. 13 A). Dagegen werden die Reiher überall da dominant, wo zu geringe Wassertiefen die großen Schwimmtaucher an einer effektiven Nutzung der Fische als Nahrungsquelle hindern. Dies ist beispielsweise in den Sumpfgebieten und in sehr flachen Lagunen der Fall.

Die Konkurrenz mit anderen fischfressenden Anpassungstypen, wie Störchen, Tauchern, Ottern und Krokodilen beispielsweise, wird sich daher ebenfalls irgendwie in den globalen Verbreitungs- und Differenzierungsmustern der Reiher (wie auch im Prinzip bei jeder anderen Anpassungsgruppe und ihren ökologischen Konkurrenten anderer systematischer Kategorien) auswirken müssen. Doch sind hierüber keine Daten verfügbar, obwohl sicherlich die Konvergenz und die ökologische Ersetzung nicht verwandter Formen bei unterschiedlichen taxonomischen Gruppen als Hinweis gewertet werden kann. Honigsauger (*Meliphagidae*) und Kolibris (*Trochilidae*) sind ein bekanntes Beispiel für die funktionell gleichartige Besetzung entsprechender ökologischer Positionen in verschiedenen geographischen Bereichen. Dieses Phänomen ist in den Lehrbüchern der Tiergeographie vielfach beschrieben und an zahlreichen Beispielen erläutert worden (z. B. de LATTIN 1967). Bei extrem getrennten geographischen Räumen ist es als Ergebnis eines vermutlich kontinuierlichen Prozesses der Umstrukturierung der Biocoenosen allerdings besonders auffallend, obgleich der Wechsel an sich gradueller Natur sein dürfte. Dies deutet sich wiederum in der Umstrukturierung der Wasservogelfauna an den verschiedenen Gewässertypen im subtropisch-tropischen Südamerika an (Abb. 11 und 13). In qualitativer Hinsicht geht der Prozeß auch aus den — allerdings nicht überzubewertenden — Schematas der Abb. 14 hervor. Die Verbreitungs- und Differenzierungsgeschichte der Anpassungstypen hat daher in jedem Fall auch eine ökologische Seite, die je nach den Verhältnissen in der

betreffenden Biocoenose mehr oder minder stark in Erscheinung treten kann. Dies wird deutlich bei der vergleichenden Analyse der Trends bei Reihern und Enten.

4.2 Der Trend bei den Enten (Anatidae)

Der aus den tiergeographischen Überlegungen in Abschnitt 2 abgeleitete Trend in der Gruppe der Entenvögel ließ sich in seiner antitropischen Tendenz durch die Feldstudien quantitativ vollauf bestätigen. In Umkehrung des Verlaufes bei den Reihern (Abb. 11) strukturiert sich die Teilkomponente der Enten zunehmend in Richtung gemäßigter und (sub)polarer Breiten zu größerer Reichhaltigkeit und ihr Anteil am Energiefluß gewinnt beträchtlich im Vergleich zu der geringen Bedeutung in den tropischen Biocoenosen. Die Enten besetzen zunehmend mehr nahrungsökologische Positionen, was sich in der Verschiebung der relativen Häufigkeiten der Wasservogel-Gemeinschaften (Abb. 13) ausdrückt.

Welche Ursachen kommen für die relativ geringe Bedeutung der Entenvögel in den tropischen Gewässer-Ökosystemen nun in Frage? Die möglichen Einflußgrößen lassen sich grundsätzlich in eine zeitlich-historische und in eine ökologisch-funktionelle Gruppe teilen. Die historische Komponente scheidet als kausale Erklärungsmöglichkeit aus, da die tropischen Gewässersysteme auch während des Pleistozäns existierten und die meisten der ökologischen Haupttypen von Anpassungsformen auch vorhanden sind. Bei der weltweiten Verbreitung und in Anbetracht der äußerst guten Ausbreitungsmöglichkeiten aufgrund der Flugfähigkeit der Enten, wären ausreichende Möglichkeiten zur (Neu)Besiedlung durch die auf dem Subkontinent vorhandenen oder aus Nordamerika stammenden Arten gewährleistet gewesen. Die Neueinwanderung des Kuhreiher *Bubulcus ibis* ohne menschliche Hilfe in den amazonischen Raum ist ein überzeugendes Beispiel dafür, daß selbst ein Austausch zwischen den afrikanischen und südamerikanischen Tropen über den Atlantik hinweg bei Wasservögeln möglich ist. Dabei ist der Kuhreiher gewiß kein besserer Flieger als verschiedene Entenarten. Historisch-geographische Isolation kann daher nicht die Ursache der Artenarmut in der Gruppe der Entenvögel im tropischen Südamerika sein (vgl. auch MOREAU 1972).

Die ökologisch-funktionelle Erklärungsmöglichkeit läßt sich in drei Faktorenkomplexe aufteilen, die in für die einzelnen Arten unterschiedlicher Wirkungsstärke eine kausale Erklärung ermöglichen. Es sind dies die Faktoren des Nahrungsangebotes, der zwischenartlichen Konkurrenz um dieses Nahrungsangebot und der Einfluß von Feinden, Krankheiten und Parasiten. Letztere scheiden von vornherein als generelle Möglichkeit aus, da alle wesentlicheren Entengattungen im subtropisch-tropischen Südamerika vertreten sind und bei der

geringen Artspezifität von Krankheiten und Parasiten der Enten das Fehlen einer reichen Artendifferenzierung nicht auf derart hemmende Faktoren zurückgeführt werden kann. Der Feinddruck dürfte aus grundsätzlich gleichen Überlegungen kaum eine entscheidende Rolle spielen, da er als dichte-abhängig wirkender Faktor eher die Häufigkeit der Arten, weniger aber ihr Vorhanden- oder Nichtvorhandensein beeinflussen könnte. Die spezielle Situation beim Dunkelsäger *Mergus octosetaceus* (PARTRIDGE 1956) zeigt dies auch deutlich: Der Feinddruck der großen Raubfische (Dourado — *Salminus* spec.) schränkt zwar das Vorkommen des Sägers ein, kann aber die Existenz nicht verhindern, da der Dunkelsäger mit seinen besonders gefährdeten Jungen auf die für die Dorados unzugänglichen Flußregionen oberhalb der Wasserfälle ausweicht. Die erwachsenen Enten dürften aber kaum wesentlich stärker durch Feinde gefährdet sein, als die Kormorane und Schlangenhalsvögel, die an den tropischen Flüssen eine so dominante Rolle spielen (Abb. 13 A). Die nesthockenden Jungen dieser Arten und der Reiher und Störche sind zwar auf ihren Baumnestern den wasserbewohnenden Feinden (Raubfische, Caimane) entzogen, dafür aber für Attacken aus der Luft durch große Greifvögel (Harpie *Harpia harpya* u. a.) und für extreme Witterungsverhältnisse (große Hitze, Wirbelstürme, Hagelschauer) anfälliger. Es ist jedoch auffallend, daß offenbar keine südamerikanische Greifvogelart im tropischen Bereich sich auf kleine Wasservögel spezialisiert hat, da die drei regelmäßig an Gewässern anzutreffenden Arten *Rothramus sociabilis* und *Buteogallus urubitinga* sowie *Busarellus nigricollis* vorwiegend oder ausschließlich von großen Schnecken (Ampullarien), Krebsen und Fischkadavern leben. Die an den Chacotalagunen regelmäßig jagenden Fischadler *Pandion haliaetus* suchten ebenfalls nur nach Fischen. Der „Rohrweihentyp“ scheint zu fehlen. Allerdings fallen sicher Entenpullis neben größeren Raubfischen auch verschiedenen Reihern und Störchen zum Opfer.

Zusammenfassend läßt sich daraus schließen, daß die für die Artenarmut verantwortlichen Faktoren nicht auf den höheren Ebenen der Feinde, Krankheiten und Parasiten, sondern innerhalb des Systemnahrungsökologischer Beziehungen zu suchen sind. Dies drückt sich auch in der vergleichenden Betrachtung der Struktur der Nahrungsketten deutlich aus (Abb. 14). Während die Fische in den tropischen Gewässerbiocoenosen, insbesondere in den perennierenden Gewässern, die wesentlichsten Positionen der primären, sekundären und tertiären Konsumentenebenen besetzt halten (FITTKAU 1973) und die Enten sehr „an den Rand gedrängt sind“, kehrt sich die relative Bedeutung beider Konsumententypen mit zunehmender geographischer Breite praktisch um (vgl. auch Abb. 13). Die zentralen Konsumentenpositionen werden in den polaren Gewässern überwiegend, in Gewässern der gemäßigten Breiten teilweise von den Enten eingenommen. Die Anatiden zeigen dementsprechend eine ausgeprägte Zunah-

me von Artenzahl und Häufigkeit mit antitropischer Tendenz, wie dies auch — vielleicht aus ähnlichen Gründen — für verschiedene Meeressäuger (DAVIES 1963) zutrifft. Das zunehmende Ausfallen der Fische als Konsumenten dürfte dagegen die Grundlage des Trends bei den Reihern sein, die ihre größte Formenmannigfaltigkeit und engste nahrungsökologische Einnischung in der durch besonderen Fisch(arten)reichtum gekennzeichneten Tropenzone erreichen (vgl. 4.1). Genau umgekehrt liegen aber die Verhältnisse bei den Entenvögeln, die durch die zunehmende Bedeutung der autotrophen Nahrungsketten im Bereich der gemäßigten und polaren Breiten auch noch eine Serie fakultativer oder obligatorischer Pflanzenfresser (z. B. die Gänse) zur Erweiterung des Artenspektrums hinzugewinnen, während die fischfressenden Wasservogeltypen dort auf die hochproduktiven und durch längere Nahrungsketten gekennzeichneten kalten Küstenzonen der polaren Meeresteile „ausweichen“

Als Ursache für die Verschlechterung der Lebensbedingungen der Fische in den Gewässern höherer Breiten muß man wohl die ausgeprägte Saisonalität der Produktionszyklen und die direkten und indirekten Auswirkungen der Vereisung (O_2 -Verknappung, Fäulnisprozesse) von kleinen Gewässern, wie z. B. der Tundratümpel, ansehen. Die Fische können sich als ortsgebundenere Organismen von den jahreszeitlich stark wechselnden Verhältnissen in abgeschlossenen Gewässern nicht und in den offenen Flußsystemen nur teilweise durch Wanderungen emanzipieren. Die Wasservögel dagegen sind mit ihren Befähigungen zu ausgeprägten Wanderungen in der Lage, ein saisonell günstiges Nahrungsangebot über kontinentale Distanzen aufzusuchen und zu nutzen.

Ein direkter Hinweis auf Konkurrenz zwischen Fischen und Enten ist KEAR (1972) zu entnehmen: Die Saumschnabelente *Malacorhynchus membranaceus* der Gebirgsbäche von Neuseeland wird durch die Konkurrenz mit den eingeführten Forellen gefährdet.

Hieraus folgt, daß die Artenarmut und Seltenheit der Enten in den tropischen Gewässer-Ökosystemen mit einiger Wahrscheinlichkeit auf die scharfe nahrungsökologische Konkurrenz mit den Fischen, die Häufigkeit und Reichhaltigkeit der Anatidenfauna der höheren Breiten aber auf die Fähigkeit zur Nutzung saisonell überreichen Nahrungsangebotes zurückzuführen sein dürfte. Jahreszeitliche und mengenmäßige Verfügbarkeit der Nahrung sind die bestimmenden Faktoren für die unterschiedliche relative und absolute Häufigkeit der Wasservögel und die Trends ihrer adaptiven Radiation. Diese ökologische Regulation der Diversität (CONNELL & ORIAS 1964) muß daher bei der Erörterung der Formenmannigfaltigkeit ökologisch nicht gleichwertiger geographischer Gebiete und ihrer Faunen berücksichtigt werden. Diese Einschränkung der unmittelbaren Vergleichbarkeit von Faunenlisten gilt insbesondere dann, wenn die zu verglei-

chenden „Faunen“ nicht identisch sind mit den im betreffenden geographischen Raum existenten Biocoenosen, sondern nur aus systematischen Teilkategorien, wie z. B. Vögeln, bestehen. Der systematische Begriff einer Fauna (MAYR 1965) muß sich daher einigermaßen gut in Deckung bringen lassen mit dem funktionellen Begriff der Biocoenose, wenn der historisch-tiergeographische Faunenvergleich (DE LATTIN 1967) zulässig sein soll. Wie das Beispiel der Enten zeigt, muß aber erheblich mehr als bisher bei verbreitungs-geographischen Überlegungen die ökologische Komponente in Betracht gezogen werden. Es reicht insbesondere nicht aus, eine mögliche Konkurrenz als Hindernis für eine erfolgreiche Etablierung einer Art auf dem Niveau der unmittelbar zugehörigen systematischen Kategorie (Gattung oder Familie) zu suchen. Einnischungsprozesse, die in diese Kategorie fallen, haben überwiegend modifizierenden Einfluß auf die intragenerische Artendichte und ihre Differenzierungsmöglichkeiten. Sie sind sozusagen die „Feineinstellung“ zur Nutzung (*exploitation*) freier Positionen im Netzwerk der Biocoenose. Das Rohgerüst dagegen, die „Grobeinstellung“ wird von der Konkurrenz mit den phylogenetisch älteren, fest etablierten systematischen Großkategorien (Ordnungen, Klassen oder sogar Stämmen) in großen Zügen festgelegt. Auf dieser Basis lassen sich dann auch so auffallende Unterschiede, wie die ungleiche Häufigkeitsverteilung von Insekten im Süß- und Meerwasser erklären. Der mit Arten und Anpassungsformen von hohem phylogenetischen Alter „gefüllte“ Lebensraum des Meeres war und ist kein Leerraum für adaptive Radiation von wasserbewohnenden Insekten, wie es umgekehrt das Süßwasser darstellte.

5. Zur Evolution von Wasservogelfaunen

UDVARDY (1972) hat die vier wesentlichsten Faktoren, die in der Zusammensetzung einer Avifauna wirksam geworden sind, auf der Ebene der Arten zusammengefaßt. Es sind dies (1) die Amplitude der ökologischen Anpassung, (2) die Vagilität, (3) die geographische Verfügbarkeit des Biotops und (4) die späteiszeitliche Verbreitungsdynamik. Diese aut- und populationsökologische Betrachtungsweise stellt aber nur die eine Seite des Prozesses der Bildung einer Fauna dar. Die andere ist die Biocoenose-Matrix (*community matrix*) mit ihren vorgegebenen Positionen und Besetzungsmöglichkeiten und ihre Veränderungsfähigkeit in Zusammenhang mit den historischen Prozessen (z. B. der eiszeitlichen Änderungen der abiotischen Gegebenheiten). Das heißt, daß in die Analyse der Faktoren nach UDVARDY (l. c.) auch die allgemeinen Aspekte der Struktur und Produktivität der betreffenden und zu vergleichenden Lebensgemeinschaften eingehen müssen. Nach CODY (1974) ermöglichen hohe Produktivität und großes Nahrungsangebot die Koexistenz von eng eingennischten Spezia-

listen, während geringe Produktivität bzw. geringes verfügbares Nahrungsangebot den Anpassungstyp des Generalisten fördern und damit die Reichhaltigkeit einschränken. Diese Regel trifft für die beiden hier näher untersuchten Wasservogelgruppen „Reiher“ und „Enten“ zu, wobei nur die Zonen der hohen Produktivität bzw. des großen verfügbaren Nahrungsangebotes auf unterschiedliche geographische Großräume verteilt sind. Die Beispiele ließen sich durchaus vermehren: Die Formenfülle der Alken (BEDARD 1969) ist ebenso klar mit hohem Nahrungsangebot der arktischen Meeresgebiete gekoppelt wie die entsprechende Reichhaltigkeit der Limikolen in der Tundra (HOLMES & PITELKA 1968). Umgekehrt ist der enorme Artenreichtum der tropischen Regenwälder (AMADON 1973, FITTKAU 1973, HAFFER 1974 a u. b) insbesondere an Vögeln zu einem wesentlichen Teil auf die Formenmannigfaltigkeit der Insekten und Früchte verzehrenden Arten zurückzuführen. Im Hinblick auf diese Nahrungsquellen sind die Tropen gleichermaßen ideal wie für Arten, die Fische und Schnecken verwerten. Die Steigerung der Artenzahlen von Vögeln von den polaren zu den tropischen Regionen ist daher kein einheitlicher Prozeß (vgl. den Hinweis von VUILLEUMIER 1969 zum Problem des Artenreichtums der tropischen Gebiete), sondern vielmehr die Resultante aus einer Vielzahl unterschiedlich und nebeneinander verlaufender Teilvorgänge. Je nach Auswahl der entsprechenden Gruppe erzielt man damit recht unterschiedliche Ergebnisse. Die abweichenden und von HAFFER (1974 b) ausführlich kritisierten Befunde von ORLOG (1972) zur kausalen Ornithogeographie der südamerikanischen Region sind daraus verständlich. Sie unterstreichen nur zu deutlich die Notwendigkeit der Berücksichtigung der ökologisch relevanten Basis für die Beurteilung geographischer Verbreitungsunterschiede. KEAST (1972) hat diese Gesichtspunkte besonders hervorgehoben und in seiner vergleichenden Analyse der Avifauna von Afrika, Südamerika und Australien benutzt. Doch die Interpretation der Verhältnisse bei den Wasservögeln fehlt in dieser Übersicht. In noch allgemeinerer Form ging MAYR (1965 und 1972) auf das Verhältnis von Geographie und Ökologie als Bestimmungsgrößen einer Fauna ein. Im Vorwort zur Themengruppe „Kausale Ornithogeographie“ des Internationalen Ornithologen-Kongresses in Den Haag 1970 nannte er als gegenwärtig aufregendste Probleme der Ornithogeographie die Erforschung der ökologischen Ursachen neben den historischen-geographischen und verhaltenskundlichen. Im Referat selbst (MAYR 1972) geht er noch weiter auf die ökologischen Aspekte ein und stellt die Frage, welche Faktoren darüber entscheiden, ob ein Neuansiedler eine adaptive Radiation erfolgreich durchführen kann oder nicht. Für Insselfaunen ist diese Frage im Zusammenhang mit der „anpassenden Ausstrahlung“ (adaptive Radiation) bereits ausführlich behandelt worden und an zahlreichen Beispielen (vgl. MAYR l. c.) belegt. Die theoretischen Grundlagen für eine quantitative Be-

arbeitung dieser Problematik lieferten MACARTHUR & WILSON (1967), MACARTHUR (1972) und MAY & MACARTHUR (1972). Sie bestätigen die Ansicht von MAYR l. c. (p. 558), daß adaptive Radiation nur dann möglich ist, wenn Konkurrenz fehlt oder reduziert ist. Die Konkurrenz spielt daher eine sehr bedeutende Rolle in den Evolutions- und tiergeographischen Theorien. Aber die Effekte der Konkurrenz nachzuweisen ist viel schwieriger als sie theoretisch in Betracht zu ziehen. Der indirekte „Beweis“ kann hier leicht überstrapaziert werden und sollte daher zur Vorsicht mahnen.

Auf die Wasservögel bezogen bedeutet dies, vorsichtig interpretiert, daß die Formenmannigfaltigkeit der Enten im Bereich der höheren Breiten das Ergebnis von geographischer Artbildung in eiszeitbedingten Isolaten (PLOEGER 1968) einerseits und der Überlebensmöglichkeiten der auf diese Weise differenzierten Formen in den konkurrenzarmen Lebensräumen andererseits darstellt. Die Eiszeit schuf die freien Räume, in die verschiedene Anpassungstypen der Enten hineinstoßen konnten. Das erdgeschichtliche geringe Alter dieses Differenzierungsprozesses zeigt sich neben morphologischen Ähnlichkeiten der betreffenden Arten insbesondere auch im Vorkommen von Artbastarden in freier Natur (vgl. z. B. BEZZEL 1960). Die Serie glazialer Arealdisjunktionen (de LATTIN 1967) liegt nicht lange genug zurück, um die Unterschiede auf allen Ebenen der Differenzierungsmöglichkeiten zu vollem Durchbruch bringen zu können. Der hohe Grad ökologischer Überschneidung in der Fortpflanzungsperiode wird durch die Wahl geographisch unterschiedlich gelagerter Aufenthaltsgebiete außerhalb der Periode des Nahrungsüberflusses (Überwinterungsgebiete — vgl. dazu den Hinweis von LACK 1971 zu den Strandläufern!) ausgeglichen.

Die Reiher dagegen zeigen viel geringere Schwierigkeiten bei der Abgrenzung der einzelnen Arten. Der Schwerpunkt ihrer Differenzierung liegt bereits auf dem Niveau der Gattung (vgl. Abb. 16 und 17). Die Gattungen dürften aber bis ins Tertiär zurückreichen, so daß die Anpassungstypen der Reiher viel älter sind als die Mehrzahl der Entenarten. Die glazialen Verschiebungen eröffneten den Reiher keine neuen Räume für adaptive Radiation, sondern schränkten eher ihr Vorkommen $\pm$ stark ein. Die feine nahrungsökologische Einnischung (Abb. 1) in der Tropenzone weist damit auf eine hohe Konstanz von Menge und Strukturierung des Nahrungsangebotes für die Reiher hin. Es ist zwar im Zusammenhang mit Fluktuationen in der Wasserführung örtlichen Verschiebungen unterworfen, doch fehlt die ausgeprägte Saisonalität der höheren Breiten, die andere Anpassungsstrategien erforderlich macht (RECHER 1971). Die Biotop-Instabilität der tropischen Gewässer (mit Ausnahme der großen Seen und der Hauptflüsse) scheint für artenreiche Fischfaunen kein Hindernis zu sein und entsprechende Anpassungen, wie saisonelle oder lokale Wanderungen, ermöglichen ihre Existenz. Die Instabilität der abio-

tischen Bedingungen scheint sich daher nur auf die örtlichen Verteilungsmuster und ihre Dynamik auszuwirken. Die Fische gleichen zudem die naturgegebenen Schwankungen durch ihre Wanderungen und ihre große Lebensdauer weitgehend aus, während die ortsgebundenen Mückenlarven der Schlammfauna durch ihre rasch ablaufende Entwicklungszyklen die abiotischen Biotopfluktuationen fast „ungedämpft“ weitergeben. Die Enten der Tropenzone sind daher Generalisten; die Spezialisten befinden sich in der besser „vorhersagbaren“ Umwelt der höheren Breiten. Diese Voraussetzungen sind für die verschiedenen Wasservogeltypen von unterschiedlicher Bedeutung. Insgesamt führten sie im historischen Ablauf aber dazu, daß sich die alten Differenzierungstypen der Gruppe der Reiher im tropischen Bereich erhalten, die jungen Formen der Enten dagegen während des Pleistozäns entwickeln konnten. Das rezente Verteilungsbild der Formenmannigfaltigkeit in beiden Gruppen hat daher bei gleicher ökologischer Grundlage vermutlich ganz andere historische Ursachen. Die Evolution von Wasservogelfaunen ist daher ebensowenig als starrer und einheitlicher Prozeß zu betrachten, wie der allgemeine Trend der Zunahme des Artenreichtums in Richtung Tropen. Er ist vielmehr ein komplexes Wechselspiel einander gegenläufiger und/oder widerstrebender Teilabläufe, die nur scheinbar in einer Richtung ablaufen.

Die „Erklärungen“ der unterschiedlichen Trends sind indes nur als Hypothesen zu betrachten, die die Entwicklungsmöglichkeiten andeuten. Sie sind das Ergebnis der Kombination von historischer und ökologischer Tiergeographie. Die Verbindung von vergleichend-historischer und ökologisch-funktioneller Analyse eröffnet einen quasi-experimentellen Zugang zur Bearbeitung der Problematik der unterschiedlichen faunistischen Struktur von Vogelgemeinschaften (CODY 1974). Vielleicht kann damit eine Reihe von Phänomenen der vergleichenden Tiergeographie besser geklärt werden. Die Struktur der Biocoenosen ist für den Faunenvergleich die relevante ökologische Bezugsebene. Sie ist bisher kaum berücksichtigt worden. Methodische Schwierigkeiten stehen nach wie vor im Weg, denn noch ist es praktisch nicht möglich, den „Füllungsgrad“ einer Biocoenose mit Arten quantitativ anzugeben. Besetzung oder Nichtbesetzung vorhandener ökologischer Positionen bestimmen aber die Chancen des erfolgreichen Eindringens neuer Arten (MAYR 1972) und damit die Aufnahmefähigkeit der betreffenden Lebensgemeinschaft. Die modernen Konzepte der Biogeographie der Inseln (MACARTHUR & WILSON 1967) und der geographischen Ökologie (MACARTHUR 1972) stellen für diese Fragen eine weithin ausbaufähige Basis dar.

Zusammenfassung

Mehr als ein Drittel aller Vogelarten bewohnt die südamerikanische Region. Besonders artenreich ist das tropische Tiefland Amazoniens. Die Artenmannigfaltigkeit nimmt mit zunehmender geographischer Breite rasch ab. Dieser Trend zeigt sich auch bei den Wasservögeln, jedoch in schwächerem Maße. Unter „Wasservögeln“ werden hier die Vertreter der Taucher, Kormorane und Schlangenhalsvögel, Reiher, Störche, Ibis, Enten und einige Arten der Rallen und Seeschwalben sowie die Eisvögel, zusammen mit einigen kleineren Gruppen, zusammengefaßt. Am artenreichsten ist die subtropische Zone, da zu den dort brütenden Arten auch eine Reihe von Wintergästen hinzukommt. Während die Fischfresser die größte Artenvielfalt mit 40 Arten im tropischen Bereich aufweisen und mit zunehmender geographischen Breite abnehmen, ist der Trend bei den Enten genau umgekehrt. 8 Arten in der Tropenzone stehen 18 in der gemäßigten gegenüber (Brutvögel). Diese auffallenden Unterschiede in der Verbreitung der Arten stehen im Widerspruch zur allgemeinen Zunahme der Artenzahlen in Richtung Tropen, wie dies vor allem auch für die nordamerikanischen Vögel im Detail untersucht worden ist.

Freilanduntersuchungen sollten daher Hinweise ergeben, die zur Klärung dieser Unterschiede in den verbreitungsgeographischen Ergebnissen herangezogen werden können. Dazu wurde die Wasservogelfauna verschiedener Gebiete im ostandinen Südamerika im Rahmen einer Forschungsreise im Jahre 1970 vergleichend untersucht (Abb. 2). Die Ergebnisse über Verteilung und Häufigkeit der Wasservogelarten bestätigten die verbreitungsgeographischen Befunde und ermöglichten darüberhinaus quantitative Ansätze zur vergleichenden Beschreibung der Struktur von Wasservogelgemeinschaften. Hierzu wurden Artenreichtum, Individuendichte (Häufigkeit), Diversität und Äquität, Turnover-Rate und Verteilung der Positionen im Nahrungsnetz untersucht. Die Ergebnisse der vergleichenden Analyse sind in Tab. 4 und Abb. 13 zusammengefaßt. Es zeigt sich, daß an den tropischen Tieflandflüssen die Wasservögel in den höheren Trophie-Ebenen konzentriert und hauptsächlich durch tauchende Fischfresser repräsentiert sind. An den tropischen Lagunen dominieren die Reiher und mit zunehmender Entfernung von den tropischen Lebensbedingungen wächst der Anteil der Konsumenten niedrigerer Stufen („Enten“). Die gegenläufigen Trends von Fischfressern (Reihern) und Enten, die in Abb. 11 zusammengefaßt sind, ergeben sich daher aus einer Umstrukturierung der gesamten Wasservogelfauna. Dementsprechend nehmen die Individuenmengen auch mit abnehmender Position der zugehörigen Arten im tropischen System kräftig zu. Diese quantitativen Verschiebungen sind offensichtlich mit Änderungen in der Art und der jahreszeitlichen Verteilung der Nahrungsproduktion in Verbindung zu bringen. In den Tropengewässern stellen die Fische die Hauptnahrungsquelle, im subtropischen und gemäßigten Bereich die Schlammfauna, und im subpolaren Gebiet teilweise sogar die pflanzliche Primärproduktion außerhalb und am Rande der Gewässer. Die Anpassungstypen folgen dieser unterschiedlichen geographischen Verteilung der verwertbaren Nahrung mit entsprechender Ausbildung von Artenvielfalt oder -armut. Dabei läßt sich feststellen, daß die Differenzierungsniveaus der verschiedenen Gruppen auf

unterschiedlichen systematischen Ebenen zu finden sind. Während die Artenmannigfaltigkeit der Reiher im tropischen Bereich nahezu identisch ist mit einer entsprechenden Anzahl von Gattungen, ist die große Artenzahl der Enten auf größere Artendichte in einigen Gattungen zurückzuführen (Abb. 16 und 17). Dies läßt den Schluß auf ein unterschiedliches Alter der Differenzierung in Arten bei Reiher und Enten zu. Eine gemeinsame Erklärungsmöglichkeit für all diese Phänomene bietet sich bei Berücksichtigung der Ergebnisse zur Umstrukturierung der Wasservogelfauna (Abb. 13 und 14) an. Im tropischen Strukturbild der Gewässer-Biocoenose nehmen die — außerordentlich artenreichen — Fische die Mehrzahl jener Konsumentenpositionen ein, die in den fischärmeren gemäßigten und subpolaren Gebieten von den Enten besetzt werden. Die Artenarmut der Anatiden im Bereich der tropischen Gewässersysteme von Südamerika kann man daher als Ergebnis der Konkurrenz mit den Fischen um die gleichen oder um sehr ähnliche Nahrungsquellen ansehen. Dementsprechend sind die wenigen vorkommenden Arten auch nicht, wie umgekehrt, die fischfressenden Reiher, hochgradig spezialisiert, sondern eher als Generalisten zu bezeichnen. Dagegen ermöglicht das reiche Nahrungsangebot im konkurrenzarmen subpolaren Lebensraum die Koexistenz einer Fülle spezialisierter Entenarten.

Allgemein läßt sich daher festhalten, daß bei vergleichend tiergeographischen Untersuchungen als wichtiges Kriterium auch die vergleichende Betrachtung der Biocoenose-Struktur herangezogen werden muß.

Summary

Biogeography and Ecology of Water Birds in Subtropical and Tropical South America

More than one third of bird species is living in the neotropical realm. The Amazonian lowlands are especially rich in species. But species richness decreases steeply with increasing latitude. This cline is detectable in the group of aquatic birds too, but with less magnitude than in forest birds. Within the ecological group of water birds the species of grebes, cormorants, darters, herons, storks, ibisses, ducks, geese, and swans, coots, some terns, and kingfishers are put together. Overall species richness is greatest in the subtropical zone, because in this zone the breeding species are seasonally outnumbered by the invading populations of species inhabiting the more southern parts of the continent. The number of species preying on fish is highest in the tropics, and shows a decreasing cline towards the higher latitudes. But the cline for the wildfowl species runs in the opposite direction with a fairly low number of 8 breeding species in the tropical and a substantially higher species richness (18 breeding species) in the temperate region of South America. These striking differences in the geographical distribution of species richness in the wildfowl group is contradictory to the common cline towards the tropics, as it has been stated for the North American region in detail.

Field studies, therefore, should provide further material for explaining these differences in the distribution of species richness. These data could be collected during one year (1970) of intensive field work in several regions

of the east-andean South American lowlands (Fig. 2). The results on distribution and abundance of the water birds confirm the theoretical considerations of the zoogeographical picture and make some quantitative treatments and comparisons of the structure of the water bird communities quite possible. For the comparative treatment of community structure species richness, abundance, diversity and equitability, faunal turnover, and the distribution of food-web positions were investigated. The results of the comparative analysis are shown by Tab. 4 and Fig. 13. The striking differences indicate, for example, the concentration of water birds in the higher trophic levels in the case of the tropical rivers, and a dominance of the diving species (cormorants). But in the ecosystem of the tropical lagoons the group of the herons becomes predominant, and with increasing geographical latitude and decreasing influence of the tropical conditions the importance of the consumers from lower trophic levels increases. Thus the adaptive type of ducks becomes prevalent in temperate and subpolar regions. These contra-current clines of the fish-eating and duck-like species (Fig. 11) produce the changing pattern of the structure of the water bird community. In connection with this process the abundance of water birds increases with decreasing position in the food-web on the geographical scale. It seems to be caused by the corresponding changes in sort and seasonal distribution of food production. In the tropical regions fishes are the staple food, but in the subtropical and temperate zones the mud-dwelling fauna becomes prevalent, and in the subpolar region even the primary production around the inland waters may be an important source of food. The various adaptive types and their species richness clearly follow these differences in the geographical distribution and availability of suitable food. But the levels of species differentiation within the systematic categories are not the same. The differentiation in species in the Ardeidae of the tropical region is quite low on the generic level, but in the Anatidae, the generic species diversity is nearly twice as high in the temperate and subpolar regions (Fig. 16 and 17), thus indicating a different age of the process of differentiation.

A unifying explanation of these phenomena is possible with the aid of the results of the structural changes in the various water bird communities (Fig. 13 and 14). In the structure of the tropical communities the fishes with their extraordinary richness in species occupy the majority of those positions in the consumer levels, which are taken by the wildfowl species in the temperate and subpolar inland waters poor in fish species. The rareness of wildfowl species thus may be the results of the competitive pressure and advantage of the rich fish fauna. The few wildfowl species occurring in the tropical zone are unlike the highly specialized herons of the higher trophic levels composed of generalists, whereas the abundant food supply and the reduced competition in the higher latitudes enables the coexistence of a lot of narrow-range specialized feeding types of ducks. But the seasonal distribution of highly productive periods in the temperate and subtropical regions is necessary to maintain the very mobile wildfowl community of the polar and subpolar regions.

Summing up we may conclude that the comparative study of the community structure may be an essential part in causal zoogeography.

Resumo

Biogeografía e ecologia das aves aquáticas da América do Sul subtropical e tropical

Mais do que um terço de todas espécies de aves existe na região de America do Sul. A terra baixa tropical de Amazonia é especialmente rica em espécies. A diversidade de aves diminui rapidamente com latitude aumentada. As aves aquáticas também mostram este fenómeno, mas numa maneira mais fraca. Entre «aves aquáticas» autor reuniu as espécies dos mergulhões, da biguá e da biguatinga, das garças e socós, dos ciconiiformes, dos patos e algumas espécies de frangos d'água e gaivotas, também dos martin-pescadores conjunto com alguns grupos menores.

A zona subtropical tem a major diversidade de espécies, naquêles existem as aves nidificandas, mas também as aves de migração do sul. Em mostrando a major diversidade de espécies com 40 formas de aves pescadoras em zona tropical e em diminuindo com a latitude aumentada a tendência dos patos é contrário. A zona tropical tem 8 espécies somente, mas a zona temperada tem 18 formas de Anatidae que nidificam nesta região. Estas diferenças acentuadas na distribuição de espécies estão em desacordo com o aumento geral de números de espécies em direção tropical, como foi bem analisado especialmente em pássaros norte-americanos.

Pesquisas em campo foram feitas para esclarecer estas diferenças das resultados da distribuição geographica. Numa viagem científica em 1970 a fauna das aves aquáticas de algumas regiões cis-andinas foi analisada comparativamente (Fig. 2). Os resultados sobre a distribuição e abundância das aves aquáticas confirmaram as notas da distribuição geográfica e possibilitaram a descrição quantitativa da estrutura das comunidades de aves aquáticas. Por isto foi pesquisado a riqueza de espécies, a densidade dos individuos (frequência), a diversidade (diversity) e a equidade (evenness, equitability), «turn-over» e a distribuição das posições na rede das relações ecológicas. Os resultados da análise comparativa foram resumidos nas fig. 4 e 13. A resultade é, que as aves aquáticas existentes nos rios da terra baixa tropical concentram-se no sistema trofico em posições mais altas e são representadas principalmente pelas aves pescadoras mergulhadoras. As garças dominam nas lagunas tropicais. A parte dos consumidores no sistema trofico mais baixo cresce com a distância aumentada das condições tropicais. Esta tendência mostra-se em caso de tipo adaptivo dos patos. Todos as tendências contrárias das aves pescadores (os tipos de garças, socós e mergulhões) e dos patos estão resumidas na fig. 11; por isto resulta uma modificação da fauna das aves aquáticas totalmente. Em consequência disto a quantidade dos individuos aumenta com a posição diminuida da espécie correspondente no sistema trofico. Estas modificações quantitativas estão em relação da mudança da forma e da dispersão estacional da produção de forragem. Nas águas tropicais os peixes são o recurso maior de alimentação. Más para patos e marrecas as regiões subtropicais e temperadas tem uma abundância da fauna benthal em certos períodos do ciclo anual e na região subpolar a produção primeira dos campos cerco das águas é parcialmente utilizavel. Os tipos adaptivos e

a riqueza ou pobreza de espécies correspondem por esta causa com as diferenças profundas na dispersão geográfica da alimentação utilizável para as aves aquáticas. De mais a mais pode-se concluir, que os níveis da diferença dos grupos diversos se encontram sob diferentes níveis sistemáticos. Sendo quase idêntica a diversidade de espécies das garças na região tropical sobre o nível de gênero e espécie, em contrário disso o grande número de espécies dos patos pode-se reduzir a uma maior densidade de espécies dentro alguns gêneros (Fig. 16 e 17). Por isso a idade das diferenças é diferente entre as espécies das garças e patos. Uma possibilidade de explicar para todos esses fenômenos se oferece considerar os resultados da mudança da fauna de aves aquáticas nos diversos tipos de estrutura ecológica aquática (Fig. 13 e 14). Na comunidade aquática tropical os peixes — extraordinário rico de espécies — tem a majoridade dessas posições de consumidores, que são ocupados para os patos nas regiões temperadas e subpolares. A pobreza de espécies dos gêneros da família Anatidae na região tropical em América do Sul é o resultado da concorrência com os peixes, que comem quase a mesma coisa de forragem como os patos mas muito mais eficiente. Em conformidade com isto as poucas espécies de patos que existem na região tropical são generalistas e não especialistas — como as garças ao contrário, que tem para a utilização muita especializada uma grande diversidade de peixes. Mas a riqueza de comida na região subpolar — sem concorrência brava com peixes — facilita a coexistência de espécies de patos bem especializados.

Geralmente pode-se concluir, que é necessário para fazer pesquisas sobre a geografia dos animais comparativa também fazer análises sobre a estrutura da biocenose.

Danksagung

Die Untersuchungen in Südamerika wurden durch ein Stipendium der STUDIENSTIFTUNG DES DEUTSCHEN VOLKES ermöglicht. Doch erst die unvergleichliche Gastfreundschaft von Brasilianern, Paraguayern und Bolivianern, das Entgegenkommen der zuständigen Behörden und der Missionsstationen im Chaco und in Mato Grosso machten die Freilandstudien durchführbar. Der größte Dank gebührt aber meiner Frau, die auf allen Exkursionen in die unzugänglichen Gebiete zuverlässiger Begleiter und Mitarbeiter war. Ihr sei diese Studie gewidmet!

Zu danken ist nicht zuletzt auch Herrn Prof. Dr. W. ENGELHARDT, der unsere Studien in Südamerika in vielfältiger Weise unterstützte. Eine kritische Sichtung der Ergebnisse nahmen Dr. E. BEZZEL, Prof. Dr. A. FESTETICS, Direktor Dr. W. FORSTER und Dr. J. FITTKAU vor.

Literatur

- AMADON, D. (1973): Birds of the Congo and Amazon forests: A comparison. in MEGGERS et al. 'Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review. p. 267—277. Smithsonian Inst. Press, Washington.
- BEDARD, J. (1969): Adaptive radiation of the Alcidae. Ibis 111: 189—198.
- BEZZEL, E. (1960): Beobachtungen an wildlebenden Bastarden Tafel- × Reiherente (*Aythya ferina* × *fuligula*). J. Orn. 101: 276—281.
- — & J. REICHOLF (1974): Die Diversität als Kriterium der Reichhaltigkeit von Wasservogel-Lebensräumen. J. Orn. 115: 50—61.
- BUECHNER, H. K., & J. H. BUECHNER (1970): The avifauna of northern Latin America. Smithsonian Contr. Zool. 26, Washington.
- CODY, M. L. (1974): Competition and the structure of bird communities. Monographs in pop. biol. 7, Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- CONNELL, J., & E. ORIAS (1964): The ecological regulation of bird species diversity. Amer. Natur. 98: 399—414.
- DARWIN, CH. (1859): On the origin of species by means of natural selection. John Murray, London.
- DAVIES, J. L. (1963): The antitropical factor in Cetacean speciation. Evolution 17: 107—116.
- EISENTRAUT, M. (1935): Biologische Studien im bolivianischen Chaco VI. Beitrag zur Biologie der Vogelfauna. Mitt. Zool. Mus. Berlin 20: 367—443.
- ELTON, C. S. (1946): Competition and the structure of animal communities. J. Anim. Ecol. 15: 54—68.
- FISCHER, A. G. (1960): Latitudinal variations in organic diversity. Evolution 14: 64—81.
- FITTKAU, E. J. (1967): On the ecology of Amazonian rain-forest streams. Atas do simpósio sobre a biota Amazônica Vol. 3 (Limnologia): 97—108.
- — (1969): The fauna of South America. In FITTKAU et al. Biogeography and ecology in South America Vol. 2: 624—658.
- — (1970): Role of Caimans in the nutrient regime of mouth-lakes of Amazon affluents (An hypothesis). Biotropica 2: 138—142.
- — (1973): Artenmannigfaltigkeit amazonischer Lebensräume aus ökologischer Sicht. Amazoniana 4: 321—340.
- FRY, C. H. C. (1970): Ecological distribution of birds in northeastern Mato Grosso-State, Brazil. An. Acad. brasil. Sciênc. 42: 275—318.
- GERY, J. (1969): The fresh-water fishes of South America. In FITTKAU et al. Biogeography and ecology in South America Vol. 2: 828—848.
- HAFFER, J. (1974a): Pleistozäne Differenzierung der amazonischen Vogelfauna. Bonn. Zool. Beitr. 25: 87—117.
- — (1974b): Avian speciation in tropical South America. Publ. Nuttall Orn. Club 14. Cambridge Massachusetts.
- HAIRSTON, N., F. SMITH & L. SLOBOTKIN (1960): Community structure, population control and competition. Amer. Natur. 94: 421—425.
- HAVERSCHMIDT, F. (1968): Birds of Surinam. Oliver and Boyd, Edinburgh und London.
- HOLMES, R. T. & F. A. PITELKA (1968): Food overlap among coexisting sandpipers on northern Alaskan tundra. Syst. Zool. 17: 305—318.

- HÖSER, N. (1973): Bestimmung und Interpretation der Artendichte (species-diversity) von Vogelbeständen aus Zählergebnissen unterschiedlichen mathematischen und biologischen Charakters. Beitr. Vogelkde. 19: 313—328.
- HUTCHINSON, G. E. (1959): Homage to Santa Rosalia, or Why are there so many kinds of animals? Amer. Natur. 93: 145—159.
- ILLIES, J. (1969): Biogeography and ecology of neotropical freshwater insects, especially those from running waters. In FITTKAU et al. Biogeography and ecology in South America Vol. 2: 681—708.
- JAECKEL, S. G. A. (1969): Die Mollusken Südamerikas. In FITTKAU et al. Biogeography and ecology in South America Vol. 2: 794—827.
- KAHL, M. P. (1971): Observations on the Jabiru and Maguari storks in Argentina, 1969. Condor 73: 220—229.
- KARR, J. R. (1972): A comparative study of the structure of avian communities in selected Panamanian and Illinois habitats. Ecol. Monogr. 41: 207—233.
- KEAR, J. (1972): The Blue Duck (*Hymenolaimus malacorrhynchus*) of New Zealand. Proc. XV. Int. Orn. Congr. Den Haag 1970 p. 659.
- KEAST, A. (1972): Faunal elements and evolutionary patterns: some comparisons between the continental avifaunas of Africa, South America, and Australia. Proc. Int. Orn. Congr. Den Haag 594—622.
- KRIEG, H. (1934): Vogelbeobachtungen bei einer argentinischen Estancia. J. Orn. 82: 97—143.
- — (1936): Tiergeographische Wirkungen der jährlichen Überschwemmungen im Stromgebiet des Paraguay und Paraná. Mitt. d. Isis, Doppelheft, München.
- — (1948): Zwischen Anden und Atlantik. Hanser, München.
- KUNKEL, P. (1974): Mating systems of tropical birds: The affects of weakness or absence of external reproduction-timing factors, with special reference to prolonged pair bonds. Z. Tierpsychol. 34: 265—307.
- LACK, D. (1954): The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press London.
- — (1971): Ecological isolation in birds. Blackwell Scient. Publ. Oxford und Edinburgh.
- de LATTIN, G. (1967): Grundriß der Zoogeographie. VEB Fischer, Jena.
- LAUBMANN, A. (1939): Die Vögel von Paraguay. I. Strecker und Schröder, Stuttgart.
- LAURENT, R. F. (1973): A parallel survey of equatorial amphibians and reptiles in Africa and South America. In MEGGERS et al. Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review. p. 259—266.
- LEIN, M. R. (1972): A trophic comparison of avifaunas. Syst. Zool. 21: 135—150.
- LEWONTIN, R. C. (1970): The units of selection. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1: 1—18.
- LINDEMAN, R. L. (1942): The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23: 399—418.
- LONGMAN, K. A., & J. JENIK (1974): Tropical forest and its environment. Tropical Ecology Series, Longman, London.
- MACARTHUR, R. H. (1960): On the relative abundance of species. Amer. Natur. 94: 25—36.
- — (1965): Patterns in species diversity. Biol. Rev. 40: 510—533.

- — (1969): Patterns of communities in the tropics. In LOWE-McCONNELL Speciation in tropical environments. Biol. J. Linnean Soc. 1: 19—30.
- — (1972): Geographical ecology. Harper & Row, London, New York.
- — & J. MACARTHUR (1961): On bird species diversity. Ecology 42: 594—598.
- — & R. LEVINS (1967): The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. Amer. Natur. 101: 377—385.
- — , H. RECHER & M. CODY (1966): On the relation between habitat selection and bird species diversity. Amer. Natur. 100: 319—332.
- — & E. O. WILSON (1967): The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- McNAUGHTON, S. J., & L. L. WOLF (1973): General ecology. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- MANN, G. (1968): Die Ökosysteme Südamerikas. In FITTKAU et al. Biogeography and ecology in South America Vol. 1: 171—229.
- MAY, R. M., & R. H. MACARTHUR (1972): Niche overlap as a function of environmental variability. Nat. Acad. Sci. Proc. 69: 1109—1113.
- MAYR, E. (1965): What is a fauna? Zool. Jb. Syst. 92: 473—486.
- — (1969): Bird speciation in the tropics. Biol. J. Linn. soc. London 1: 1—17.
- — (1972): Geography and ecology as faunal determinants. Proc. 15th Int. Orn. Congr. Den Haag 1970, p. 551—561.
- MENEZES SANTOS, U. de (1973): Beobachtungen über Wasserbewegungen, chemische Schichtung und Fischwanderungen in Várzea-Seen am mittleren Solimões (Amazonas). Oecologia (Berl.) 13: 239—246.
- MITCHELL, M. H. (1957): Observations on birds of southeastern Brazil. Univ. of Toronto Press, Toronto, Canada und Oxford Univ. Press, London.
- MOREAU, R. E. (1948): Ecological isolation in a rich tropical avifauna. J. Anim. Ecol. 17: 113—126.
- — (1966): The bird fauna of Africa and its islands. Academic Press, London.
- — (1972): The palaearctic-african bird migration system. Academic Press, London.
- MÜLLER, P. (1966): Studien zur Wirbeltierfauna der Insel von São Sebastião (23°50'S/45°20'W). Diss. Univ. Saarland, Saarbrücken.
- — (1973): The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the neotropical realm. Biogeographica 2: 1—244.
- — (1974): Aspects of zoogeography. Junk, Den Haag.
- NAUMBURG, E. M. B. (1930): The birds of Matto Grosso, Brazil. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 60: 1—432.
- NIETHAMMER, G. (1953): Zur Vogelwelt Boliviens I. Bonn. Zool. Beitr. 4: 195 bis 303.
- ORLOG, C. C. (1959): Las aves Argentinas. Inst. Miguel Lillo, Tucuman, Argentinien.
- — (1968): Las aves Sudamericanas I. Inst. Miguel Lillo, Tucuman, Argentinien.
- — (1969): Birds of South America. In FITTKAU et al. Biogeography and ecology in South America Vol. 2: 849—878.
- — (1972): Causal ornithogeography of South America. Proc. 15th Int. Orn. Congr. Den Haag 1970, p. 562—573.
- ORIAN, G. H. (1969): On the evolution of mating systems in birds and mammals. Amer. Natur. 103: 589—603.

- PARTRIDGE, W. H. (1956): Notes on the Brazilian Merganser (*Mergus octose-taceus*) in Argentine. *Auk* 73: 473—488.
- PATRICK (1966) zit. in MACARTHUR, R. H. (1972).
- PIELOU, E. C. (1969): An introduction to mathematical ecology. Wiley Interscience, New York.
- — (1972): Measurement of structure in animal communities. In J. A. WIENS (ed) *Ecosystem structure and function*, p. 113—135.
- PLOEGER, P. L. (1968): Geographical differentiation in arctic Anatidae as a result of isolation during the last glacial. *Ardea* 56: 1—159.
- RECHER, H. (1969): Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. *Amer. Natur.* 103: 75—79.
- — (1971): Bird species diversity. *Proc. Ecol. Soc. Australia* 6: 135—152.
- REICHHOLF, J. (1962): Ökologische Methoden für quantitative malakologische Feldstudien. *Mitt. Zool. Ges. Braunau* 1: 253—266.
- — (1973 a): Die Bestandsentwicklung des Höckerschwans (*Cygnus olor*) und seine Einordnung in das Ökosystem der Innstauseen. *Anz. orn. Ges. Bayern* 12: 15—46.
- — (1973 b): Wasservogelschutz auf ökologischer Grundlage. *Natur und Landschaft* 48: 274—279.
- — (1974): Artenreichtum, Häufigkeit und Diversität der Greifvögel in einigen Gebieten von Südamerika. *J. Orn.* 115: 381—397.
- — (in Vorber.): Anwendung und Bedeutung der Äquität bei Berechnungen der Diversität.
- RICHARDS, P. W. (1952): *The tropical rainforest*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- ROBERTS, T. R. (1973): Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins. In MEGGERS et al. *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review*. p. 239—254. Smithsonian Inst. Press Washington.
- ROUGHGARDEN, J. (1973): On invading a guild of coexisting species. *Theor. Pop. Biol.* 2:
- RYLANDER, M. K., & E. G. BOLEN (1974): Analysis and comparisons of gaits in Whistling Ducks (*Dendrocygna*). *Wils. Bull.* 86: 237—245.
- de SCHAUENSEE, R. M. (1964): The birds of Colombia and adjacent areas of South and Central America. Livingston Publ. Narberth, Pennsylvania.
- — (1966): The species of birds of South America and their distribution. Livingston Publ., Narberth, Penn.
- — (1970): *A guide to the birds of South America*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- SCOTT, P. (1961): *Das Wassergeflügel der Welt*. Parey, Hamburg.
- SICK, H. (1957): *Tukani*. Parey, Hamburg.
- — (1967): Hochwasserbedingte Vogelwanderungen in den neuweltlichen Tropen. *Vogelwarte* 24: 1—6.
- — (1968): Vogelwanderungen im kontinentalen Südamerika. *Vogelwarte* 24: 217—243.
- SIOLI, H. (1968): Zur Ökologie des Amazonas-Gebietes. In FITTKAU et al. *Biogeography and ecology in South America Vol. 1*: 137—170.
- SLOBODKIN, L. R. & H. SANDERS (1969): On the contribution of environmental predictability to species diversity. In: *Diversity and stability in ecological systems*. Brookhaven Symp. Biol. 22: 82—95.

- STEINBACHER, J. (1962): Beiträge zur Kenntnis der Vögel Paraguays. Abhdl. Senckenb. Natur. Ges. 502: 1—106.
- STERNBERG, H. O'R. (1968): Man and environmental change in South America. In FITTKAU et al. Biogeography and ecology in South America Vol. 1: 413—441.
- STUGREN, B. (1972): Grundlagen der allgemeinen Ökologie. VEB Fischer, Jena.
- UDVARDY, M. D. F. (1972): Patterns of avian distribution and speciation in North America. Proc. 15th Int. Orn. Congr. Den Haag 1970, p. 698.
- VUILLEUMIER, F. (1969): Biotic diversity and environmental stability. Science 166: 210—211. (Rezension von „Speciation in tropical environments“ von LOWE-McCONNELL).
- WALLACE, A. R. (1876): Die geographische Verbreitung der Thiere. Zahn, Dresden.
- WATSON, A. (1970) ed.: Animal populations in relation to their food resources. Blackwell, Oxford und Edinburgh.
- WETMORE, A. (1926): Observations on the birds of Argentina, Paraguay, Uruguay, and Chile. Bull. U. S. Nat. Mus. 133: 1—448.
- WINKLER, M. (1975): Untersuchungen zur Statistik und Dynamik von Ökosystemen. Mitt. Zool. Ges. Braunau 2 (im Druck).

Anschrift des Verfassers:

Dr. Josef Reich h o l f, 8 München 19, Maria-Ward-Str. 1 b
(Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates)

(Eingegangen am 6. 1. 1975)

Anhang 1

Vorkommen der Wasservogelarten von Südamerika *Distribution of the South American water bird species*

Art <i>Species</i>	Zonen tropisch <i>tropical</i>	zones (° geogr. Breite) subtropisch <i>subtropical</i>	gemäßigt <i>temperate</i>
+ = brütend/ <i>breeding</i>	<i>tropical</i>	<i>subtropical</i>	<i>temperate</i>
(+) = nicht oder selten brütend/ <i>not breeding or scarce</i>	(0—±20°)	(20—30°)	(> 30°)

PODICIPEDIDAE

<i>Podiceps dominicus</i>	+	+	+
<i>rolland</i>	—	(+)	+
<i>occipitalis</i>	—	—	+
„ <i>major</i>	—	(+)	+
<i>Podilymbus podiceps</i>	(+)	(+)	+

PHALACROCORACIDAE

<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	+	+	+
--------------------------------	---	---	---

ANHINGIDAE

<i>Anhinga anhinga</i>	+	+	—
------------------------	---	---	---

Art Spezies	Zonen tropisch tropical (0—± 20°)	zones subtropisch subtropical (20—30°)	(° geogr. Breite) gemäßigt temperate (> 30°)
ARDEIDAE			
<i>Ardea cocoi</i>	+	+	+
<i>Casmerodius (Egretta) albus</i>	+	+	+
<i>Egretta thula</i>	+	+	+
<i>Florida caerulea</i>	+	(+)	—
<i>Butorides striatus</i>	+	+	+
<i>Agamia agami</i>	+	—	—
<i>Syrigma sibilatrix</i>	+	+	—
<i>Pilherodius pileatus</i>	+	—	—
<i>Nycticorax nycticorax</i>	+	+	+
<i>Nyctanassa violacea</i>	+	—	—
<i>Tigrisoma lineatum</i>	+	+	—
„ <i>fasciatum</i>	+	+	—
<i>Zebrilus undulatus</i>	+	—	—
<i>Ixobrychus involucris</i>	(+)	+	+
„ <i>exilis</i>	+	+	—
<i>Botaurus pinnatus</i>	(+)	(+)	+
COCHLEARIIDAE			
<i>Cochlearius cochlearius</i>	+	(+)	—
CICONIIDAE			
<i>Mycteria americana</i>	+	+	(+)
<i>Euxenura maguari</i>	+	+	+
<i>Jabiru mycteria</i>	+	+	—
THRESKIORNITHIDAE			
<i>Harpiprion caerulescens</i>	—	+	—
<i>Theristicus caudatus</i>	+	+	+
<i>Mesembrinibis cayennensis</i>	+	+	—
<i>Phimosus infuscatus</i>	+	+	—
<i>Eudocimus ruber</i>	+	—	—
<i>Plegadis chihi</i>	(+)	+	(+)
<i>Ajaia ajaja</i>	+	+	(+)
PHOENICOPTERIDAE			
<i>Phoenicopterus ruber</i>	(+)	(+)	(+)
ANHIMIDAE			
<i>Anhima cornuta</i>	+	—	—
<i>Chauna torquata</i>	—	+	+
ANATIDAE			
<i>Dendrocygna bicolor</i>	+	+	(+)
„ <i>viduata</i>	+	+	(+)
„ <i>autumnalis</i>	+	+	—
<i>Coscoroba coscoroba</i>	—	(+)	+
<i>Cygnus melanocoryphus</i>	—	(+)	+

Art Spezies	Zonen tropisch <i>tropical</i> (0—±20°)	zones subtropisch <i>subtropical</i> (20—30°)	(° geogr. Breite) gemäßigt <i>temperate</i> (> 30°)
<i>Cloephaga poliocephala</i>	—	—	(+)
<i>rubidiceps</i>	—	—	(+)
„ <i>picta</i>	—	—	+
<i>Neochen jubata</i>	+	—	—
<i>Tachyeres patachonicus</i>	—	—	+
<i>Anas specularis</i>	—	—	(+)
<i>flavirostris</i>	—	(+)	+
<i>sibilatrix</i>	—	(+)	+
<i>bahamensis</i>	—	(+)	+
<i>georgica</i>	—	(+)	+
<i>versicolor</i>	—	(+)	+
<i>discors</i>	(+)	(+)	—
<i>cyanoptera</i>	—	(+)	+
<i>platalea</i>	—	(+)	+
„ <i>leucophrys</i>	—	(+)	—
<i>Netta peposaca</i>	—	(+)	+
<i>Amazonetta brasiliensis</i>	+	+	—
<i>Sarkidiornis melanotos</i>	+	+	—
<i>Cairina moschata</i>	+	+	—
<i>Mergus octosetaceus</i>	—	+	—
<i>Oxyura vittata</i>	—	(+)	+
<i>jamaicensis (ferruginea)</i>	—	—	+
„ <i>dominica</i>	+	+	—
<i>Heteronetta atricapilla</i>	—	(+)	+
RALLIDAE			
<i>Fulica armillata</i>	—	—	+
<i>leucoptera</i>	—	+	+
<i>rufifrons</i>	—	+	+
LARIDAE — Sterninae			
<i>Phaetusa simplex</i>	+	+	—
<i>Sterna supercilialis</i>	+	+	+
RYNCHOPIDAE			
<i>Rynchops nigra</i>	(+)	+	—
ALCEDINIDAE			
<i>Ceryle torquata</i>	+	+	+
<i>Chloroceryle amazona</i>	+	+	—
<i>americana</i>	+	+	+
<i>inda</i>	+	—	—
<i>aenea</i>	+	—	—

Anmerkung: Verwendet wurden jene Arten, die den Verbreitungskarten von OLROG (1968) zufolge im ostandinen, kontinentalen Südamerika südlich des Amazonas vorkommen; zur Grenzziehung vgl. auch OLROG (1972). Die Nomenklatur folgt DE SCHAUENSEE (1966).

Anhang 2

I. Wasservögel der tropischen Flußgebiete (Zentral- und Südbrasilien)

Water birds of the tropical river habitats in Central and Southern Brazil

Art/Species	Exemplare/Specimens
<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	91
<i>Ardea cocoi</i>	9
<i>Ptilerodias pileatus</i>	6
<i>Butorides striatus</i>	1
<i>Florida caerulea</i>	2
<i>Egretta (Leucophoyx) thula</i>	3
<i>Casmerodius (Egretta) albus</i>	9
<i>Agamia agami</i>	1
<i>Syrigma sibilatrix</i>	17
<i>Nycticorax nycticorax</i>	1
<i>Ixobrychus exilis</i>	1
<i>Jabiru mycteria</i>	5
<i>Tigrisoma fasciatum</i>	1
<i>Theristicus caudatus</i>	54
<i>Amazonetta brasiliensis</i>	2
<i>Cairina moschata</i>	1
<i>Anas leucophrys</i>	2
<i>Fulica spec. (rufifrons?)</i>	2
<i>Phaetusa simplex</i>	1
<i>Sterna superciliaris</i>	5
<i>Ceryle torquata</i>	5
<i>Chloroceryle americana</i>	6
<i>Rynchops nigra</i>	15
23 Spezies (40 Exkursionen)	240 Individuen

II. Wasservögel der Küstenlagune ‚Lagoa dos Patos‘, Brasilien

Water birds of the coastal lagoon ‘Lagoa dos Patos’ Brasil

Art/Species	Exemplare/Individuals
<i>Podiceps dominicus</i>	1
<i>Podiceps major</i>	16
<i>Ardea cocoi</i>	5
<i>Syrigma sibilatrix</i>	10
<i>Egretta (Leucophoyx) thula</i>	69 + 250 an Schlafplatz
<i>Casmerodius (Egretta) albus</i>	24 (at communal roost)
<i>Nycticorax nycticorax</i>	2
<i>Phimosus infuscatus</i>	4
<i>Chauna torquata</i>	10
<i>Dendrocygna viduata</i>	72
<i>Amazonetta brasiliensis</i>	107
<i>Netta peposaca</i>	80
<i>Anas versicolor</i>	720
<i>Sterna superciliaris</i>	1
<i>Sterna spec.</i>	1
15 Spezies 4 Exkursionen (ganztägig)	1373 Individuen

III. Wasservögel der Lagunen im Pantanal, Mato Grosso
Water birds of the 'Panatal' lagoons of Mato Grosso

Art/Species	Exemplare/Individuals
<i>Ardea cocoi</i>	72
<i>Egretta (Leucophoyx) thula</i>	301
<i>Casmerodius (Egretta) albus</i>	1308
<i>Syrigma sibilatrix</i>	17
<i>Mycteria americana</i>	776
<i>Euxenura maguari</i>	921
<i>Jabiru mycteria</i>	258
<i>Harpiprion caerulescens</i>	2
<i>Theristicus caudatus</i>	9
<i>Mesembrinibis cayennensis</i>	18
<i>Phimosus infuscatus</i>	2
<i>Plegadis chihi (falcinellus)</i>	309
<i>Chauna torquata</i>	22
<i>Dendrocygna bicolor</i>	170
<i>Dendrocygna viduata</i>	32
<i>Sarkidiornis melanotos</i>	4
<i>Cairina moschata</i>	51
<i>Amazonetta brasiliensis</i>	200
18 Spezie 6 Exkursionen (ganztägig)	4472 Individuen

IV. Wasservögel der Lagunen im zentralen GranChaco, Paraguay
Water birds of the lagoons in the central Chaco, Paraguay

Art/Species	Exemplare/Individuals
<i>Podiceps dominicus</i>	1
<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	276
<i>Anhinga anhinga</i>	2
<i>Ardea cocoi</i>	128
<i>Butorides striatus</i>	4
<i>Florida caerulea</i>	6
<i>Egretta (Leucophoyx) thula</i>	1124
<i>Casmerodius (Egretta) albus</i>	294
<i>Syrigma sibilatrix</i>	63
<i>Nycticorax nycticorax</i>	418
<i>Tigrisoma lineatum</i>	8
<i>Ixobrychus exilis</i>	3
<i>Ixobrychus involucris</i>	1
<i>Botaurus pinnatus</i>	5
<i>Mycteria americana</i>	110
<i>Euxenura maguari</i>	82
<i>Jabiru mycteria</i>	77
<i>Harpiprion caerulescens</i>	64
<i>Theristicus caudatus</i>	761
<i>Mesembrinibis cayennensis</i>	2
<i>Phimosus infuscatus</i>	10
<i>Plegadis chihi (falcinellus)</i>	2369

Art/Species	Exemplare/Individuals
<i>Ajaja ajaja</i>	45
<i>Phoenicopterus ruber</i>	15
<i>Chauna torquata</i>	258
<i>Dendrocygna bicolor</i>	2921
<i>Dendrocygna autumnalis</i>	1787
<i>Dendrocygna viduata</i>	130
<i>Sarkidiornis melanotos</i>	2
<i>Cairina moschata</i>	354
<i>Amazonetta brasiliensis</i>	115
<i>Anas leucophrys</i>	4115
<i>Anas georgica spinicauda</i>	3
<i>Phaetusa simplex</i>	61
<i>Rynchops nigra</i>	2
<i>Ceryle torquata</i>	10
<i>Chloroceryle americana</i>	6
37 Spezies 20 Exkursionen (ganztägig)	15 632 Individuen

Anhang 3

Die beobachteten Wasservogelarten

Feldbiologische Angaben über Wasservögel im Inneren von Südamerika sind nach wie vor recht spärlich, obwohl die Feldführer von OLROG (1959 und 1968) und de SCHAUENSEE (1964 und 1970) mittlerweile durchaus die Möglichkeiten zu feldornithologischer Arbeit bieten. Die umfangreichen Studien an waldbewohnenden Vögeln (HAFFER 1974) und von Steppen-, Busch-, Savannen- und Chapparal-Biotopen (CODY 1974) zeigen auch, daß die Feldornithologie in Südamerika derzeit einen bemerkenswerten Aufschwung nimmt. Unsere Beobachtungen zum Vorkommen der Wasservögel mögen einen bescheidenen Beitrag zur Kenntnis dieser noch ziemlich vernachlässigten Gruppe leisten und die Arbeiten von EISENTRAUT (1935), FRY (1970), KAHL (1971), KRIEG (1934, 1948), LAUBMANN (1939), MITCHELL (1957), NAUMBURG (1930), NIETHAMMER (1953), SICK (1968), STEINBACHER (1962) und WETMORE (1926) für die süd- und zentralbrasilianischen, paraguayischen und ostbolivianischen Gebiete ergänzen.

Podiceps dominicus — je 1 Exemplar an der Lagoa dos Patos (23. 4. 1970) und an der Pilcomayo-Lagune bei Escalante (4. 6. 1970) in flachem Wasser nach Nahrung suchend.

Podiceps major — zwei Gruppen von 5 und 11 Ex. dieser an Rothalstauer erinnernden Art fischten im ca. 1 m tiefen Wasser der Lagoa dos Patos unweit der Guaiba-Mündung am 22. und 23. 4. 1970.

Phalacrocorax olivaceus — fehlte im April an den östlichen Ufern der Lagoa dos Patos ebenso wie Ende September 1970 an den Lagunen des Pantanals, die bereits zu geringe Wassertiefen aufwiesen, um diesem großen Sichtjäger noch geeignete Möglichkeiten zum Fischfang zu bie-

ten. Die Art war jedoch charakteristisch für die tropischen Flüsse und für die Pilcomayo-Lagunen im Gran Chaco, wo wir eine mittlere Truppgroße von 23 Exemplaren Ende Mai/Anfang Juni 1970 ermitteln konnten. Der Biguá-Kormoran jagt offensichtlich gerne in kleineren Gruppen oder allein. Er ist der einzige Vertreter der südamerikanischen Arten, der vorwiegend im Binnenland vorkommt. NIETHAMMER (1953) beobachtete ihn „in wenigen Stücken“ auf einer Lagune in Ostbolivien am Fuße der Anden.

Anhinga anhinga — je 1 Ex. des Schlangenhalsvogels sahen wir am 31. 5. und 6. 6. 1970 an der Pilcomayo-Lagune Escalante im Gran Chaco. KRIEG (1948) beobachtete ihn einzeln oder paarweise am Paraguay-Fluß, MITCHELL (1957) am Paraná-Nebenfluß Samambaia, aber nicht häufig, und NIETHAMMER (1953) berichtet von einem Stück, das er im September am oberen Beni, Ostbolivien, beobachtete. Im Gegensatz zum brasilianischen Kormoran, der nach NAUMBURG (1930) zu vielen Tausenden auf dem oberen Paraguay und im Pantanal von Mato Grosso bemerkt wurde, fehlen Häufigkeitsangaben für den Schlangenhalsvogel. Die Art scheint am südlichen Tropenrand offenbar nirgends häufig vorzukommen und recht solitär zu sein (HAVERSCHMIDT 1968).

Ardea cocoi — diesen großen, an einen riesigen Graureiher erinnernden Reiher trafen wir an nahezu allen untersuchten Gewässern mit einer maximalen Konzentration von 70 Ex. in einer Gruppe an der Bahia do Jacatigo, Pantanal. Mit einer Gesamtsumme von 214 Ex. war er der häufigste Reiher nach Silber- und südamerikanischem Seidenreiher. Bei der Nahrungssuche ist *A. cocoi* an allen Gewässer-Biotopen von amphibienreichen Sümpfen bis zu Lagunen und Flußufern zu finden, wo er bis in Wassertiefen von 60—70 cm vordringt. Die Art war sehr spärlich am Alto Paraná während einer Hochwasserphase und offensichtlich der stark getrübten und für Sichtjäger ungünstigen Flut ausgewichen.

Casmerodius albus — allein 1200 Silberreiher trafen wir am 27. 9. 1970 an der Bahia de Jacatigo, Mato Grosso versammelt. Mit einer Gesamtsumme von 1635 Individuen kam diese Art sogar dem südamerikanischen Seidenreiher an Häufigkeit gleich, doch die engere Bindung an die leichter überschaubaren Lagunen mag die tatsächlichen Häufigkeitsverhältnisse stark verdecken. Die Schlafplatzflüge der Seidenreiher zeigten deutlich (siehe *Egretta thula*) die Erfassungsschwierigkeiten in den unzugänglichen Sumpfgeländen. NIETHAMMER (1953) beobachtete den Silberreiher nur einzeln am oberen Beni, Bolivien.

Egretta thula — insgesamt 1747 Individuen (ohne die Küstengebiete mit den Schlammflächen in der Mangrove, wo der Seidenreiher z. B. in Rio de Janeiro zu Hunderten auftritt) weisen diese Art als häufigsten Reiher aus, der in allen Gewässer-Biotopen mit Ausnahme steilufiger Urwaldflüsse zu finden ist. Die größten Konzentrationen stellten wir mit 277 Ex. an einem Schlafplatz an der Lagoa dos Patos (24. 4. 1970), mit 300 Ex. am 27. 9. 1970 an der Bahia do Jacatigo, Mato Grosso und mit 343 und 427 Stück an der Laguna Escalante am Pilcomayo (29. und 31. 5. 1970) fest. Besonders die Schlafplatzflüge, die innerhalb von etwa

40 Minuten vor Sonnenuntergang die Seidenreiher in kontinuierlichem Anflug in kleinen Gruppen oder langgezogenen Reihen an ihre Schlafbäume führten, waren sehr eindrucksvoll. An beiden kontrollierten Schlafplätzen am Pilcomayo und an der Lagoa dos Patos standen die zum gemeinsamen Übernachten ausgesuchten Bäume in fast unzugänglichen Sumpfgebieten. Am Pilcomayo mischten sich neben Silberreihern auch große Gruppen von Sichlern *Plegadis chihi* unter die Schlafgemeinschaften.

Zur Nahrungssuche bewegten sich die Seidenreiher im extremen Flachwasser der Lagunen oder Sümpfe (auch Reisfelder), doch auch wasserlose Schlickflächen wurden häufig aufgesucht (z.B. in der Küstenmangrove bei Ebbe).

Florida caerulea — diesen Blaureiher fanden wir an küstennahen Flußufern und in den Chaco-Sümpfen stets einzeln und keineswegs besonders häufig (vgl. HAVERSCHMIDT 1968). Doch kann die Art aufgrund ihrer Vorliebe für Nahrungssuche in guter Deckung in den Zählungen durchaus ziemlich unterrepräsentiert sein. Sie bevorzugt insbesondere die Mangrove-Zone der Küsten (MÜLLER 1966).

Butorides striatus — nur 5 Ex. dieses an sich weit verbreiteten Reiheres konnten wir in guter Deckung dicht verwachsener Flußufer in Brasilien und im Chaco ausfindig machen, so daß die Angaben von MITCHELL (1957) nicht erweitert werden können.

Agamia agamia — nur 1 Ex. am 12. 9. 1970 am Rio São Lourenço in Zentral-Mato-Grosso beobachtet.

Syrigma sibilatrix — der Pfeifenreiher war an Kleingewässern Südbrasilien, an den austrocknenden Gräben und Lagunen im Chaco und selbst in den ausgetrockneten Überschwemmungssavannen von Mato Grosso regelmäßig in Einzelstücken oder in Paaren zu beobachten. Die mittlere „Truppgröße“ betrug 1,7 Ex. ($n = 31$ Feststellungen) mit 18 „Paaren“ als häufigstem Wert.

Pilherodius pileatus — nur eine Beobachtung am 18. 8. 1970 von einer Gruppe von 6 Stück am Itajaí bei Ilhota, Santa Catarina, Brasilien.

Nycticorax nycticorax — verbreitet in den Sumpfgebieten, insbesondere im Chaco, wo wir an der Lagune von Escalante am Pilcomayo am 31. 5. 1970 402 Ex. im stark versumpften unteren Teil der Lagune fanden. Es handelte sich offensichtlich um eine Brutkolonie, denn die Nachtreiher hielten auf Büschgruppen, die nicht näher einsehbar waren, sehr eng zusammen und hatten mind. 70 flügge Junge unter den adulten Ex. verteilt. Sicher ist die erfaßte Zahl nur ein Teil der gesamten Kolonie, die vom Boot aus nicht zu kontrollieren war.

Tigrisoma lineatum — 8 Ex. zählten wir entlang der Straßengräben der Ruta Trans-Chaco am 18. 5. 1970; sie waren alle einzeln in typischer Rohrdommeljagdweise auf Nahrungssuche (wohl überwiegend Frösche).

Tigrisoma fasciatum — 1 Ex. beobachteten wir am 19. 6. 1970 in einem kleinen Sumpf nahe dem Paraná-Strom bei Hohenau in Ostparaguay zusammen mit 2 Pfeifreiher.

Ixobrychus involucris — 1 Ex. am 8. 6. 1970 an der Lagune von Escalante, Pilcomayo, bei Abfangen der aus dem Wasser steigenden Nymphen von Eintagsfliegen beobachtet.

Ixobrychus exilis — 1 Ex. am 15. 4. 1970 im dichten Uferbewuchs des Pi-carras-Flusses kurz vor der Mündung ins Meer.

Botaurus pinnatus — 5 einzelne Ex. entlang der Rota Trans-Chaco an Wassergräben am 18. 5. 1970.

Mycteria americana — beobachteten wir nur an den Pilcomayo-Lagunen im Chaco (110 Ex.) und in besonders herausragender Konzentration an der Bahia do Jacatigo im Pantanal, wo sich am 27. 9. 70 770 Ex. versammelt hatten. Ende Mai/Anfang Juni beobachteten wir den „Waldstorch“ (wood stork) der Nordamerikaner regelmäßig beim Verzehr von Schnecken (Ampullarien) und von verletzten Fischen an den Pilcomayo-Lagunen.

Euxenura maguari — dieser Storch sieht dem Weißstorch *Ciconia ciconia* so ähnlich und zeigt so viele morphologische Gemeinsamkeiten damit, daß KAHL (1971) neuerdings vorschlägt, ihn in die gleiche Gattung *Ciconia* zu stellen. Wir sahen die Maguari-Störche zu Hunderten über die Überschwemmungsebenen von Süd-Mato-Grosso mit dem Einsetzen der Regenzeit Ende September ausschwärmen. Sie hatten sich an den Restlagunen im Pantanal versammelt, wo wir allein 840 Stück am 27. 9. 70 an einer Lagune antrafen. Weniger zahlreich waren sie am Pilcomayo, wo wir Ende Mai 1970 insgesamt 82 Ex. beobachten konnten. Die Nahrung schien überwiegend aus Fischen, Fröschen und Krabben zu bestehen.

Jabiru mycteria — dieser riesige Storch kam nur im Pantanal in größeren Ansammlungen (244 Ex. am 27. 9. 70, Bahia do Jacatigo) vor. Am Pilcomayo sahen wir höchstens 17 Stück beisammen und in den Chaco-Lagunen waren es meist einzelne Jabirús, die aus dem Schlamm der austrocknenden Überschwemmungsgebiete mit großer Geschicklichkeit die riesigen „Schlammschnecken“ (Ampullarien) herausholten und mit dem kräftigen Schnabel zerdrückten. Ein einzelnes Ex. sahen wir am 11. 9. 70 zum Paraná an der Grenze nach Mato-Grosso fliegen, wo sich am überschwemmten Ufer des Stromes offenbar mehrere eingefunden hatten. Wir konnten vom Fahrzeug aus aber nur noch 4 in der Morgendämmerung erkennen. Auffallend war die geringe Scheu dieses Storches an den Pilcomayo-Lagunen, wo wir uns bis auf etwa 15 m frei nähern konnten. Zur Brutbiologie vgl. KAHL (1971). EISENTRAUT (1935) sah ein Paar davon am oberen Pilcomayo bei Villa Montes, bestimmte es allerdings als *Mycteria americana*! Das Foto zeigt jedoch eindeutig zwei Jaribús.

Harpiprion caerulescens — von dieser durch klangvolle Rufe auffallenden Ibisart sahen wir am paraguayischen Chaco im Mai und Anfang Juni 1970 27mal einzelne Paare, 3mal 3 Ex. und ein einzelnes Tier. 2 Ex. trafen wir am 27. 9. 70 im Pantanal, Mato Grosso.

Theristicus caudatus — der Brillenibis ist einer der auffallendsten und am weitesten verbreiteten Ibissee Südamerikas. Im Gegensatz zum Braunen Sichler *Plegadis chihi* sucht diese Art vorwiegend auf dem trockenen

Ufersaum und in feuchten Savannen nach Nahrung. Wir beobachteten Brillenibisse in allen Gebieten, jedoch besonders häufig im Chaco. Insgesamt zählten wir 824 Ex. in paarweisen oder größeren Gruppen. Doch auch in den Trupps ließ sich meist ein Zusammenhalt von Paaren erkennen. Truppgrößenverteilung:

Truppgröße	1	2	3	4	5	6—10	10—20	20—30
Zahl der Fälle:	1	5	—	2	—	1	1	3
Truppgröße	30—50	50—100	> 100					
Zahl der Fälle:	2	3	4			→ ≈ 37 Ex./Schwarm		

Mesembrinibis cayennensis — 18 Ex. am 22. 9. 70 in einem Sumpfgebiet zwischen Aquidauana und Miranda in Süd-Mato Grosso und 2 Ex. am 28. 5. 70 auf der Fahrt von der Mennoniten-Kolonie nach General Diaz im paraguayischen Chaco.

Phimosus infuscatus — 4 Ex. am 23. 4. 70 an der Lagoa dos Patos, Rio Grande do Sul, 3+4 Ex. am 18. 5. 70 im zentralen Chaco und 3 Ex. am 6. 6. 70 an den Pilcomayo-Lagunen sowie 2 Ex. am 22. 9. 70 zwischen Miranda und Juveveu in Mato Grosso.

Plegadis chihi — die Rasse (?) oder nahe verwandte Form des Braunen Sichlers *Plegadis falcinellus* trafen wir sehr häufig an den Lagunen und Sumpfgebieten, insbesondere im Chaco, wo wir an den Pilcomayo-Lagunen Ende Mai/Anfang Juni regelmäßig die Sichler bei der Nahrungssuche im Flachwasser und auf den Schlafplatzflügen beobachten konnten. Dort zählten wir insgesamt 2369 Individuen mit maximalen Schwarmgrößen von 420, 446 und 723 Ex. Brillenibisse und Sichler trennen sich nahrungsökologisch fast vollständig: Erstere suchen auf trockenen Flächen der Uferzonen, letztere im sumpfigen Flachwasser nach Nahrung.

Ajaia ajaja — von Rosa Löfflern sahen wir zweimal 2 und eine Gruppe von 12 bis 16 Stück im Chaco. Nach Art der europäischen Löffler suchten sie im Flachwasser nach Nahrung (Pilcomayo-Lagunen, Ende Mai 70), wobei wir neben Jungfischen insbesondere massenhaft Eintagsfliegenlarven in den bevorzugten Bereichen ihrer Nahrungssuche feststellen konnten.

Phoenicopiterus ruber — 15 Flamingos überflogen am 29. 5. 70 frühmorgens den Pilcomayo unweit von Escalante in Richtung Südwesten.

Chauna torquata — 5 Paare der großen „Sumpfruthähne“ beobachteten wir auf dem Gebiet der Fazenda Bauer an der Lagoa dos Patos Ende April 1970. Am häufigsten kamen sie jedoch an den Sümpfen im Chaco vor, wo wir große Gruppen bis zu 117 Stück (insgesamt 258 Ex.) feststellen konnten. Überraschend ist die Fähigkeit dieser schweren Vögel aus wenigen Metern Steigflug ins Segeln überzugehen.

Dendrocygna bicolor — mit 3091 Individuen Gesamtsumme war die Gelbe Baumente die häufigste Baumentenart auf den von uns kontrollierten Gewässern. Doch davon verteilten sich allein 2921 Ex. auf die Lagunen am Pilcomayo und die restlichen entfallen auf die Bahia do Jacatigo im Pantanal. Ein ähnlich stark lokales Auftreten zeigte die Herbstente,

Dendrocygna autumnalis — die wir nur an den Pilcomayo-Lagunen beobachten konnten. Dort trat sie in gemischten Schwärmen mit der Gelben Baumente auf.

Dendrocygna viduata — am 23. 4. 70 fanden wir an der Lagoa dos Patos in Rio Grande do Sul noch Paare und einzelne ♀ der Witwenente mit Jungen. Bei 3 ♂ ♀ war der Erpel beim jungeführenden ♀ unmittelbar dabei. Wir notierten folgende Jungenzahlen: 14 kleine, 4+3+3 mittlere und 2 fast erwachsene Junge in der kleinen Brutpopulation der Lagoa negra. Insgesamt zählten wir 72 Witwenenten auf rund 1 km Uferlänge an der Lagoa dos Patos Ende April. Mit nur 130 Stück Gesamtsumme war die Witwenente in den Pilcomayo-Sümpfen und -Lagunen die seltenste der drei Baumentenarten. Auch im Pantanal trafen wir nur eine kleine Gruppe von 32 Ex. Ende September. KRIEG (1948) sah sie „in den Saladillo-Sümpfen im Norden der argentinischen Provinz Santa Fé während des Aprils zu vielen Tausenden in geballten Massen auftreten“.

Anas leucophrys — mit 4117 Individuen war die Rotschulterente die absolut häufigste Entenart im ganzen Untersuchungsgebiet, doch ist ihr Vorkommen auf ein verhältnismäßig kleines Gebiet im Chaco begrenzt, in dessen Zentrum sich die Pilcomayo-Lagunen befinden. Ein Paar dieser Enten, das wir am 12. 9. 70 am Ufer des Rio São Lourenço in Zentral-Mato Grosso feststellen konnten, ist daher bemerkenswert. Die Rotschulterente sucht ähnlich wie die Krickente *Anas crecca* im extremen Flachwasser nach Nahrung. Die Kinder der Chulupí-Indios in Escalante jagten sie mit Schleudern, doch die Enten vergrößerten ihre erstaunlich geringe Fluchtdistanz von wenigen Metern dennoch nicht.

Anas versicolor — 720 Silberenten lagen am 22. 4. 70 vor dem Ufer der Lagoa dos Patos bei der Fazenda Bauer, Rio Grande do Sul.

Anas georgica spinicauda — 3 Ex. am 30. 5. 70 auf der Lagune von Escalante, Pilcomayo.

Netta peposaca — nur am 22. 4. 70 konnten wir einen Trupp von 80 Peposakaenten auf der Lagoa dos Patos beobachten, wo sie auf der freien Wasserfläche in einer Tiefe von 0,5–1 m nach Nahrung tauchten.

Amazonetta brasiliensis — Amazonasenten trafen wir im April an der Lagoa dos Patos (107 Ex.), im Mai und Juni an den Chaco-Lagunen (115 Ex.) und im September im Pantanal (200 Ex.). Sie zählten zu den meisten verbreiteten, aber in geringer Individuenzahl vorkommenden Entenarten. An den Pilcomayo-Lagunen war Ende Mai/Anfang Juni die starke Paarbindung auffallend. 39 Paare (= 68 %) befanden sich klar erkennbar unter den 115 insgesamt gezählten Amazonasenten. Nahrungsökologisch nutzt die Art die etwas tieferen Uferzonen und schließt damit wasserseitig an die Nische der Rotschulterente an. Die noch tieferen Zonen wurden am Pilcomayo von den großen Moschusenten *Cairina moschata* genutzt.

Sarkidiornis melanotos — nur zwei Feststellungen gelangen uns von der südamerikanischen Form der Glanzgans, und zwar von 1 Paar am 8. 6. 70 auf der Lagune von Escalante und von 2 Paaren auf der Bahia do Jacatigo am 27. 9. 70.

Cairina moschata — die Moschusente kam zwar, mit Ausnahme der allerdings nur ungenügend erfaßten Lagoa dos Patos, in allen Untersuchungsgebieten vor, doch war sie nirgends häufig. Sie bewohnt offenbar gerne paarweise die kleinen Flüsse und Bäche sowie die unzugänglichen Sumpfgebiete. Nur an der Lagune von Escalante beobachteten wir größere Trupps von maximal 123 Ex. Es handelte sich vorwiegend um in Gruppen zusammengeschlossene Familien mit flugfähigen Jungen (Anfang Juni).

Fulica spec. (rufifrons?) — ein Paar Bleßhühner beobachteten wir am 24. 10. 70 auf dem Itajaí unweit von Blumenau, S. C., konnten aber die Artzugehörigkeit nicht ermitteln.

Phaetusa simplex — außer an den Pilcomayo-Lagunen, wo wir diese See-schwalbe mit dem klobigen Schnabel regelmäßig in wenigen Stücken (1—4) Ende Mai/Anfang Juni 1970 sahen, konnten wir nur 1 Ex. am 3. 7. 70 über dem Alto Paraná bei Hohenau, Ost-Paraguay, feststellen. MÜLLER (1966) sah sie zahlreich am oberen Paraguay.

Sterna superciliaris — 1 Ex. am 23. 4. 70 an der Lagoa dos Patos, 2 Ex. am 20. 6. und 3 Ex. am 3. 7. 70 über dem Alto Paraná bei Hohenau, Paraguay.

Rynchops nigra — 15 Scherenschnäbel rasteten am 22. 2. 70 auf einer Sandbank vor einer Flußmündung in der Bucht von Paranaguá, Brasilien; ein Paar streifte am 7. 6. 70 über die Lagune von Escalante, Pilcomayo.

Ceryle torquata — dieser große Eisvogel fehlte an keinem der untersuchten Gewässer, doch war er nirgends häufig und stets nur einzeln oder paarweise zu beobachten. Die Art fischt auch an der Küste, wie wir mehrfach in der Bucht von Pôrto Belo feststellen konnten (Brasilien, Santa Catarina). Vgl. auch MÜLLER (1966).

Chloroceryle americana — insgesamt 12 einzelne Exemplare dieses kleinen Eisvogels sahen wir an den Flüssen in Mato Grosso, Santa Catarina und Ostparaguay sowie an den Chaco-Lagunen. Am 21. 3. 70 konnten wir ein Ex. längere Zeit bei Blumenau/S. C. beim Fang großer Wasserinsekten (Libellenlarven, die das Ufer aufsuchten, und Wasserläufer) beobachten. Die Art bevorzugt deutlich kleinere Gewässer mit klarem Wasser und geringer Tiefe, soweit man dies aus den wenigen Daten folgern kann.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ornithologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1975

Band/Volume: [14 1](#)

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

Artikel/Article: [Biogeographie und Ökologie der Wasservögel im subtropisch-tropischen Südamerika 1-69](#)