NH



Zeitschrift für Zoologie

Festschrift zu Ehren von Dr. Johann Baptist Ritter von Spix

> Herausgegeben von E. J. Fittkau Schriftleitung L. Tiefenbacher

Zoologische Staatssammlung München, 1983 / BRARIS

SPIXIANA

Supplement 9

München, 15. Dezember 1983

ISSN 0343-5512

SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

herausgegeben von der ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

SPIXIANA bringt Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Zoologischen Systematik mit Schwerpunkten in Morphologie, Phylogenie, Tiergeographie und Ökologie. Manuskripte werden in Deutsch, Englisch oder Französisch angenommen. Pro Jahr erscheint ein Band zu drei Heften. Umfangreiche Beiträge können in Supplementbänden herausgegeben werden.

SPIXIANA publishes original papers on Zoological Systematics, with emphasis on Morphology, Phylogeny, Zoogeography and Ecology. Manuscripts will be accepted in German, English or French. A volume of three issues will be published annually. Extensive contributions may be edited in supplement volumes.

Redaktion – Editor-in-chief Priv.-Doz. Dr. E. J. FITTKAU Schriftleitung – Managing Editor Dr. L. TIEFENBACHER

Redaktionsbeirat - Editorial board

Dr. F. BACHMAIER Dr. R. FECHTER Dr. G. SCHERER
Dr. M. BAEHR Dr. U. GRUBER Dr. F. TEROFAL
Dr. E. G. BURMEISTER Dr. R. KRAFT Dr. L. TIEFENBACHER
Dr. W. DIERL Dr. J. REICHHOLF Dr. I. WEIGEL
Dr. H. FECHTER Dr. F. REISS

Manuskripte, Korrekturen und Besprechungsexemplare sind zu senden an die Manuscripts, galley proofs, commentaries and review copies of books should be adressed to

Redaktion SPIXIANA

ZOOLOGISCHE STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

Maria-Ward-Straße 1 b

D-8000 München 19, West Germany

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

Festschrift zu Ehren von Dr. Johann Baptist Ritter von Spix

Herausgegeben von E. J. Fittkau

Schriftleitung L. Tiefenbacher

Zoologische Staatssammlung München, 1983





Original im Besitz der Bayer. Akad. d. Wiss., München

0_00109100110 010	production of the	,	an integral transfer and an integral and its interest of the integral and its integral and	9,, 11111111111111111111111111111111111	
SPIXIANA	Supplement 9	167-178	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512	

Analyse von Verbreitungsmustern der Wasservögel und Säugetiere in Südamerika

Von Josef H. Reichholf Zoologische Staatssammlung München

Abstract

Analysis of Patterns of Distribution of Water Birds and Mammals in South America

South American water birds and mammals deviate from the overall trend of increase of species numbers towards the tropics. Amazonia is impoverished in this groups despite the increase of fish-feeding water birds towards the equator, but this trend is counterbalanced by the decreasing other groups of aquatic birds. Similar patterns one can find in aquatic, semiaquatic and other groups of mammals. The common cause may be the low supply in food, which is far below the limits for diving and dabbling ducks in most of the Amazonian waters with bentic biomass values around 1 gram per square meter (cf. fig. 5). The low content of electrolytes and minerals in the soils and waters of Amazonia may be the main cause of the poorness in species of water birds and mammals. The available results indicate an ecological regulation of species diversity.

1. Armut in der Fülle?

Amazonien gilt als das artenreichste Landgebiet der Erde. Neuesten Schätzungen zufolge dürfte allein der tropische Regenwald Amazoniens mehrere Millionen Arthropodenarten beinhalten. Für Waldvögel liegt die Artenzahl mit etwa 550 gut doppelt so hoch wie im Kongo-Regenwald (HAFFER 1974). In den Gewässern Amazoniens leben wenigstens 1 300 Fischarten. Das Stromsystem des Mississippi-Missouri bringt es dagegen nur auf 250 Arten und ganz Westeuropa auf 60 (ROBERTS 1973).

Andererseits gibt es durchaus auch Tiergruppen, die dem allgemeinen Trend zur Artenzunahme von den höheren zu den niederen Breiten, insbesondere zu den feuchttropischen Tiefländern äquatorialer Gebiete, nicht folgen. Süßwasserinvertebraten und Diatomeen werden als solche Ausnahmen genannt (MacArthur 1969). Amazonien ist sehr arm an Mollusken (Fittkau 1981); ein Befund, der sich zumindest für die Gehäuseschnecken und Süßwassermuscheln überzeugend mit dem extrem geringen Calziumgehalt der Böden und Gewässer Zentralamazoniens (Furch & Klinge 1978) interpretieren läßt. Nach den Randgebieten hin, insbesondere zum andinen Vorland, nimmt die Artenmannigfaltigkeit der Landschnecken rasch zu.

Eine weitere Ausnahme bilden die Wasservögel. Ihre Repräsentanz bezüglich Artenzahl und Individuenmenge bleibt in Amazonien weit unter den Werten für andere Vogelgruppen zurück. Einige Gruppen von Wasservögeln, wie etwa die Enten (Anatiden), zeigen global betrachtet sogar einen antitropischen Trend (REICHHOLF 1975). Die Armut an Enten fällt jedem Besucher amazonischer Flüsse auf, auch wenn sich lokal Ansammlungen von einigen Hundert für mehr oder minder kurze Zeit beobachten lassen. Mit den Entenmassen auf Gewässern der kühl-gemäßigten Breiten sind solche Ansammlungen kaum zu vergleichen.

Von diesem Befund ausgehend stellt sich die Frage, inwieweit sich die feuchten Tropen überhaupt als Lebensräume für größere Vögel und Säugetiere eignen. Die Analyse der Verbreitungsmuster ausge© wählter Grüppen kann zur Beantwortung dieser Frage erste Anhaltspunkte vermitteln, die sich zu überprüfbaren Arbeitshypothesen zusammenfügen lassen.

2. Verbreitungsmuster neotropischer Wasservögel

2.1 Allgemeines

Unter der ökologischen Gruppe der "Wasservögel" werden recht unterschiedliche Vogelformen zusammengefaßt, die in entscheidenden Phasen ihrer Lebensabläufe an Gewässerlebensräume gebunden sind (Reichholf 1975). Sie setzen sich ernährungsökologisch aus (Wasser-)Pflanzenfressern (herbivore Typen), Allesfressern (omnivore Typen), Abfallfressern (detritivore Typen), Verwerter von Zoobenthos (vor allem Macroinvertebraten) und Fischfresser (piscivore Typen) zusammen. Die Nahrungsaufnahme kann schwimmend, tauchend oder vom Ufer aus erfolgen. Auch bei der Technik des Nahrungserwerbs zeigen sich ganz unterschiedliche Typen, wie Lauerjäger am Ufer, Freiwasserjäger, Stoßtaucher und Gruppenjäger. Jede Technik erfordert neben den entsprechenden morphologischen Anpassungen auch einen spezifischen Energieaufwand zum Erreichen der Nahrung. Ihre Effizienz hängt vom Gewinn, d. h. von der Verfügbarkeit von entsprechender Nahrung ab. Sie kann durch artfremde Konkurrenten vermindert werden.

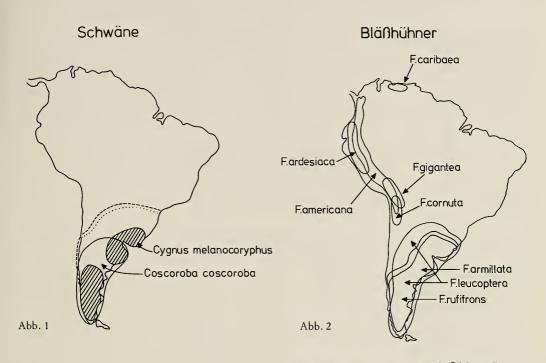
2.2 Artenzahlen

Die regionale Zusammensetzung der Wasservogelfauna unterliegt im ostandinen Südamerika drei hauptsächlichen Trends, die sich untereinander zum Teil kompensieren. Während die Zahl der Fischfresser von den gemäßigten Breiten zu den inneren Tropen klar zunimmt, verläuft die Entwicklung bei den Konsumenten niedrigerer Trophiestufen genau gegenläufig und beide Trends werden von jahreszeitlichen Wanderungen überlagert. Tab. 1 zeigt, wie dadurch eine Häufung der Artenzahlen im subtropischen Bereich zustande kommt.

		-				andinen Südamerika CHHOLF 1975)
	Trope	n	Subtro	pen	Gemäßigte	Zone
	В	G	В	G	В	G
Enten + Bläß- hühner	8	1	10	14	18	5
Fischfresser (Reiher, Störche, Kormorane, etc.)	35	5	29	7	19	4
Wasservögel (insgesamt)	43	6	39	21	37	9
Summe (Gesamtartenzahl	49		60		46	

Diese Trends wurden bereits ausführlicher behandelt (REICHHOLF 1975). Greift man die beiden ausgeprägtesten Pflanzenfressergruppen unter den Wasservögeln, die Schwäne (Gattungen Cygnus und Coscoroba) und die Bläßhühner (Gattung Fulica), heraus, so wird deutlich, wie sehr diese Arten den innertropischen Raum meiden. Selbst die Winterquartiere reichen bei Coscoroba- und Schwarzhalsschwan gerade in den subtropischen Bereich mit seinen periodisch austrocknenden Flachgewässern hinein. Amazonien wird mit seinem Meer von Flüssen und Überschwemmungsgebieten als Überwinterungsgebiet nicht genutzt. Mit 8 Fulica-Arten gehört Südamerika zu den artenreichsten Regionen für

Bläßhühner; eine konvergente Entwicklungsgruppe aus der Familie der Rallen (Rallidae), die sich in das Größenspektrum der wasserpflanzenfressenden Entenvögel (Anatidae) einreiht. Keine dieser Fulica-Arten besiedelt das tropische Tiefland, obwohl es dort auch keine unmittelbaren Konkurrenten aus der Anatiden-Gruppe gibt. Abb. 1 und 2 zeigen diese sehr charakteristischen Verbreitungsmuster. Weitere sind der Arbeit von Reichholf (1975) zu entnehmen.



Verbreitung der 8 Fulica – Arten in Südamerika

Abb. 1: Brut- und Überwinterungsgebiete (unterbrochene Linien) von Schwarzhals-, Cygnus melanocoryphus, und Koskorobaschwan, Coscoroba coscoroba. – Breeding and wintering (broken lines) areas of Black-necked and Coscoroba Swans.

Abb. 2: Außertropisches Verbreitungsmuster der phytophagen Bläßhühner (Gattung Fulica; Rallidae) in Südamerika. – Extratropical distribution of the phytophagous coots (genus Fulica; Rallidae) in South America.

3. Aquatische und semiaquatische Säugetiere

3.1 Allgemeines

Die südamerikanische Säugetierfauna setzt sich aus eigenständigen Elementen der jahrmillionenlangen Isolation und deren Überlagerung durch den großen interamerikanischen Austausch über die Landbrücke von Panama zusammen. Die Faunenbeziehungen laufen einerseits zum großen Block der Südkontinente (Gondwanaland), andererseits zur "modernen" Richtung aus der Nearktis (Keast 1969, Simpson 1981). Ein besonderes Problem stellt die pleistozäne Aussterbewelle der meisten Großsäuger dar. Die gegenwärtige Säugetierfauna Südamerikas muß als verarmt angesehen werden! Das überrascht umso mehr als die anderen Wirbeltiergruppen und die Wirbellosen gerade in der Neogaea

Wenngleich diese Theorie gute Argumente für sich hat, so bleibt doch die zentrale Frage, warum dies (nur) in Südamerika und nicht anderswo in vergleichbarem Umfang passierte. In Afrika konnten sich

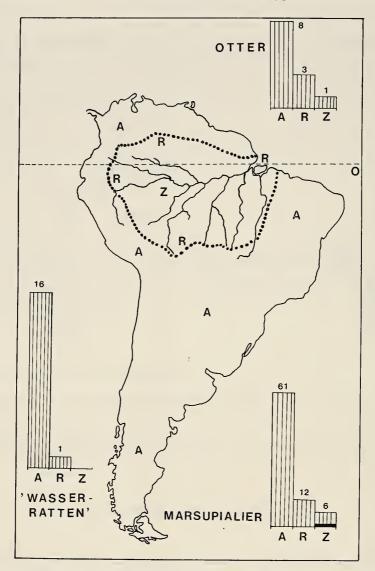


Abb. 3: Artenzahl von Ottern (Lutrinae), "Wasserratten" (Rodentia) und Beutelratten (Didelphidae) im zentral-amazonischen Regenwald (Z), in den amazonischen Randgebieten (R) und im außeramazonischen Bereich (A). Die Armut an diesen Anpassungstypen im Bereich des tropischen Tieflandregenwaldes geht daraus klar hervor. – Species numbers of otters (Lutrinae), aquatic and semiaquatic rat-like rodents ("Wasserratten") and marsupials (Didelphidae) in the central amazonian rain forest area (Z), in the marginal regions (R) and in the extra-amazonian parts of South America (A). The poorness in the central region (dotted line) is clearly visible.

©Zoologische Staatssammlung München download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at riesige Bestände von Großwild in außerordentlich reicher Artenzusammensetzung bis auf den heutigen Tag erhalten, obwohl es vom Menschen auch in der vorkolonialen Zeit dichter besiedelt gewesen war als Südamerika. Das mit weitem Abstand am dünnsten besiedelte Gebiet der Neotropis, das amazonische Tiefland, weist auch die geringste Artendichte an bodengebundenen größeren Säugetieren auf. Dies wird am deutlichsten, wenn man analog zu den Wasservögeln die aquatischen und semiaquatischen Säugetiere Südamerikas in ihren Verbreitungsmustern und Artendichten betrachtet.

3.2 Verbreitungsmuster wassergebundener Säugetiere

Die Abgrenzung "terrestrisch", "aquatisch" und "semiaquatisch" fällt bei den Säugetieren noch schwerer als bei den Wasservögeln. Im Gegensatz zu den Wasservögeln, die praktisch durchwegs den phylogenetisch alten Gruppen der Nichtsingvögel angehören und entsprechend gute Artabgrenzungen zeigen, ist die systematische Abgrenzung bei vielen Säugetierarten und -gruppen durchaus problematisch. Superspezies-Komplexe treten häufig auf (vgl. z. B. Hershkovits [1977]). Die Auswahl wurde nach Cabrera & Yepes (1960) vorgenommen und auf die "Wasserratten" ("Ratas y Ratones Acuaticas" nach der Zuordnung bei Cabrera & Yepes l. c.) der Familie Cricetidae bezogen. Ergänzend erfolgte eine Aufgliederung der Otter (Lutrinae der Familie Mustelidae) nach Vorkommen in Zentralamazonien, in den Randgebieten des tropischen Regenwaldes und in anderen Biomen außerhalb des amazonischen Regenwaldes. Die Ergebnisse für die 17 Taxa der Cricetidae und die 9 Otter-Arten sind in Abb. 3 dargestellt. Nach der Revision von van Zyll de Jong (1972) bilden die südamerikanischen Otter schwer überblickbare Superspezies-Komplexe, in denen die Zuordnung zum Artstatus schwerfällt. Je nach Wahl der Taxa ergeben sich daher unterschiedliche Artenzahlen, aber keine grundsätzlichen Aderungen im Verbreitungsmuster.

Die Verteilung zeigt ein zunächst recht überraschendes Bild. "Wasserratten" als aquatische oder semiaquatische Vertreter der Rodentia aus der Familie der Cricetiden ("Hamster") fehlen im zentralamazonischen Raum offenbar völlig. Selbst die so anpassungsfähigen Otter sind nur mit einer Art dort vertreten (*Pteronura brasiliensis*, der Riesenotter). Doch auch die erreicht ihre größten Häufigkeiten in den Gewässern der Randgebiete oder im Bereich der Überschwemmungsseen am Hauptlauf des Amazonias. Weite Bereiche Zentralamazoniens scheinen von Natur aus nur sehr geringe Bestände von Riesenottern gehabt zu haben. In den Gewässern Zentralamazoniens lebt nach unpublizierten Feststellungen von F. Reiss, Zoologische Staatssammlung München, auch eine kleinere Otter-Art (*Lontra longicaudis enudris*). Sie ist möglicherweise weiter verbreitet, als bisher angenommen wurde. Ob sie syntop mit dem Riesenotter vorkommt, ist offenbar noch nicht bekannt.

Daß dieses Verteilungsmuster nicht auf die aquatischen und semiaquatischen Gruppen beschränkt bleibt, geht aus der Aufgliederung des Artenspektrums der Beuteltiere (Marsupialia) hervor. In dieser, die Didelphiden und Caenolestiden umfassenden Gruppe, die in der Neogaea eine eigenständige adaptive Radiation durchgemacht hat, befinden sich nur zwei aquatische bzw. semiaquatische Formen, nämlich der Schwimmbeutler, *Chironectes minimus*, und die Dickschwanz-Beutelratte, *Lutreolina crassicaudata*. 77 der 79 Arten können als terrestrisch eingestuft werden. In Zentralamazonien leben nur 10% dieses Artenspektrums, in den Randgebieten 20%. Die Hauptmasse, nämlich 77% aller Arten, findet sich außerhalb des tropischen Regenwaldes, in welchem möglicherweise nur eine einzige Art der Marsupialier endemisch vorkommt! Die Verteilung in Abb. 3 zeigt also einen vom Wasser unabhängigen, antitropischen Trend.

Nimmt man die Nagetiere als Ganzes, so verbessert sich die Aufteilung keinesfalls zugunsten der feuchten Tropen. Selbst typische Arten, wie das Wasserschwein (Capybara), *Hydrochoerus hydrochaeris*, (Abb. 4) sind keineswegs gleichmäßig über die amazonischen Gewässersysteme verbreitet. Vielmehr zeigen sie lokale Häufungen ihrer Siedlungsdichte in den Randgebieten bzw. am Hauptstrom des Amazonas und im Mündungsgebiet. Die größten Bestandsdichten wurden aber wohl außerhalb, in den Savannen Venezuelas und ganz besonders am Paraná-Paraguay erreicht.

Wenige Befunde liegen für die Siedlungsdichte von Flußdelphinen (Inia geoffrensis und Sotalia pallida) in amazonischen Gewässern vor. Der eigentliche Flußdelphin, Inia geoffrensis, besiedelt haupt-



Abb. 4: Verbreitung und Siedlungsdichte (Maximum in den schwarzen Bereichen) des Wasserschweins, *Hydrochoerus hydrochaeris*, in Südamerika. – Distribution and abundance (highest density in the dark areas) of the Capybara, *Hydrochoerus hydrochaeris*, in South America.

sächlich die westlichen Randgebiete (Alto Amazonas, Nebenflüsse in Peru und Bolivien), während Sotalia weiter verbreitet ist und auch den unteren Amazonas sowie die Mündungsseen (z. B. am Tocantins) bewohnt. Stenodelphis blainvillei kommt im Rio de la Plata vor. Die Flußdelphin-Population im bolivianischen Beni-Gebiet trennt Pilleri (1977) als eigene Art Inia boliviensis von Inia geoffrensis ab. Da die Areale nicht überlappen, sondern durch die Stromschnellen des Rio Madeira getrennt sind, ergibt sich daraus wiederum die Superspezies-Situation. Die gründliche Kartierung von Pielleri & Ghir (1977) zeigt darüberhinaus, daß die Vorkommen von Inia geoffrensis in Amazonien genau mit der Region des "andinen Vorlandes" nach Fittkau (1973b) zusammenfallen. Für große Flußsysteme im Bereich der zentralamazonischen Tertiärsedimente fehlen dagegen Flußdelphin-Nachweise; ein Befund, der sehr gut mit der geochemischen Gliederung übereinstimmt (Fittkau 1. c.).

Von den Seekühen (Trichechidae) lebt *Trichechus inunguis* im Amazonas-Stromsystem und in den Altwässern vom Andenvorland bis Marajó (Mündungsdelta), während die zweite Art, *Trichechus manatus*, die Küstengewässer der Karibik von Florida über Venezuela und die Guianas bis Nordostbrasilien besiedelt. Im Vergleich zu anderen wasserpflanzenfressenden Großsäugern zeichnen sich die Seekühe durch ein ausgesprochen träges Verhalten aus. Die von der Nahrungswahl am ehesten vergleichbaren Wasserbüffel, *Bubalus arnee*, wurden erfolgreich auf der Mündungsinsel Marajó im Amazonas-Delta eingebürgert, wo sie teilweise verwilderten, aber bislang – im Gegensatz etwa zu Nordaustralien mit ebenfalls tropischen Lebensbedingungen – keine weitere Ausbreitung flußaufwärts schafften.

Schließlich bevorzugen Tapire, insbesondere der südamerikanische Flachlandtapir, *Tapirus terrestris*, die Nähe von Gewässern. Sie schwimmen gut und beweiden auch die Ufervegetation. Sie zählen zu einer stammesgeschichtlich alten Restgruppe der Nashornverwandtschaft innerhalb der Perissodactyla. Im Gegensatz zur vielleicht naheliegenden Annahme, daß der tropische Regenwald Amazoniens ihnen als Refugium seit ihrer Entstehungszeit im Oligozän gedient haben könnte, sind Tapire erst zu

Beginn des Pleistozans vor rund 1 Million Jahren nach Südamerika über die Mittelamerikanische Landbrücke eingewandert (THENIUS in GRZIMEK 1968) und zählen hier also zu den jüngsten Mitgliedern der Fauna! Im zentralen Raum bleiben sie selten und waren dort wohl auch nie häufig.

3.3 Andere Säugetiergruppen

Eine bedeutende Gruppe von Säugetieren, die in Südamerika endemisch ist, fand bisher noch keine Berücksichtigung. Es sind dies die Primaten, die sich hier in der Isolation von den anderen tropischsubtropischen Kontinentalbereichen als ganz eigenständige Teilordnung der Breitnasenaffen (Platyrrhina) entwickelten. Erstaunlicherweise fehlen bodenbewohnende Arten völlig und viele benutzen ihren Schwanz als Greifschwanz (5. Hand); eine Eigenschaft, die umgekehrt den altweltlichen Schmalnasenaffen (Catarrhina) fehlt. Die Waldstruktur und die Häufigkeit von Palmen werden damit in Verbindung gebracht (Emmons & Gentry 1983).

Die Nahrung der Neuweltaffen besteht in erster Linie aus Blättern und Früchten (große Arten) sowie Insekten (kleine Arten, insbesondere die Krallenaffen Callithricidae). Keine einzige Anpassungslinie zeigt auch nur annähernd die Tendenz einer Entwicklung zu Menschenaffen oder vergleichbaren Formen; ebenso fehlen Formen, die den Boden als Nahrungsraum nutzen (z. B. Äquivalente zu den

Pavianen).

Die Hauptverbreitungsgebiete der Gürteltiere (Dasypodidae), Faultiere (Bradypodidae) und Ameisenbären (Myrmecophagidae), drei typisch südamerikanische Familien aus der urtümlichen Gruppe der Nebengelenktiere (Xenarthra) – aus dem Tertiär in großer Artenfülle bekannt –, umgehen ganz ähnlich wie jene der Marsupialier den zentralamazonischen Raum. Die Faultiere leben darin jedoch mit größter Häufigkeit in den Randbereichen und entlang des Hauptstromes. Sie sind extrem langsam in ihren Bewegungen und weisen einen sehr geringen Nahrungsumsatz pro Zeiteinheit auf.

Die Ameisenbären nutzen mit Ameisen und Termiten die beiden individuenreichsten Insektengruppen. Dennoch bleiben sie im tropischen Regenwald selten im Vergleich zu den Savannen (Carrado und Llanos) der Randgebiete. Die Gürteltiere entwickelten ihre Formenvielfalt ebenfalls außerhalb des Regenwaldbereiches. Riesenformen starben erst während des Pleistozäns aus. Vor gut 10000 Jahren müssen sie noch zusammen mit dem von Norden her einwandernden Menschen existiert haben.

Als Gegenstück zu diesen altertümlichen Familien eroberten die aus Nordamerika eingewanderten Feliden rasch fast alle Lebensraumtypen (Biome) Südamerikas. Wiederum bleibt ihr Artenspektrum jedoch im Regenwaldbereich artenarm und die wenigen Arten, die hier vorkommen, stellen sehr anpassungsfähige Generalisten bzw. hochspezialisierte Vogeljäger (Baumozelot, *Leopardus wiedi*) dar. In den Randgebieten werden die Katzen rasch artenreicher. Von anderen Carnivoren zählen insbesondere Nasenbären und Waschbären zu weit verbreiteten Angehörigen der Regenwald-Säugetiere. Ihre Verbreitungsgebiete reichen jedoch über Amazonien hinaus. Zu eigenständigen Formbildungen oder gar zu adaptiven Radiationen kam es hier nicht.

Cerviden erreichten Südamerika ebenfalls von Nordamerika aus. Die Gattung Odocoileus geht in den Bereich des zentralen Amazoniens. Die Pampas- und Spießhirsche (Blastoceros und Mazama) sowie die Andenhirsche (Hippocamelus) und Pudus (Pudu) umgehen wie auch die meisten Odocoileus-Arten den zentralen Raum weitgehend oder meiden den tropischen Regenwald ganz. Ihre Geweihe sind schwach entwickelt im Vergleich zu anderen (Trug)Hirschen gleicher Körpergröße. Großformen, wie Wapiti und Elch in Nordamerika, fehlen ganz.

Auf weitere Unterschiede, insbesondere im Vergleich zu den anderen Südkontinenten, gehen die sehr ausführlichen Studien von Keast (1969) und Hershkovitz (1969) ein. Der tropische Regenwald nimmt in Südamerika etwa ¹/₃ der Landesfläche ein. Nach den Arten-Areal-Beziehungen (MacArthur & Wilson 1967, MacArthur 1972) wäre zu erwarten, daß er rund die Hälfte des gesamten südamerikanischen Artenspektrums der Säugetiere umfaßt!

Die einzige Ausnahme scheinen die Fledermäuse zu machen. Doch deren Vorkommen und Häufigkeiten sind noch viel zu wenig bekannt, um schlüssige Aussagen für den amazonischen Raum machen zu können. Nach unpublizierten Mitteilungen von J. KOEPCKE, Zoologische Staatssammlung, dürfte es at wiederum besonders in den westlichen Randgebieten zu hoher Artendichte kommen.

Die Auswahl der Säugetier-Gruppen ist daher nicht so willkürlich, wie sie auf den ersten Blick erscheinen mag. Es mangelt über weite Strecken an Daten über Vorkommen und Häufigkeit. Wo sie in einigermaßen verwertbarem Umfang vorhanden sind, zeigen sich jedoch die geschilderten Muster der Areale und Artenhäufigkeiten. Es kann daher durchaus als erste Näherung angenommen werden, daß sie die tatsächlichen Verhältnisse hinreichend genau widerspiegeln.

Davon ist Amazonien weit entfernt und Südamerika geradezu ärmlich im Vergleich zu Afrika, wo der Regenwald durchaus eigenständige Großformen hervorgebracht und erhalten hat (Okapi z. B.) oder eigene Waldformen von weit verbreiteten Steppenarten zu finden sind (z. B. Waldelefanten, Waldbüffel, zahlreiche Antilopenarten). Die geringe Biomasse von Säugetieren im tropischen Regenwald (Delany & Happold 1979; vgl. auch Rahm 1972) wäre für den Artenreichtum an sich kein entscheidender Grund der Abnahme, denn auch die meisten Vogelarten kommen in Amazonien (und in anderen tropischen Regenwaldgebieten) meist nur in vergleichsweise geringer Bestandsdichte vor. Sie steht aber mit der Extinctionswahrscheinlichkeit in engem Zusammenhang (vgl. dazu auch Fleming 1979). In der Diskussion soll daher versucht werden, diese merkwürdige Aufteilung der Artenspektren bei Säugetieren und (Wasser)Vögeln in der Neotropis vergleichend und in einer einheitlichen Theorie zu interpretieren.

4. Diskussion

Trotz gruppenspezifischer Unterschiede und Besonderheiten lassen sich einige übereinstimmende Merkmale der südamerikanischen Wasservogel- und Säugetierfaunen herausschälen. So sind Großvögel und größere Säugetiere generell in Amazonien schwach vertreten, artenarm und in niedrigen Bestandsdichten vorkommend. Das liegt einmal daran, daß Gräser und höhere Wasserpflanzen nur in kleinen Beständen vorkommen oder ganz fehlen. Bei Wasserpflanzen spielt die extreme Armut der Gewässer an Elektrolyten, insbesondere an Calzium und Phosphaten eine ganz entscheidende Rolle (Furch & Klinge 1978). Die ökologische Gliederung Amazoniens trägt diesem Nährstoffangebot Rechnung (Fittkau 1973b, 1982). Sie zeigt, in wie starkem, ja dominierendem Maße die Artenmannigfaltigkeit vom Angebot an Nährstoffen beeinflußt wird. Aber im Gegensatz zu den Wirbellosen und den niederen Wirbeltieren sowie einigen Vogelgruppen (Suboscines, Oscines), bei denen der Nahrungsknappheit mit Spezialisierung – und damit mit einer Erhöhung der Diversität – begegnet wird, sinkt die Artenmannigfaltigkeit für Wasservögel, aber auch für zahlreiche Landvogelgruppen und ganz

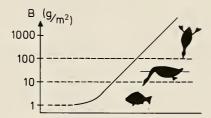


Abb. 5: Nahrungsangebot (in Gramm Biomasse pro Quadratmeter Bodenoberfläche) und Nutzungsstufen: Die Fische kommen bereits mit einer durchschnittlichen Biomassedichte von etwa 1 g/m² gut zurecht; gründelnde Wasservögel benötigen eine zehnfach höhere Biomassedichte und bei tauchenden Arten steigt das Limit nochmals um etwa den Faktor 10. Für Tauchenten lohnt sich daher das aufwendige Tauchen nur bei einem Nahrungsangebot von mehr als 100 g/m². Optimale Werte liegen für sie bei 1 kg/m². – Food supply (in grams biomass per square meter) and trophic positions: Fishes thrive already at a biomass density of about 1 g/m². Dabbling ducks need a ten times higher density of fodd biomass. For diving ducks the energy requirement while diving may be balanced only at levels above 100 g/m². Optimal gains are achieved at about 1 kg/m².

besonders für die Säugetiere in den geomorphologisch sehr gealterten Räumen des tropischen Tieflandes von Südamerika stark ab. Relativ hohe Artenzahlen (zumindest über größere Flächeneinheiten und bei Berücksichtigung von Superspezies-Komplexen) bleiben nur für die baumbewohnenden Affen und für die Fledermäuse erhalten.

Läßt sich hierfür eine einheitliche Erklärung als überprüfbare Arbeitshypothese finden?

Einen unmittelbaren Ansatz liefern die Wasservögel, für die aus den gemäßigten und subarktischen Breiten umfangreiche nahrungsökologische Untersuchungen vorliegen. Sie sollen hier nur bezüglich der grundsätzlichen Ergebnisse modellhaft ausgewertet werden.

Abb. 5 zeigt dieses Modell. Es geht davon aus; daß für die verschiedenen Grundtypen der nahrungsökologischen Nutzung der aquatischen Benthosfauna oder der Wasserpflanzen unterschiedliche energetische Ausgaben geleistet werden müssen, bevor der Gewinn (durch die erfolgreiche Nahrungsaufnahme) bilanziert werden kann. Ob die Bilanz positiv wird, hängt von der jeweiligen Nahrungsdichte und von der Höhe der Ausgaben ab.

Während Fische ohne weiteres bei einer Nahrungsdichte von 0,5–10 g/m² zu einer positiven Bilanz kommen, da sie weder Energieausgaben für die Aufrechterhaltung einer bestimmten inneren Körpertemperatur noch zur Überwindung des Auftriebes einzusetzen haben, benötigen Gründelenten schon eine Nahrungsdichte von mindestens 10 g/m². Für Tauchenten schließlich lohnt sich das energieaufwendige Tauchen langfristig gesehen nur dann, wenn die erreichbare Nahrungsdichte über 100 g/m² liegt. Ihre Optimalzone bewegt sich um 1000 g/m². Solche Werte werden in amazonischen Gewässern – von ganz lokalen Ansammlungen vielleicht abgesehen – nicht erreicht. Die Meßwerte bewegen sich vielmehr oft unter 1 g/m² (FITTKAU et al. 1975, REISS 1973, 1976). Selbst die 6,2 g/m² der Lago Jacaretinga (REISS 1976) als Maximalwert, der 44× höher liegt als der Wert für den Lago Tupé, reicht kaum aus, um die Ansprüche von gründelnden Enten zu erfüllen. Nur wenn, wie dies die großen Moschusenten, Cairina moschata, tun, andere Nahrung (Früchte) zusätzlich aufgenommen werden oder das Ufer in die Nahrungssuche mit einbezogen werden kann, kommen Arten mit sehr weiter nahrungsökologischer Nische durch.

Das Tauchen als energieaufwendige Technik lohnt sich bei sehr kompakter Nahrung. Daher das Vorherrschen der fischfressenden Formen (die hier weit zu sehen sind, d. h. der Verzehr von Krebsen, Muscheln und anderen, kompakte Nahrungsbiomasse anbietenden Wassertieren ist mit eingeschlossen!) in den amazonischen Gewässern bei Wasservögeln und aquatischen Säugetieren.

Die hohe Position in den Nahrungsnetzen bedeutet jedoch hohe Energieverluste, so daß in aller Regel nur geringe Siedlungsdichten möglich sind. Ausnahmen betreffen Fischwanderungen oder schrumpfende Lagunen mit zeitweise hoher Fischdichte.

Im Gegensatz zur aufwendigen Nahrungssuche durch Tauchen erfordert das Anwarten wenig Energieausgaben über den Grundumsatz hinaus. Das Verhältnis bewegt sich etwa zwischen dem 2–3fachen des Grundumsatzes (Abb. 6). Dafür steht dem Lauerjäger aber nur ein schmaler Uferstreifen als Jagd-

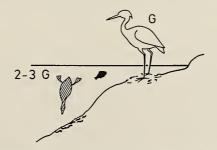


Abb. 6: Unterschiedliche Kosten für die "Lauerstrategie" und die aktive Tauchjagd bei fischfressenden Wasservögeln. G = Grundumsatz des ruhenden Vogels. – Differences in the energetic costs of the "sit-and-wait"-tactic and active diving after fishes, based on the basic metabolic requirement (G).

gebiet zur Verfügung. Die geringen Ausgaben treffen mit geringer Reichweite zusammen. Für Vögel mit gut isolierendem Federkleid und der Möglichkeit zu einfachem, schnellen Ortswechsel durch Flüge bedeutet die Anwartestrategie zweifellos eine erheblich günstigere Technik als für Säugetiere entsprechender Größe. Sie können sich weniger leisten, lange erfolglos zu warten. Lauerjäger unter Säugetieren sind daher selten und auf größere Katzen mit – relativ zur Körpermasse – geringerem täglichen Nahrungsbedarf sowie der Fähigkeit länger zu hungern beschränkt. Der weitgehende Ausfall dieser Möglichkeit trägt sicher dazu bei, daß das Artenspektrum der Säugetiere noch viel dürftiger als das der Wasservögel ist.

Gerade die Möglichkeit, längere Hungerperioden durch Warten und durch verminderte energetische Ausgaben zu überbrücken, stellt eine der wichtigsten Strategien der großen piscivoren und insektivoren Reptilien dar. Krokodile (Caimane) können nicht nur sehr lange hungern, sondern durchaus auch im Kreislauf der Nährstoffe eine zentrale Rolle spielen, indem sie Mangelphasen überbrücken ohne zugrunde zu gehen (Fittkau 1973a). Ähnlich, aber in kleinerem Maßstab benutzen die insektenfressenden Reptilien die Sonne als Wärmequelle, während sie auf Insektenbeute warten. Mit weniger als 20% des Grundumsatzes eines vergleichbaren warmblütigen Säugetieres oder Vogels können sie einen erheblich höheren Anteil an der Beute in Wachstumsprozesse oder zu Eibildung verwenden, da sie kaum oder nicht "heizen" müssen. Die "sit-and-wait-Taktik" ist daher von den Reptilien und Vögeln weitgehend besetzt, aber für die Säugetiere keine nennenswerte Strategie zum Überleben im tropischen Regenwald.

Bei den Säugetieren entsteht ein anderes Problem: die Ableitung überschüssiger Wärme bei hoher Aktivität unter den Bedingungen hoher Temperaturen und hoher Luftfeuchtigkeit. Der Vorteil, der mit hohen Innentemperaturen (und der damit verbundenen Reaktionsfähigkeit) bei niedrigen Außentemperaturen verbunden ist, verkehrt sich dann rasch ins Gegenteil. Viele Säugetierarten sind daher nachtaktiv oder brauchen die Wassernähe (Tapir, Wasserschwein).

Die Ausnahmen finden sich wiederum bei den Affen. Sie leben überwiegend oder ausschließlich (im Falle der großen Arten) im Kronenbereich der Bäume, wo sie Umweltbedingungen ausgesetzt sind, die physiologisch betrachtet mehr den Savannenverhältnissen (hohe Sonneneinstrahlung, geringe[re] Luftfeuchtigkeit) entspricht, als dem Innenklima des Regenwaldes. Die kleinen Formen dagegen verlegen einen wesentlichen Teil der Aktivität in die Nacht oder sind ganz nachtaktiv.

Beiden ökologischen Gruppen ist gemeinsam, daß sie ihre Nahrung sehr wenig pro Zeiteinheit nutzen, d. h. einer gegebenen Fläche einen nur ganz geringen Teil der momentanen Biomasse entziehen. Bei den großen herbivoren Affen sind dies wenige Blätter oder Früchte aus der großen Masse des Laubwerks und bei den Insektenfressern wenige Individuen aus den Populationen, deren Produktivität durch die Nutzung nicht beeinträchtigt wird. Die Biomasse der Affen bleibt weit unter 1‰ bezogen auf die Pflanzenbiomasse oder um 1% bezogen auf das Insektenangebot. Sie können daher ihre Nahrungsbasis ohne die Produktivität erhaltende Verzögerungszeiten nutzen. Zeitverzögerungen zwischen Produktion und Verbrauch sind jedoch notwendig, wenn hohe Nutzungsraten zustandekommen (REICHHOLF 1976). Sonst wird die Produktivität sehr schnell herabgedrückt auf ein Niveau, das keine hohen Nutzungsraten mehr verträgt (COLINVAUX 1979, REMMERT 1973).

Dieser Umstand ist vielleicht die entscheidende Ursache für die geringe Artendiversität und die sehr geringe Siedlungsdichte der Säugetiere im tropischen Regenwald Amazoniens. Es kann noch nicht abgeschätzt werden, inwieweit die Nutzung durch andere Konsumentengruppen (Konkurrenten) die produzierte Biomasse so sehr unter den Schwellenwerten hält, die eine intensivere Nutzung – und damit die Existenz von Großsäugern in dichten Herden – ermöglichen würde. Bei den Wasservögeln scheinen diesen Effekt die Fische hervorzubringen. Sie halten durch mehr oder minder konstante Beweidung die Macroinvertebraten-Biomasse deutlich unter dem Schwellenwert von etwa 10 g/m². Bei ganzjährig hohen Wassertemperaturen können sich keine Akkumulationsprozesse abspielen, die zu einer entsprechenden Erhöhung der Biomasse führen würden.

Die extreme Nährstoffarmut der ausgelaugten, uralten Böden Amazoniens, aber auch anderer Großräume im ostandinen Südamerika (Gran Chaco, Cerrados, Pampa) läßt auch bei stärker saisonel-

ler Produktion keine größere Akkumulation von Nahrung zu. Die geochemische Verarmung (FITTKAU 1982) steht daher in gutem Einklang mit dem zoogeographischen Befund von der Armut an "Hochleistungsorganismen" bezüglich des Stoff- und Energiehaushaltes. Ein reichliches Angebot, ja ein Überangebot von Wärme und Wasser kann dieses Defizit nicht ausgleichen. Die Produktion wird in andere Bahnen gelenkt; die Pflanzen produzieren "unter dem Zwang zu produzieren" in viel stärkerem Maße Ballaststoffe als in kühlgemäßigten oder kalten Klimaten mit reichlicher Nährstoffversorgung (FITTKAU mündl. Mitt.). Hieraus die notwendigen Nährstoffe zu entnehmen, wird für große, biomassereiche Organismen gewiß ein einschneidendes Problem.*

Der tropische Regenwald, insbesondere der Regenwald Amazoniens, ist kein Anpassungsraum für größere warmblütlige Organismen – und damit vielleicht auch kein Nutzungsraum für die Haustiere und Nutzpflanzen des Menschen. Die Stoffumsatz-/Energiebilanz dürfte in aller Regel zu ungünstig ausfallen.

Dank

Eine vereinfachende Zusammenschau riskiert immer ein höheres Maß an Unschärfe und ergänzt einen Teil der Argumentation, die sich unmittelbar auf die verfügbaren Daten begründet, mit spekulativen Schlußfolgerungen. Wenn diese in die falsche Richtung gegangen sein sollten, so betrifft es allein den Verfasser und keinesfalls Dr. E. J. FITTKAU, mit dem er so viele Details und die großen Züge der Argumentation so ausführlich diskutierte, daß es schwerfällt, die eigenen Überlegungen von der Fülle der Anregungen, die bei diesen Erörterungen auftauchten, abzugrenzen. Für zahlreiche Hinweise und anregende Diskussion danke ich auch Kollegen Dr. F. REISS.

Literatur

CABRERA, A. & J. YEPES 1960: Mamiferos Sud-Americanos. - 2. ed., Ediar, Tucuman, Buenos Aires.

COLINVAUX, P. 1979: Why big fierce animals are rare. - Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.

DELANY, M. J. & D. C. D. HAPPOLD 1979: Ecology of African mammals. - Longman, London.

EMMONS, L. H. & A. H. GENTRY 1983: Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensiletailed vertebrates. – Am. Nat. 121: 513–524

- FITTKAU, E. J. 1973a: Crocodiles and the nutrient metabolism of Amazonian waters. Amazoniana 4: 103–133 — 1973b: Artenmannigfaltigkeit amazonischer Lebensräume aus ökologischer Sicht. Amazoniana 4: 321–340
- 1976: An ecological perspective of species diversity in an Amazonian context. Animal Research and Development 3: 64–85
- — 1981: Armut in der Vielfalt Amazonien als Lebensraum für Weichtiere. Mitt. Zool. Ges. Braunau 3: 329–343
- 1982: Struktur, Funktion und Diversität zentralamazonischer Ökosysteme. Arch. Hydrobiol. 95: 29-45
- , U. IRMLER, W. J. JUNK, F. REISS & G. W. SCHMIDT 1975: Productivity, Biomass and Population Dynamics in Amazonian Water Bodies. – In: GOLLEY & MEDINA (eds.): Tropical Ecological Systems. p. 289–311.
 Springer Verl., Berlin.

^{*} Ein starkes Indiz für diese Annahme läßt sich von den Abschußquoten ableiten, die nach Angaben der IUCN für Amazonien für den Zeitraum 1960–67 vorliegen. Die Entnahme von 990000 Hirschen, 480000 Wasserschweinen, 2170000 Pekaris, 17000 Riesenottern und 1200000 Kaimanen führte zu einer ganz drastischen Verminderung, lokal offenbar zur Vernichtung der Bestände, obwohl sie nur 0,5 Ex./km² bedeuten! In der Bundesrepublik verträgt der Wildschweinbestand eine jährliche Entnahmequote von etwa 0,15 Ex./km², obwohl das Wildschwein nur sehr begrenzt und keineswegs im ganzen Land vorkommt. Für die Pekaris läge der Wert gerade doppelt so hoch – und diese anpassungsfähigen Nabelschweine scheinen unter der Abschußquote am wenigsten zu leiden. Betrachtet man die Entnahmequote für die Hirsche (weniger als 0,2 Ex./km²), so wird sie allein vom Reh in der Bundesrepublik (2,5 Ex./km²) um mehr als das Zehnfache übertroffen, ohne daß hierzulande die Rehwildbestände deswegen abnehmen würden. Diese Vergleichzahlen zeigen, wie völlig unterschiedlich die Produktivität der Bestände ausfällt.

- ©FLEMING; To H14979: Neotropical mammalian diversity: Faunal origins, community composition, abundance, and at function. In: A. G. MARSHALL (ed.): The Abundance of Animals in Malesian Rain Forests. Trans. Sixth Aberdeen-Hull Symp. Malesian Ecol. p. 67–89
 - FURCH, K. & H. KLINGE 1978: Towards a regional characterization of the biogeochemistry of alkali- and alkaliearth metals in Northern South America. – Acta Scient. Venezolana 29: 434–444
 - HAFFER, J. 1974: Avian speciation in tropical South America. Publ. Nuttall Orn. Club 14: 1-390
 - HERSHKOVITS, P. 1969: The recent mammals of the neotropical region: a zoogeographic and ecological review. Quart. Rev. Biol. 44: 1–70
 - — 1977: Living New World Monkeys (Platyrrhini). I. Univ. Chicago Press, Chicago, London.
 - KEAST, A. 1969: Evolution of mammals on southern continents VII: Comparisons of contemporary mammalian faunas of the southern continents. Quart. Rev. Biol. 44: 121–167
 - MACARTHUR, R. H. 1969: Patterns of communities in the tropics. In: LOWE-MCCONNELL (ed.) Speciation in tropical environments. Biol. J. Linnean Soc. London 1: 19–30
 - — 1972: Geographical Ecology. Harper & Row, London
 - & E. O. WILSON 1967: Island Biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.
 - PILLERI, G. & M. GHIR 1977: Observations on the Bolivian (Inia boliviensis d'Orbigny, 1834) and the Amazonian Bufeo (Inia geoffrensis de Blainville, 1817) with Description of a New Subspecies (Inia geoffrensis humboldtiana). Investigations on Cetacea 8: 11–76
 - RAHM, U. 1972: Zur Verbreitung und Ökologie der Säugetiere des Afrikanischen Regenwaldes. Acta trop. 29: 452–473
 - REICHHOLF, J. 1975: Biogeographie und Ökologie der Wasservögel im subtropisch-tropischen Südamerika. Anz. orn. Ges. Bayern 14: 1–69
 - 1976: Die quantitative Bedeutung der Wasservögel für das Ökosystem eines Innstausees. Verh. Ges. Ökol. Wien 1975: 247–254
 - REISS, F. 1973: Zur Hydrographie und Makrobenthosfauna tropischer Lagunen in den Savannen des Território de Roraima, Nordbrasilien. Amazoniana 4: 367–378
 - 1976: Charakterisierung zentralamazonischer Seen aufgrund ihrer Makrobenthosfauna. Amazoniana 6: 123–134
 - REMMERT, H. 1973: Über die Bedeutung warmblütiger Pflanzenfresser für den Energiefluß in terrestrischen Ökosystemen. J. Orn. 114: 227–249
 - ROBERTS, T. R. 1973: Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins. In: MEGGERS et al.: Tropical forest ecosystems on Africa and South America: A comparative review. p. 239–254. Smithsonian, Washington, D. C.
 - SIMPSON, G. G. 1981: Splendid Isolation. Univ. Chicago Press, Chicago und London.
 - THENIUS, E. 1968: Tapire. In: GRZIMEKS TIERLEBEN. Bd. 8: 17-33. Piper Verl., München.
 - VAN ZYLL DE JONG, C. G. 1972: A Systematic Review of the Nearctic and Neotropical River Otters (Genus *Lutra*, Mustelidae, Carnivora). Life Sci. Contr. R. Ont. Mus. 80: 1–104

Anschrift des Verfassers: Dr. Josef Reichholf, Zoologische Staatssammlung, Maria-Ward-Str. 1B, D-8000 München 19

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Spixiana, Zeitschrift für Zoologie, Supplement

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: 009

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

Artikel/Article: Analyse von Verbreitungsmustern der Wasservögel und

Säugetiere in Südamerika 167-178