

**Zeitschrift:** Acta Tropica  
**Herausgeber:** Schweizerisches Tropeninstitut (Basel)  
**Band:** 29 (1972)  
**Heft:** 4

**Artikel:** Zur Verbreitung und Ökologie der Säugetiere des afrikanischen Regenwaldes  
**Autor:** Rahm, U.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-311812>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 20.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## Zur Verbreitung und Ökologie der Säugetiere des afrikanischen Regenwaldes

U. RAHM

Studien über die geographische Verbreitung der Säugetiere und deren Ökologie sind nicht nur von zoogeographischem und säugetierkundlichem Interesse. Sie geben unter anderem auch wertvolle Hinweise für die Parasitologie. Bekanntlich sind viele Endo- und Ektoparasiten wirtsspezifisch, und die Verbreitung und Lebensweise der Wirtstiere können nützliche Informationen liefern. Sehr viele Kleinsäuger, vor allem Nagetiere, haben als Laboratoriumstiere für parasitologische Studien an Bedeutung gewonnen, und immer wieder werden neue Endo- und Ektoparasiten entdeckt, wobei die Fauna des afrikanischen Regenwaldgebietes erst in den letzten Jahrzehnten in vermehrtem Maße untersucht worden ist. Unsere eigenen Studien wurden im Rahmen eines Forschungsprogrammes mit dem Titel «Vectors and Reservoirs of Diseases in Central Africa» durchgeführt, das von der Life Sciences Division, Army Research Office, unterstützt wurde. Die Resultate unserer Untersuchungen sind zum Teil bereits publiziert, die vorliegende Arbeit soll einen allgemeinen Überblick über die ökologischen und zoogeographischen Probleme geben. Die Bearbeitung der Ektoparasiten ist noch nicht abgeschlossen.

Wenn wir die Verbreitung und Ökologie der afrikanischen Regenwald-Säugetiere und ihren Lebensraum untersuchen, so können wir vier Hauptaspekte unterscheiden: 1. Die flächenmäßige und geographische Verbreitung des Waldes und seiner Fauna. 2. Die Gliederung des Waldes nach Höhenstufen, das heißt die Unterteilung in tropischen Regenwald der Niederungen und in Berg- oder Montanwald. 3. Die vertikale Gliederung innerhalb des Waldes, welche die verschiedenen Etagen berücksichtigt. 4. Der Unterschied zwischen primärem und sekundärem Wald und damit den Einfluß des Menschen auf die Vegetation und die Fauna. Es ist jedoch nicht möglich, diese vier Kapitel streng getrennt zu behandeln, da zum Beispiel in Ostafrika dieselbe Säugetierart sowohl Bergwald, Regenwald und Küstenwald bewohnen kann.

Betrachten wir die heutige Verbreitung des afrikanischen Regenwaldes, so erkennen wir, daß er sich als schmales Band der westafrikanischen Küste entlang, von der Sierra Leone bis zum Kamerunberg, hinzieht. Im Gebiet von Togo und Dahomey wird die Regenwald-Vegetation durch einen Savannenkeil, der bis zur Küste reicht, unterbrochen. Weite Gebiete des ehemaligen Äquatorialafrika und des Kongo sind

von Wald bedeckt, und seine östliche Begrenzung bilden die Bergketten des zentralafrikanischen Grabenbruches. Ausläufer dieses Regenwaldes finden wir noch heute in Form von Waldinseln in Uganda und im westlichen Kenya. Der ostafrikanischen Küste entlang erstrecken sich Restbestände von Küstenwäldern, die ökologisch einem Regenwald gleichgestellt werden können. Der tropische Regenwald setzt sich aus immergrünen, mindestens 30 Meter hohen und viel Feuchtigkeit verlangenden Gehölzen zusammen. Neben dickstämmigen Bäumen charakterisieren Lianen und Epiphyten diesen Wald. Wichtig für das Gedeihen eines tropischen Regenwaldes sind die klimatischen Bedingungen. Die Lufttemperatur darf im Jahresmittel nicht unter  $20^{\circ}$  Cel. sinken, und die jahreszeitlichen Schwankungen dürfen  $5^{\circ}$  Cel. nicht überschreiten. Notwendig ist auch eine jährliche Niederschlagsmenge von mindestens 1500 mm, die mehr oder weniger auf das ganze Jahr verteilt sein muß. Die obere Grenze des Regenwaldes liegt bei rund 1500 Meter, in höher gelegenen Gebieten wird er von Bergwald abgelöst. Dieser Bergwald erträgt ein wesentlich rauheres Klima, die Bäume werden weniger hoch, Lianen sind seltener, dafür bedecken viele Moose und Flechten die Äste. Solche Montanwälder finden wir im Gebiet des Kamerunberges, auf den Bergketten entlang des zentralafrikanischen Grabens und auf den Vulkanen und Gebirgen in Äthiopien, Ost- und Südafrika (vgl. Karte Abb. 6).

Wenden wir uns zuerst den Bergwäldern zu, die von großem tiergeographischem Interesse sind. Heute treten diese Bergwälder als geographisch und ökologisch weit voneinander isolierte Waldinseln auf. Untersuchen wir die in diesen Waldinseln lebenden Tiere, so stellen wir fest, daß sich in den einzelnen Waldinseln zum Teil Arten und Unterarten gebildet haben, doch bestehen enge verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Tierarten der isolierten Waldinseln einerseits und des Regenwaldes andererseits. MOREAU (1966, 1970) kam anhand der Verbreitung der montanen Avifauna zum Schluß, daß diese Bergwaldinseln einst miteinander in Verbindung gestanden haben müssen. Auch die Studien von CARCASSON über die Verbreitung der Schmetterlinge weisen in diese Richtung. Es war das große Verdienst von MOREAU, gezeigt zu haben, daß nicht das Tertiär, sondern die klimatischen Bedingungen während des Pleistozäns für die heutige Verbreitung des Montanwaldes und seiner Vogelwelt ausschlaggebend waren. Den Eiszeiten und Zwischeneiszeiten der gemäßigten Zonen entsprachen in den Tropen kühlere Pluvialzeiten und wärmere Interpluvialzeiten, die wahrscheinlich mit den Eiszeiten zeitlich zusammenfielen. Wenigstens dürfte dies für die Würmeiszeit und das letzte, oft auch als Gamblium bezeichnete Pluviale zutreffen. Das Gamblium erreichte seinen Höhepunkt vor rund 20,000 Jahren und verursachte in Afrika ein Sinken der Durchschnittstemperatur um  $5^{\circ}$  Cel. Gestützt wird diese Annahme unter anderem

auch durch Pollenanalysen und Moränenfunde. Wir wissen auch, daß die untere Bergwaldgrenze an verschiedenen Bergen Ostafrikas während des Gambliums 800–1000 Meter tiefer lag als heute. Dies bedeutet, daß die untere Bergwaldgrenze zu jener Zeit in Afrika bei nur 500 Meter lag und nicht wie heute bei 1500 Meter. Der Montanwald hat deshalb damals große Ausmaße erreicht und bildete in vielen Gegenden große, zusammenhängende Waldgebiete. Der Kamerunberg war mit den Bergen des zentralafrikanischen Grabens durch Bergwald verbunden und diese wiederum im Süden durch bewaldete Hügel im Katanga mit den Bergen Angolas. Auch die meisten Bergwaldinseln in Ost- und Südostafrika standen untereinander in Verbindung. Es genügt, eine tektonische Karte Afrikas zur Hand zu nehmen und der 500 Meter Höhenlinie zu folgen, um sich bewußt zu werden, welche große Gebiete damals von Bergwald bedeckt gewesen sein müssen.

Es ist deshalb nicht verwunderlich, daß wir auch unter den waldbewohnenden Säugetieren mehrere Vertreter kennen, die heute noch die isolierten Wälder bewohnen. Bei diesen Säugetieren handelt es sich jedoch zum großen Teil nicht, wie bei den Vögeln, um eigentliche Bergwaldformen, sondern um Arten, die auch im tropischen Regenwald zuhause sind. Auf einige Ausnahmen werden wir noch zurückkommen. Es handelt sich also in Ostafrika weniger um eine endemische Säugetier-Montanfauna als um Waldformen, die sich in diese Bergwald-Refugialgebiete zurückzogen, weil Klimaänderungen, zum Beispiel während der Interpluvialzeiten, die großen Waldgebiete in Ost- und Südostafrika zum Schwinden brachten. Daß es sich bei den meisten Säugetierarten nicht um spezifische Bergwaldformen handelt, zeigt ebenso der Umstand, daß sie heute in Ostafrika zum Teil auch isolierte Galeriewälder, Küstenwälder und sogar Trockenwälder bewohnen. Die Säugetiere scheinen demnach viel anpassungsfähiger zu sein als die Vögel. Einige Beispiele mögen dies erläutern.

Unter den Primaten ist der schwarzweiße Stummelaffe ein bekanntes Beispiel. DANDELLOT (1972) unterscheidet vier Arten. Die drei Unterarten von *Colobus polycomos* bewohnen den westafrikanischen Regenwald, *Col. satanas* lebt in den Wäldern Äquatorialafrikas. *Col. abyssinicus* kommt in 9 Unterarten von Äquatorialafrika bis nach Äthiopien und Ostafrika vor, und *Col. angolensis* bewohnt in 8 Unterarten den Regenwald des Kongogebietes und Waldinseln in Tanzania. Interessant ist hierbei, daß sich die *abyssinicus*-Gruppe nördlich des Viktoriasees ausbreitete, während die *angolensis*-Gruppe entlang der Bergketten des zentralafrikanischen Grabens gegen Süden und dann gegen Osten vordrang. Diese beiden Gruppen bewohnen demnach sowohl Regenwald als auch Bergwald (Abb. 1). Die einzige Meerkatzenart aus dem Regenwald, die auch in Ost- und Südostafrika weit verbreitet ist, ist *Cercopithecus mitis*. Ihr Verbreitungsgebiet reicht vom Kongo-



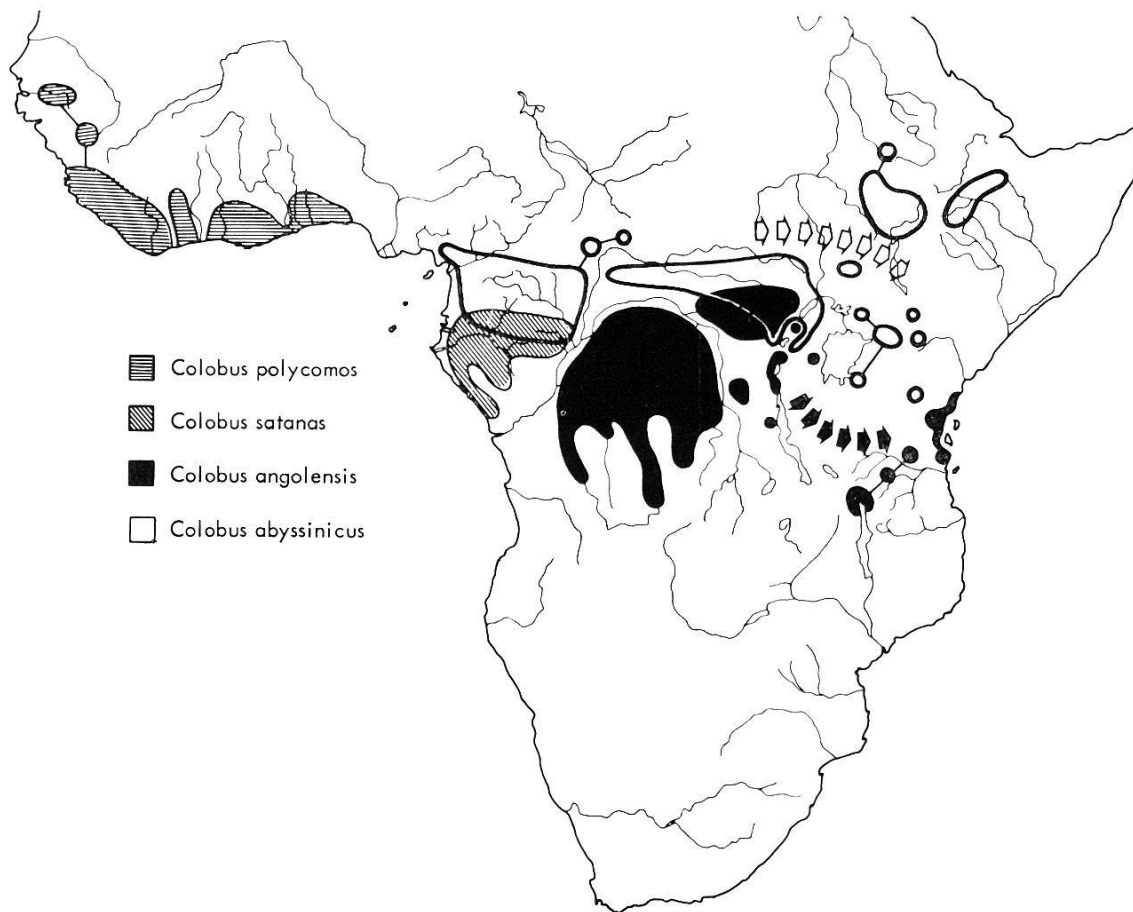


Abb. 1. Verbreitung des schwarzweißen Stummelaffen. Weiße Pfeile: Vordringen und Ausbreitung von *Colobus abyssinicus*, schwarze Pfeile: von *Colobus angolensis*. Isolierte Verbreitungsgebiete derselben Unterart sind durch einen Strich verbunden. Genaue Angaben über die Unterarten und deren Farbmuster finden sich in RAHM (1970).

Ubangui-Fluß bis nach Ostafrika und weit nach Südafrika (Abb. 2). BOOTH ist der Ansicht, daß der ostafrikanische Graben eine zoogeographische Barriere darstellt, und unterscheidet innerhalb der *C. mitis* zwei große Gruppen, die *C. stuhlmanni*-Gruppe westlich des Grabens und die *C. albogularis*-Gruppe östlich des Grabens. HILL stellte zwei Super-species auf: *C. (mitis) mitis* (blue monkey) für die westlichen Formen und *C. (mitis) albogularis* (Sykes monkey) für die östlichen. Diese Meerkatze scheint sehr adaptionsfähig zu sein: *C. mitis dogetti* bewohnt Papyrus-Sümpfe im Ruanda, verschiedene Unterarten leben im Montanwald, andere in den Küstenwäldern Ostafrikas, *C. mitis maesi* und *C. m. stuhlmanni* sind im tropischen Regenwald zuhause, und *C. mitis opisthoticus* findet sich in der bewaldeten Savanne in Katanga und Nordrhodesien. Wenn auch die Unterarten und die Einteilung in Super-species noch zu Diskussionen Anlaß geben, so zeigt die Verbreitungskarte deutlich, wie erfolgreich sich diese Wald-Meerkatze in Ost- und Südostafrika halten konnte. Einen ähnlichen Fall finden wir unter den Duckerantilopen. *Cephalophus monticola* kann als eigentlicher Ver-

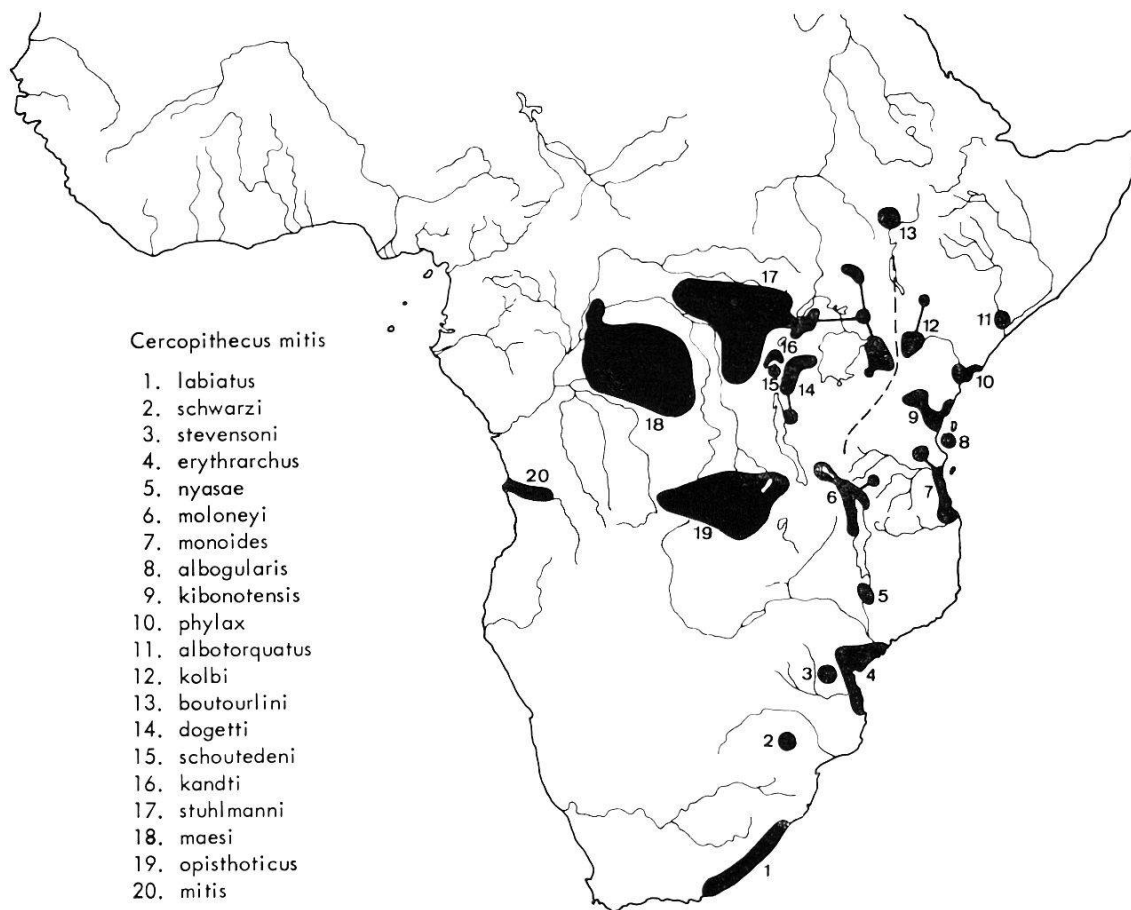


Abb. 2. Verbreitung von *Cercopithecus mitis*. Gestrichelte Linie: Verlauf des ostafrikanischen Grabenbruchs.

treter der Waldantilope angesehen werden; sie bewohnt aber auch, wie *Cercopithecus mitis*, in vielen Unterarten Waldinseln und Montanwälder im Osten. Gegen Westen reicht ihr Verbreitungsgebiet bis zum Nigerfluß (Abb. 3). Die westafrikanische Art, *Cephalophus maxwelli*, wird von einigen Autoren als sehr nahe verwandt mit *Ceph. monticola* betrachtet und als Superspecies aufgeführt. Unter den Sciuriden aus dem Regenwaldgebiet haben wir nur eine Art, *Heliosciurus rufobrachium*, welche auch in den Waldinseln Ostafrikas vorkommt (Abb. 4). Die Unterarten werden in drei Formenkreise zusammengefaßt: die *rufobrachium*-, die *undulatus*- und die *mutabilis*-Gruppe. Doch ist auch bei dieser Hörnchenart die Systematik noch nicht endgültig abgeklärt. Die Schliefer der Gattung *Dendrohyrax* sind Waldformen. *Dendrohyrax dorsalis* ist ein typischer Bewohner des Niederungswaldes, und sein Verbreitungsgebiet reicht von der Sierra Leone bis nach Uganda. Die zweite Art, *D. arboreus*, bevorzugt Bergwald, und die dritte Art, *D. validus*, findet man in den Küstenwäldern (Abb. 5). Aufschlußreich ist auch die Verbreitung der Gattung *Rhynchocyon* aus der Familie der Macroscelididae. Die Arten und Unterarten bewohnen den Regenwald und Waldinseln in Uganda (*R. cirnei stuhlmanni*), Berg-

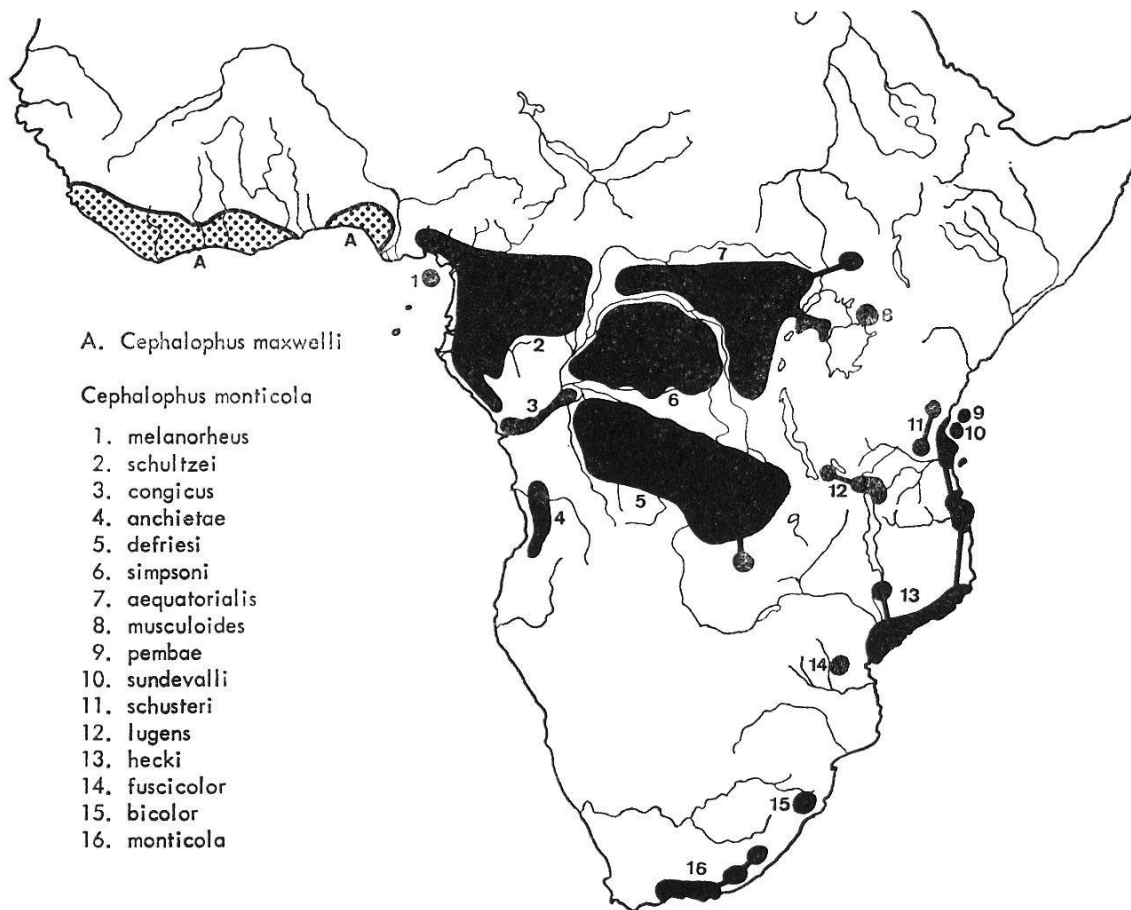


Abb. 3. Verbreitung von *Cephalophus maxwelli* und *Cephalophus monticola*.

wälder (*R. cirnei shirensis*, *R. c. hendersoni*, *R. c. reichardi*), Küstenwälder (*R. c. macrurus*, *R. petersi petersi*, *R. c. ssp.*, *R. chrysopygus*) und die Inseln Zanzibar und Pemba (*R. petersi adersi*). Wahrscheinlich ist *Rhynchocyon* aus der Gegend des zentralafrikanischen Grabens einerseits gegen Süden und andererseits gegen Osten vorgedrungen (Abb. 6). Die Gattung *Cricetomys* hat eine enorm weite Verbreitung in Afrika. Geht man mit GENEST-VILLARD (1967) einig und betrachtet die Art *Cricetomys emini* als eigentliche Waldform, so hat sich auch diese Art in vielen Waldinseln behaupten können. *Cricetomys gambianus* wäre dann die savannenbewohnende Art. Die Dornschwanzhörnchen der Gattung *Anomalurus* bevölkern in vier Arten und mehreren Unterarten das ganze Regenwaldgebiet von Westafrika bis zum Kongo. *Anomalurus derbianus jordani* ist aus einer Waldinsel in Angola bekannt, und *A. derbianus neavei* kommt in den Galeriewäldern und in der dicht bewaldeten Savanne im Südkatanga vor. In Ostafrika ist die Gattung nur schwach vertreten; aus dem Gebiet des Rovumaflusses und aus den Küstenwäldern Südtanzanias kennen wir *A. derbianus cinereus*. In den Usambarabergen und auf Zanzibar lebt *A. derbianus orientalis*. Die Beispiele von *Anomalurus derbianus jordani*, *Dendrohyrax arboreus braueri*, *Cephalophus monticola anchietae*, *Cercopithecus mitis mitis*

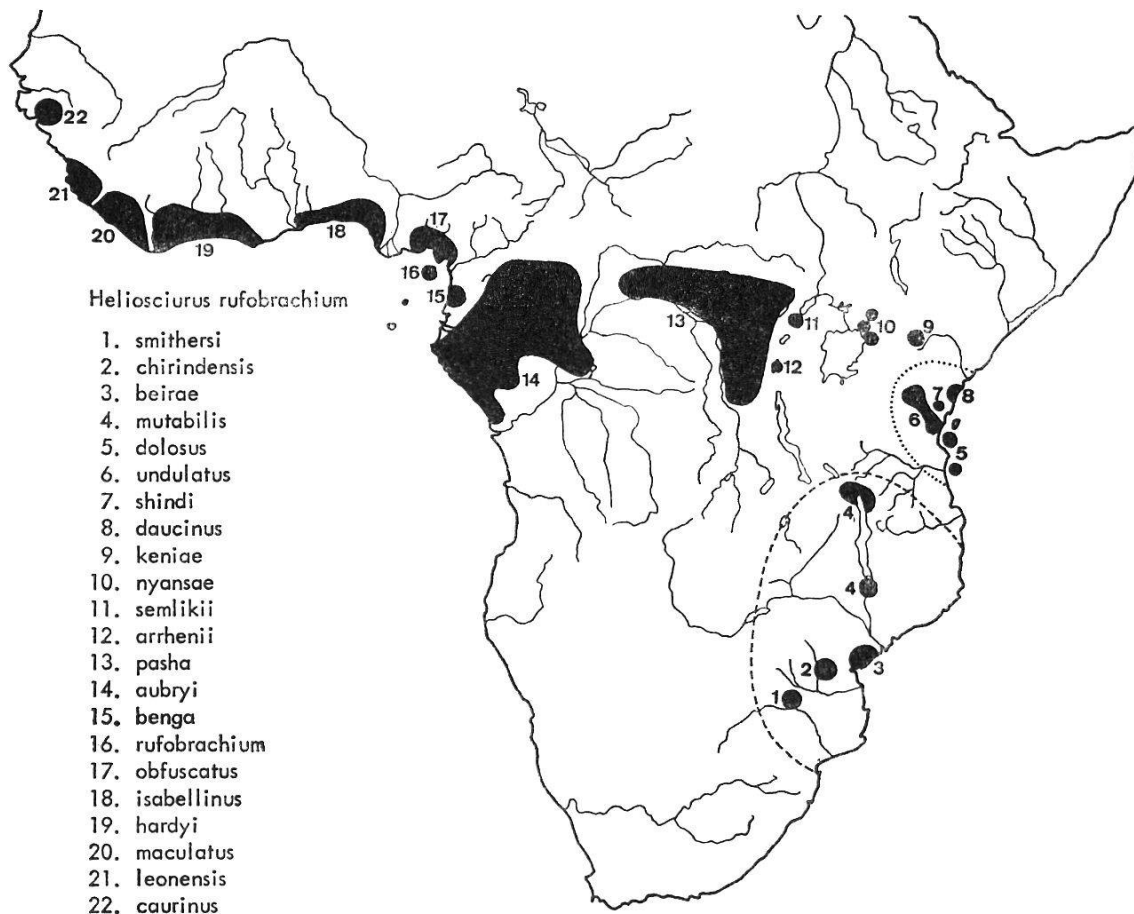
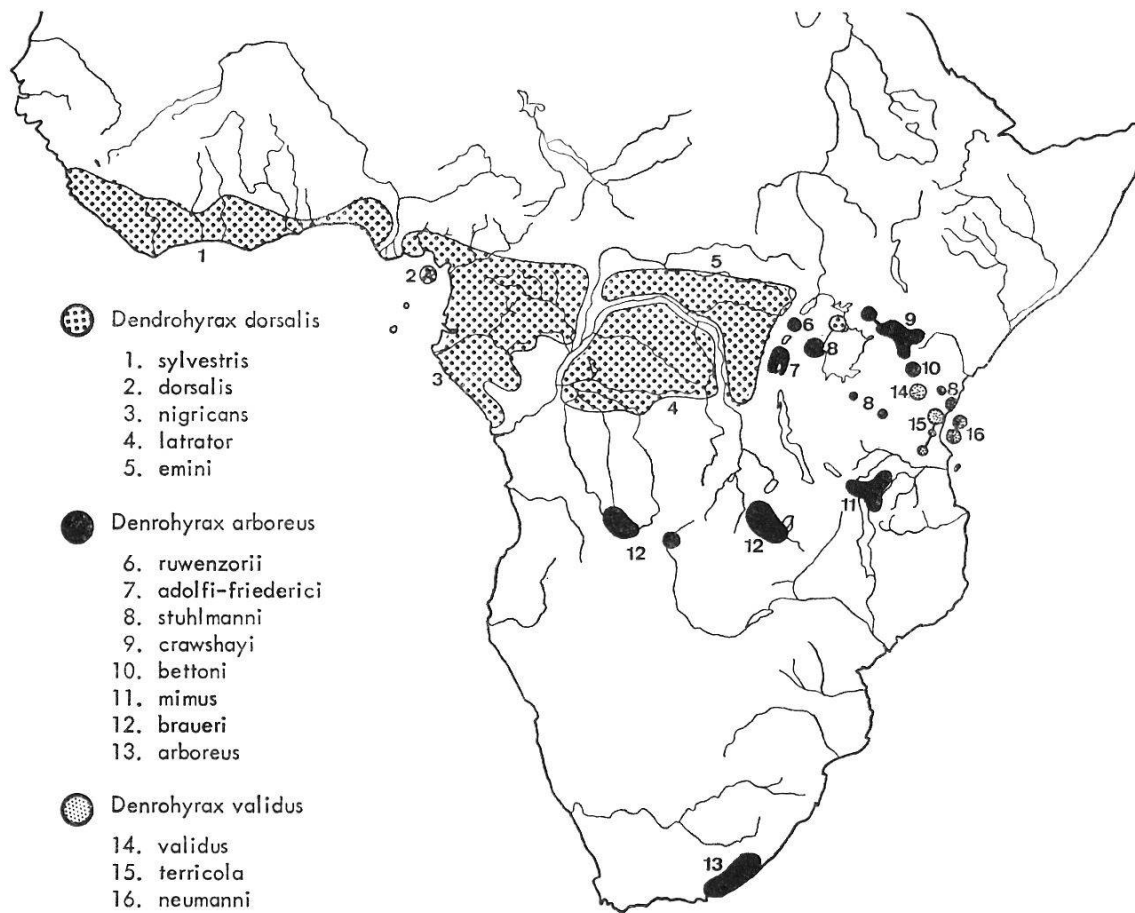


Abb. 4. Verbreitung von *Heliosciurus rufobrachium*. Punktierte Linie: *undulatus*-Gruppe, gestrichelte Linie: *mutabilis*-Gruppe, übrige: *rufobrachium*-Gruppe.

und anderen lassen den Schluß zu, daß, wie bereits erwähnt, die Waldinseln Angolas einst mit den übrigen Waldgebieten in Verbindung standen. Die Anwesenheit mehrerer Wald-Säugetiere auf Zanzibar weist darauf hin, daß dort einst der Wald vorherrschte und die Insel den Tieren zugänglich war. In der Tat hatten seinerzeit die gewaltigen Gletscherbildungen im Norden zur Folge, daß so viel Wasser in fester Form als Eis gebunden wurde, daß der Spiegel der Weltmeere während der Würmeiszeit 100 Meter tiefer lag als heute. Daher waren die Insel Fernando Po in Westafrika und die Inseln Zanzibar und Pemba in Ostafrika mit dem Festlande verbunden.

In Uganda und im westlichen Kenya bleiben heute nur noch einige Waldinseln übrig, die aus einer regenwald-ähnlichen Vegetation zusammengesetzt sind. Außerdem haben wir in diesem Gebiet die beiden mit Bergwald bedeckten Vulkane Mt. Elgon und Mt. Kenya. Das Vorkommen echter Regenwald-Säugetiere in diesen Waldinseln läßt darauf schließen, daß diese einst zu einem zusammenhängenden Regenwaldblock gehörten, welcher mit dem heute noch bestehenden, nördlich vom Ruwenzori gelegenen Semlikiwald und folglich auch mit dem Kongowald verbunden war. Viele typische Bewohner des Kongowaldes

Abb. 5. Verbreitung der Gattung *Dendrohyrax*.

sind heute noch in diesen Waldinseln anzutreffen. Es handelt sich aber vorwiegend um kleinere Säugetiere. Die früher ebenfalls vorhandenen größeren Arten sind in den meisten Gebieten vom Menschen ausgerottet worden. So ist das Riesenwaldschwein (*Hylochoerus meinertzhageni*) nur noch im relativ großen Kakamegawald und auf dem Mt. Kenya und in den Aberdares vorhanden. Den Bongo (*Boocercus eurycerus*) trifft man noch am Mt. Kenya und in den Aberdares. Der Bongo ist übrigens keine Bergwald-Antilope, wie dies oft angegeben wird; die Art ist im Regenwald weit verbreitet, doch gehört sie zu den selteneren Waldantilopen. Echte Waldbewohner in diesen Waldinseln Ugandas sind zum Beispiel *Manis tricuspis* und *Perodicticus potto*. Der Quastenstachler ist im Kakamegawald durch eine andere Art (*Atherurus turneri*) vertreten als im Regenwaldgebiet (*A. africanus* und *A. centralis*). Dies deutet darauf hin, daß der Kakamegawald schon seit geraumer Zeit als Waldinsel isoliert gewesen sein muß. Die heutige Situation in Uganda entspricht aber nicht natürlichen Verhältnissen. Sicher ist auch hier der Wald durch die pleistozänen Klimaveränderungen reduziert worden, aber vom klimatologischen Standpunkt aus könnten heute weit größere Gebiete von Wald bedeckt sein. Wir müssen hier einen nicht zu vernachlässigenden Faktor berücksichtigen,



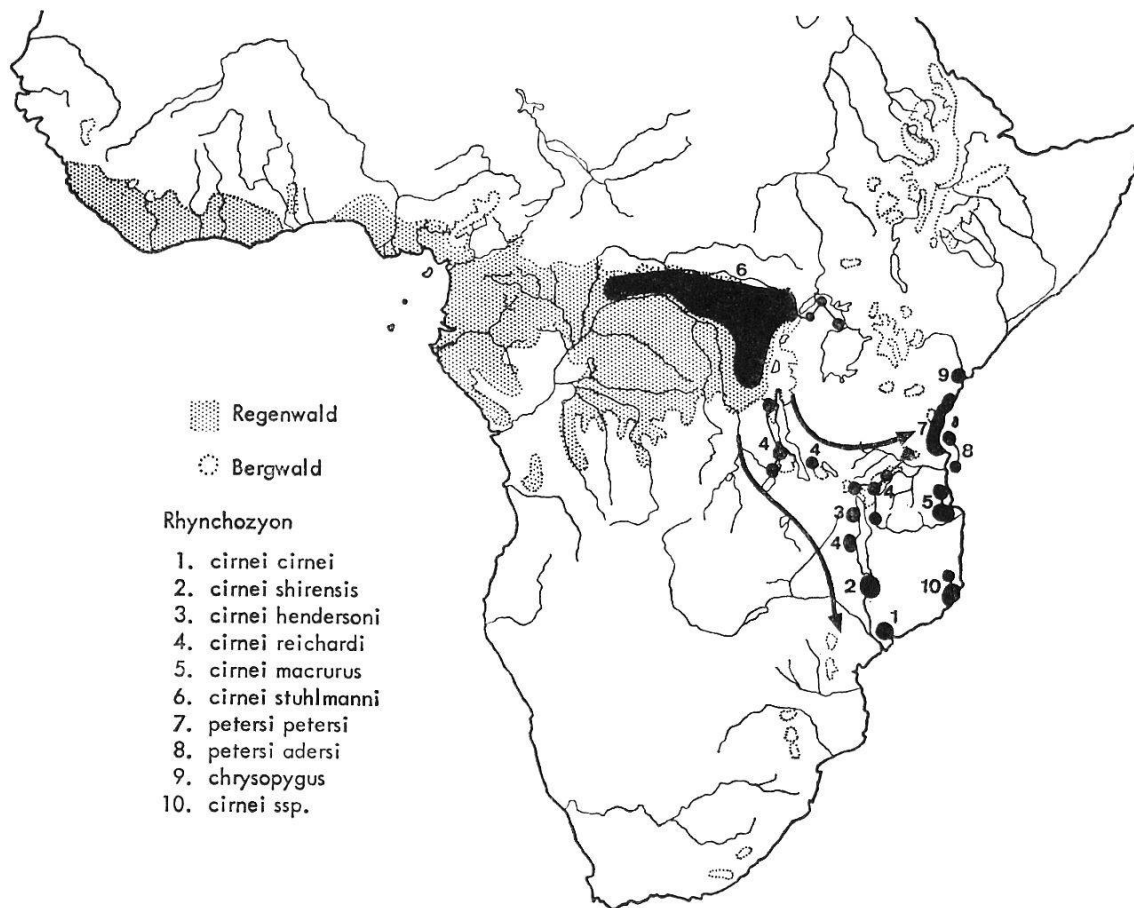


Abb. 6. Verbreitung von *Rhynchocyon*. Auf dieser Karte sind auch das Regenwaldgebiet und die Bergwälder eingetragen.

der gerade in dieser Gegend die Vegetation entscheidend beeinflußt hat; die Tätigkeit des Menschen. Die Eingeborenen haben als Ackerbauer und Viehzüchter seit Jahrhunderten in dieser relativ dicht besiedelten Gegend den Wald gerodet, um Ackerland und Viehweiden zu gewinnen. Die wenigen, noch vorhandenen Waldinseln sind heute Schutzgebiete. Mehrere echte Regenwald-Säugetiere kommen also östlich des zentralafrikanischen Grabens nur in diesen Waldinseln vor und fehlen in Ostafrika (Abb. 7). Zusammenfassend können wir feststellen, daß die Waldinseln Ostafrikas (Montan- und Küstenwälder) keine endemischen Säugetiergattungen aufweisen und daß von allen Arten mindestens eine Unterart auch im Montan- oder Regenwald Zentralafrikas (Kongo) vorkommt.

Eine etwas andere Situation finden wir auf den Bergketten entlang des zentralafrikanischen Grabenbruches und auf dem Kamerunberg. Für das Gebiet des Kamerunberges kommt EISENTRAUT (1963, 1969, 1970) zum Schluß, daß dort auch unter den Säugetieren eine echte Montanfauna vorliegt und er erwähnt allein für das Oku-Gebirge 12 Säugetierarten und Rassen, die als reine Montanformen angesehen werden müssen. Diese Befunde stehen im Widerspruch zu der Be-

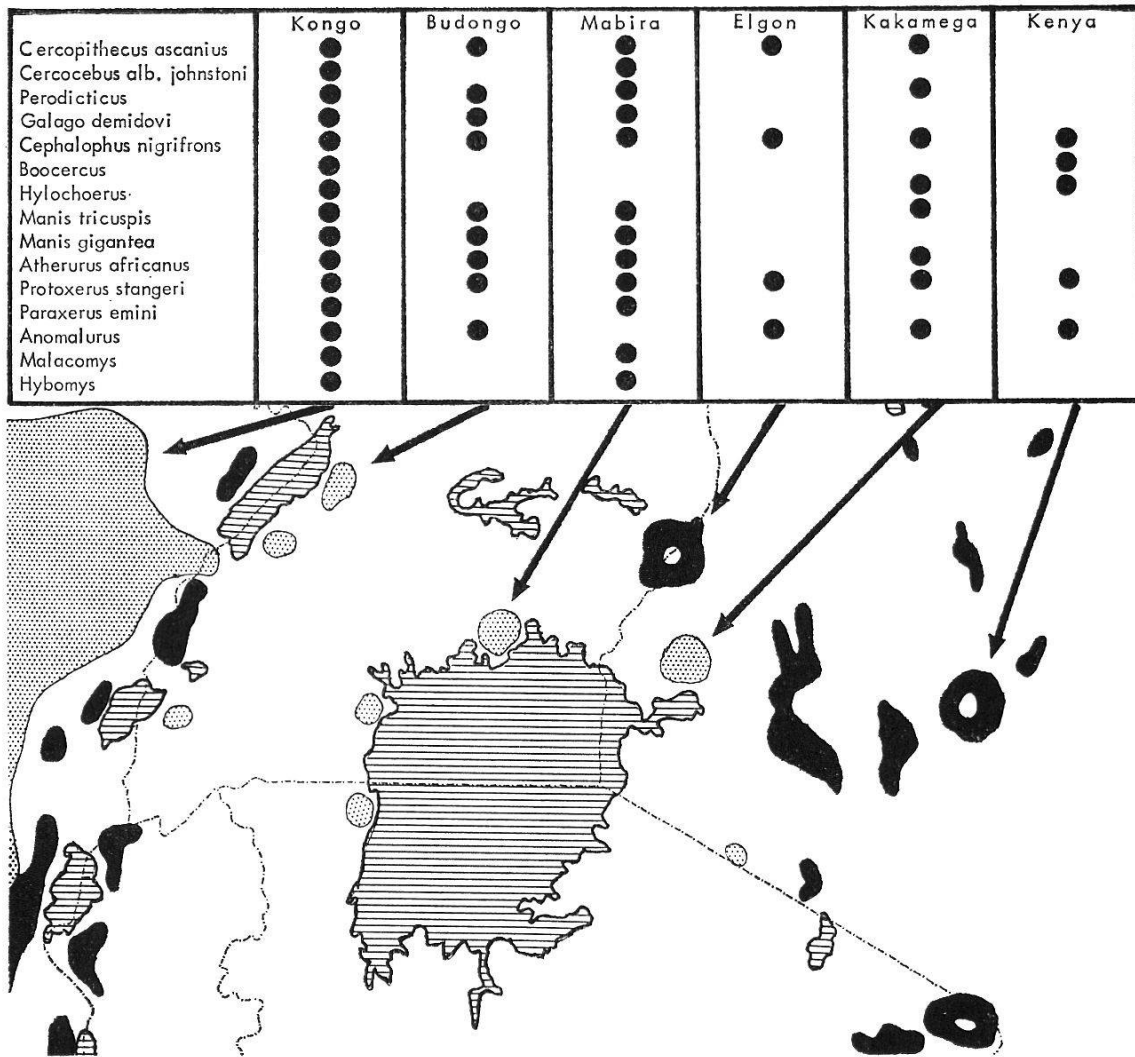


Abb. 7. Gegend des Viktoriasees mit den Regenwald-Inseln (punktiert) und den Bergwäldern (schwarz). Vorkommen der Säugetierarten in den Waldinseln und im Kongowald. Im Budongo-, Mabira- und Kakamegawald sind noch relativ viel Formen aus dem Regenwald (Kongo) anzutreffen.

hauptung MOREAUS, daß bei den Säugetieren nicht von einer eigentlichen Montanfauna gesprochen werden kann. Unsere eigenen Untersuchungen im Berg- und Regenwald im östlichen Kongo in der Gegend des zentralafrikanischen Grabens, lassen den Schluß zu, daß auch hier unter den Säugetieren Montanarten auftreten. Auf den Bergwald des zentralafrikanischen Grabens beschränkt sind zum Beispiel die Hörnchen *Heliosciurus ruwenzorii* und *Funisciurus carruthersi*. Das Verbreitungsgebiet von *H. ruwenzorii* umfaßt die Berge westlich vom Albertsee (*H. r. ituriensis*), den Ruwenzori (*H. r. ruwenzorii*), die Berge westlich vom Edward- und vom Kivusee und die Virungavulkane (*H. r. schoutedeni*) und die Berge nordwestlich vom Tanganyikasee (*H. r. vulcanius*). Die Verbreitung von *Fun. carruthersi* wurde von PRIGOGINE (1954) genauer untersucht und entspricht mehr oder weniger derjenigen von *Hel. ruwenzorii*. Unter den Muriden sind *Lophuromys*

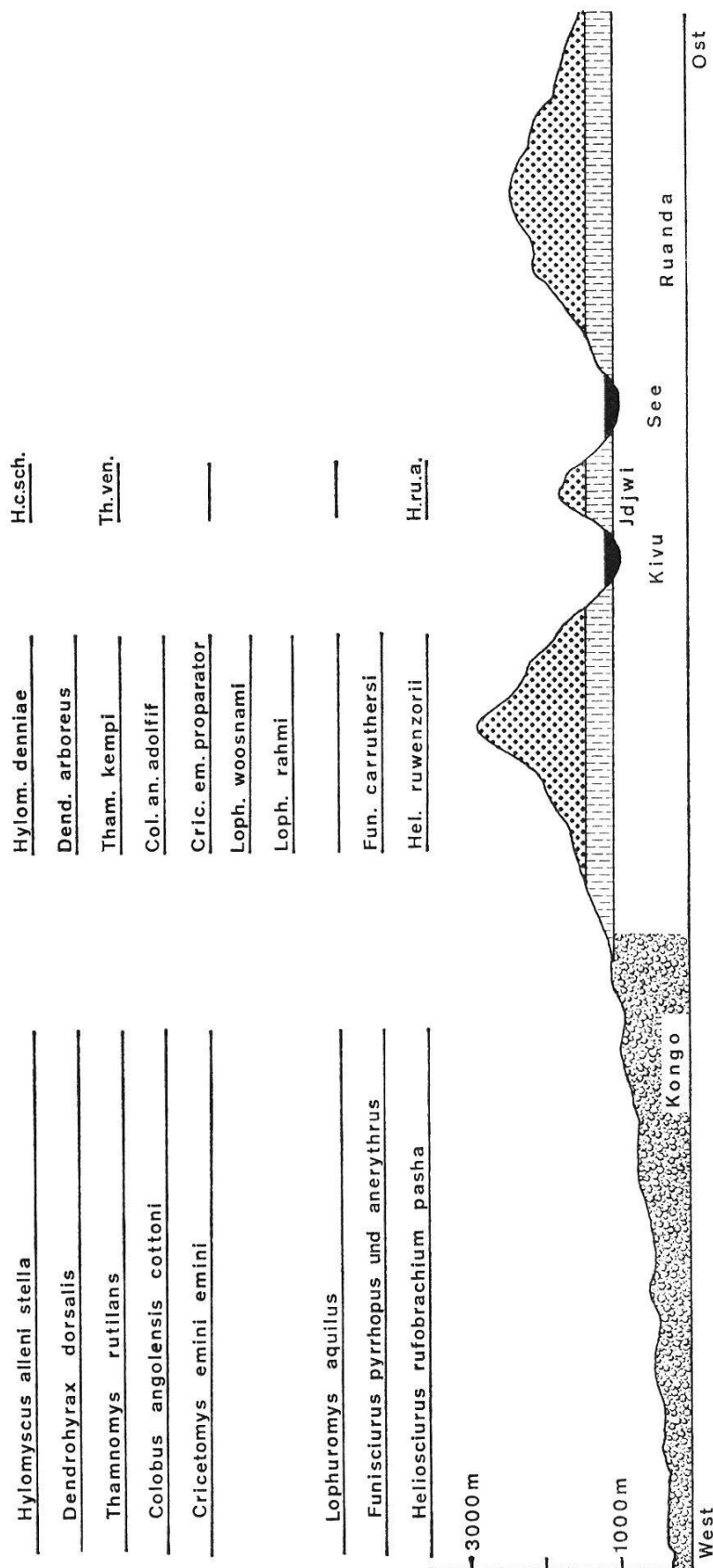


Abb. 8. Profil durch den zentralafrikanischen Graben im Gebiet des Kivusees von West nach Ost. Regenwald der Niederungen, Intermediärwald und Kulturen (senkrechte Striche), Bergwald (punktiert). Eingezeichnet sind einige endemische Montanformen, Arten und Unterarten, welche auf den Regen- oder Bergwald beschränkt sind und drei Formen, die auf der Jdji-Insel endemisch vorkommen (H.c.sch. = *Hylomyscus carillus schoutedeni*, Th.ven. = *Thomomys venustus kivuensis*, H.ru.a. = *Heliosciurus rufobrachium arrhenii*). Im Bergwald von Ruanda finden sich dieselben Arten wie im Montanwald westlich des Grabens.

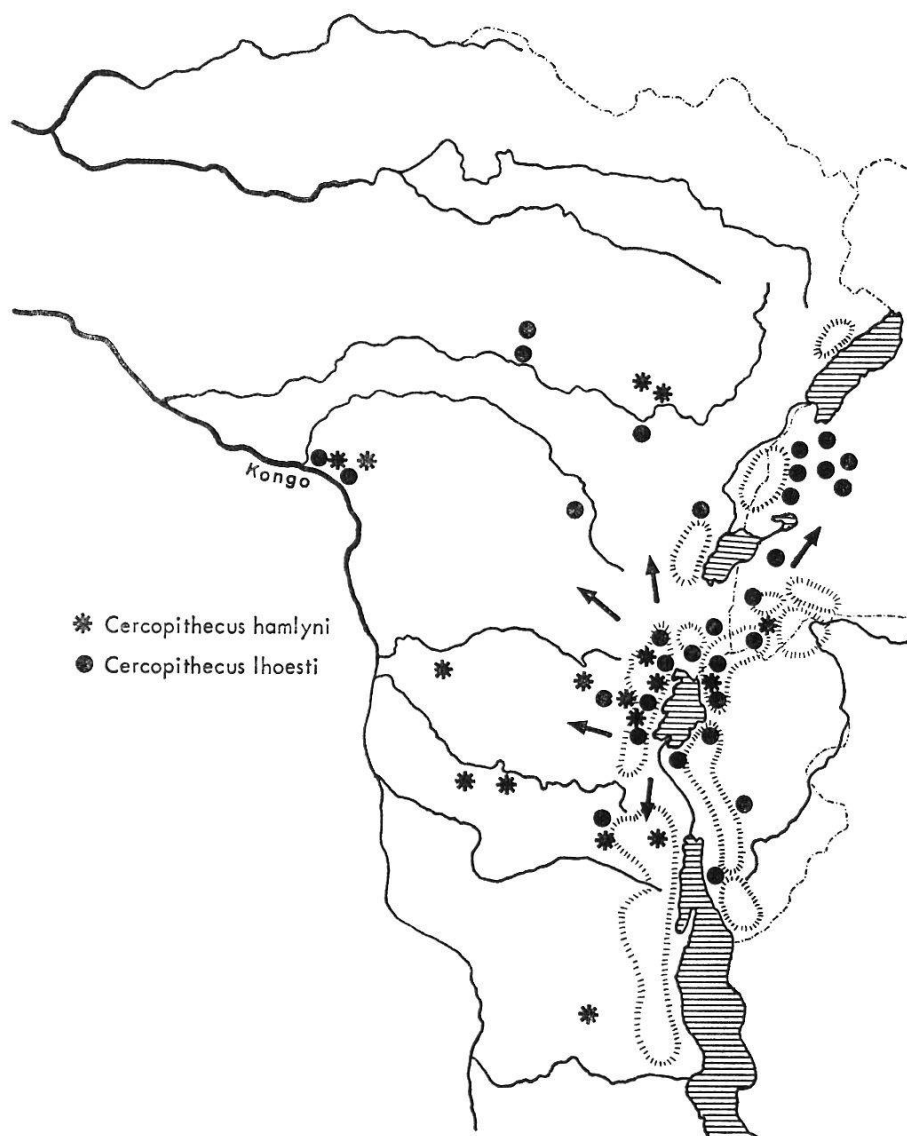


Abb. 9. Fundorte von *Cercopithecus hamlyni* und *Cercopithecus lhoesti*. Gebiet des zentralafrikanischen Grabens mit den Seen (von Nord nach Süd) Albert, Edward, Kivu, Tanganyika.

*woosnami*, *Lophuromys rahmi* und *Hylomyscus carillus* auf diesen Bergwald beschränkt. Die Zahl der im genannten Montanwald vorkommenden Unterarten ist ebenso groß: *Colobus angolensis adolfifriederici*, *Dendrohyrax arboreus adolfifriederici*, *Cricetomys emini proparator*, *Chrysochloris stuhlmanni*, *Thamnomys (venustus) kempi* (Abb. 8). Weitere Arten, die als ursprünglich reine Bergwaldformen angesehen werden müssen, sind im Laufe der Zeit von den westlichen Bergketten des Grabens aus in den Niederungswald des östlichen Kongo vorgedrungen, wo sie heute, allerdings in geringer Zahl, aus verschiedenen Lokaltäten bekannt sind. So haben die beiden Primaten *Cercopithecus lhoesti* und *Cercopithecus hamlyni*, als relativ bewegliche Tiere, schon beträchtliche Gebiete des Kongowaldes erobert, allerdings ohne den Kongofluß zu überqueren (Abb. 9). Auch beim Gorilla scheint sich ein ähnlicher Vorgang abgespielt zu haben. Die ans Wasserleben ange-

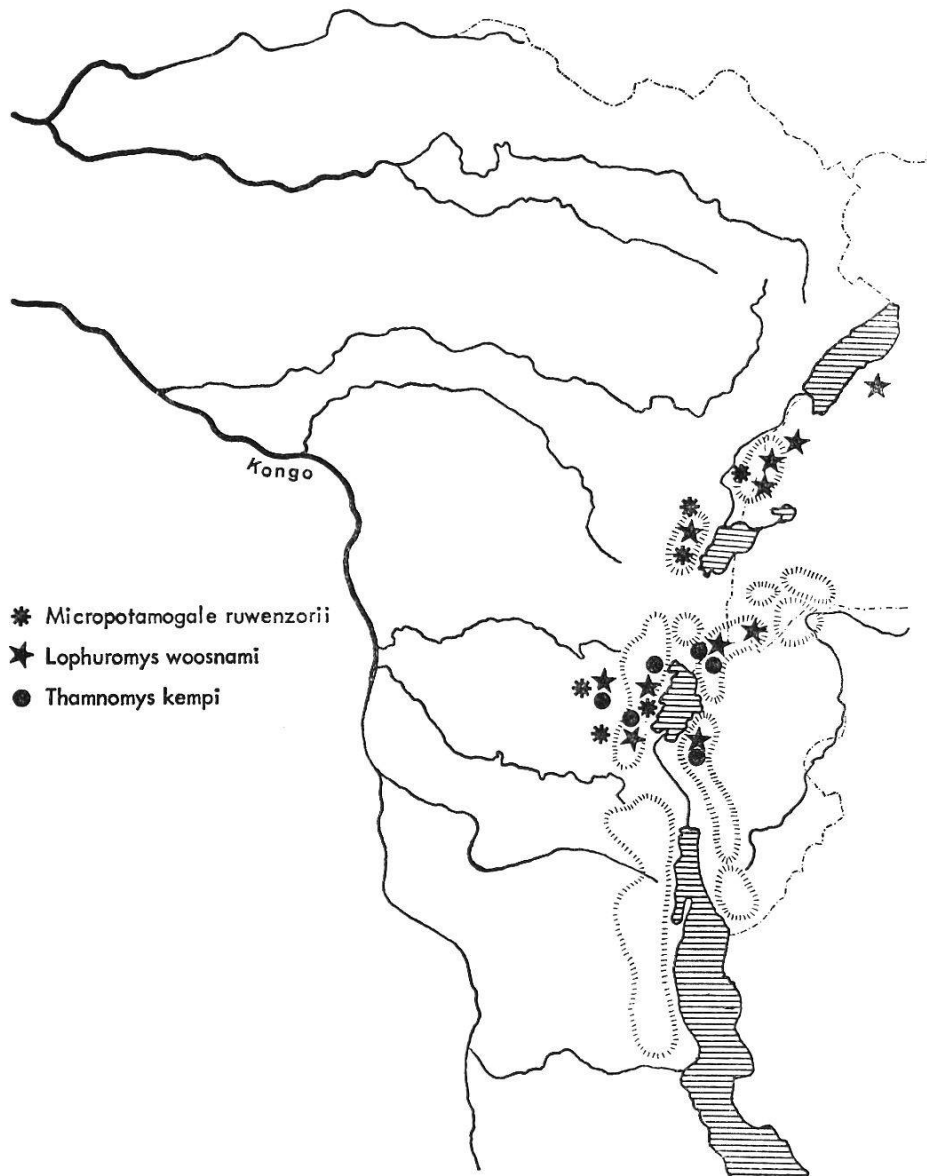


Abb. 10. Fundorte von *Micropotamogale ruwenzorii*, *Lophuromys woosnami* und *Thamnomys venustus kemp.*

paßte *Micropotamogale ruwenzorii* ist, entlang der Fließchen und Bäche, schon weit von den Bergen gegen Westen in den Regenwald vorgedrungen. Diese Gattung ist tiergeographisch bemerkenswert, da die nächste Verwandte von *M. ruwenzorii*, die *Micropotamogale lamottei*, nur in der Gegend der Nimbaberge in Westafrika zuhause ist. *Micropotamogale* stellt daher einen interessanten Parallellfall zu *Nectophrynoides* dar.

Ein ähnliches Herabsteigen von den Bergen in die Niederung scheint sich auch bei *Chrysochloris stuhlmanni*, *Thamnomys kemp.* und *Lophuromys woosnami* abzuspielen. Wir haben diese Arten bei Irangi ( $01^{\circ} 54' S$ ;  $28^{\circ} 27' 0$ ) in 800 Meter Höhe festgestellt, allerdings traten sie hier in den Fängen in weit geringerer Zahl auf als im Bergwald (Abb. 10). Diese Beispiele zeigen, daß es im Bergwald des zentral-



afrikanischen Grabens sogar auf dem Niveau der Species unter den Säugetieren Montanformen gibt. Sie zeigen aber die Tendenz, ihr Verbreitungsgebiet auszudehnen und in den tropischen Regenwald vorzudringen.

Betrachten wir die Verbreitung der Säugetiere innerhalb des tropischen Regenwaldes der Niederungen, so finden wir neben ubiquistischen Arten, deren Biochore von der Sierra Leone bis in den östlichen Kongo reicht, in mehreren Gebieten endemische Gattungen und Arten. Ubiquistische Formen sind zum Beispiel *Hylarnus*, mehrere *Cephalophus*-Arten, die drei Waldformen von *Manis*, *Poiana*, mehrere Hörnchen, *Idiurus*, *Anomalurus*, *Stochomys*, *Malacomys*, *Civetta* und viele andere. Die in gewissen Gebieten auftretenden Formen können nicht durch andere Umweltsbedingungen erklärt werden, da der tropische Regenwald, ökologisch gesehen, relativ homogen ist. Mehrere Autoren haben darauf hingewiesen, daß während gewisser Interpluvialzeiten im Pleistozän, als extrem trockene Bedingungen herrschten, der tropische Regenwald auf einige Refugialgebiete beschränkt war. Die drei wichtigsten situieren sich wie folgt: 1. Westliches Westafrika (Liberia und westliche Elfenbeinküste), 2. Gegend des Kamerunberges, 3. Östlicher Kongo (Ituri-Maniema). Mit dem Walde zogen sich auch sehr viele Säugetiere in diese Refugialgebiete zurück. Als sich, dank besseren klimatischen Bedingungen, der Wald wieder ausdehnen konnte, waren aber mehrere Säugetierarten durch geographische Barrieren, vor allem durch Flüsse, an der Erweiterung ihres Wohngebietes gehindert worden. Andere Arten wiederum blieben im ursprünglichen Refugialgebiet, ohne die neuen Waldgebiete zu kolonisieren. Wir kennen deshalb heute mehrere Säugetierarten und sogar Gattungen, die auf die Gegenden der damaligen Refugialgebiete beschränkt sind.

Es ist daher zweckmäßig, aufgrund dieser endemischen Säugetierformen den Regenwaldblock in verschiedene Regionen zu gliedern: 1. und 2. Westafrikanische Regenwaldgebiete, 3. Äquatorialafrikanische Region, welche vom Niger bis zum Westufer des Kongo-Ubangui-Flusses reicht, 4. Ituri-Maniema-Gebiet, welches den Kongoregenwald auf dem rechten Ufer des Kongoflusses umfaßt und gegen Westen durch den Ubanguifluß begrenzt wird, 5. Kongobecken auf dem linken Ufer des Kongoflusses, 6. Bergwaldgebiet des zentralafrikanischen Grabenbruches. In der Ornithologie ist es üblich, die von CHAPIN vorgeschlagene Einteilung in einen «Upper Guinea forest district» und einen «Lower Guinea forest district» zu verwenden. Der Ober-Guinea-Walddistrikt umfaßt den Regenwald von der Sierra Leone bis zum Dahomey Gap, der Unter-Guinea-Walddistrikt reicht von Nigeria ostwärts bis zum zentralafrikanischen Graben und umschließt das Kongobecken mit ein. Aus den oben erwähnten Erwägungen ist eine solche Unterteilung, zumindest für die Waldsäugetiere, wenig geeignet. In

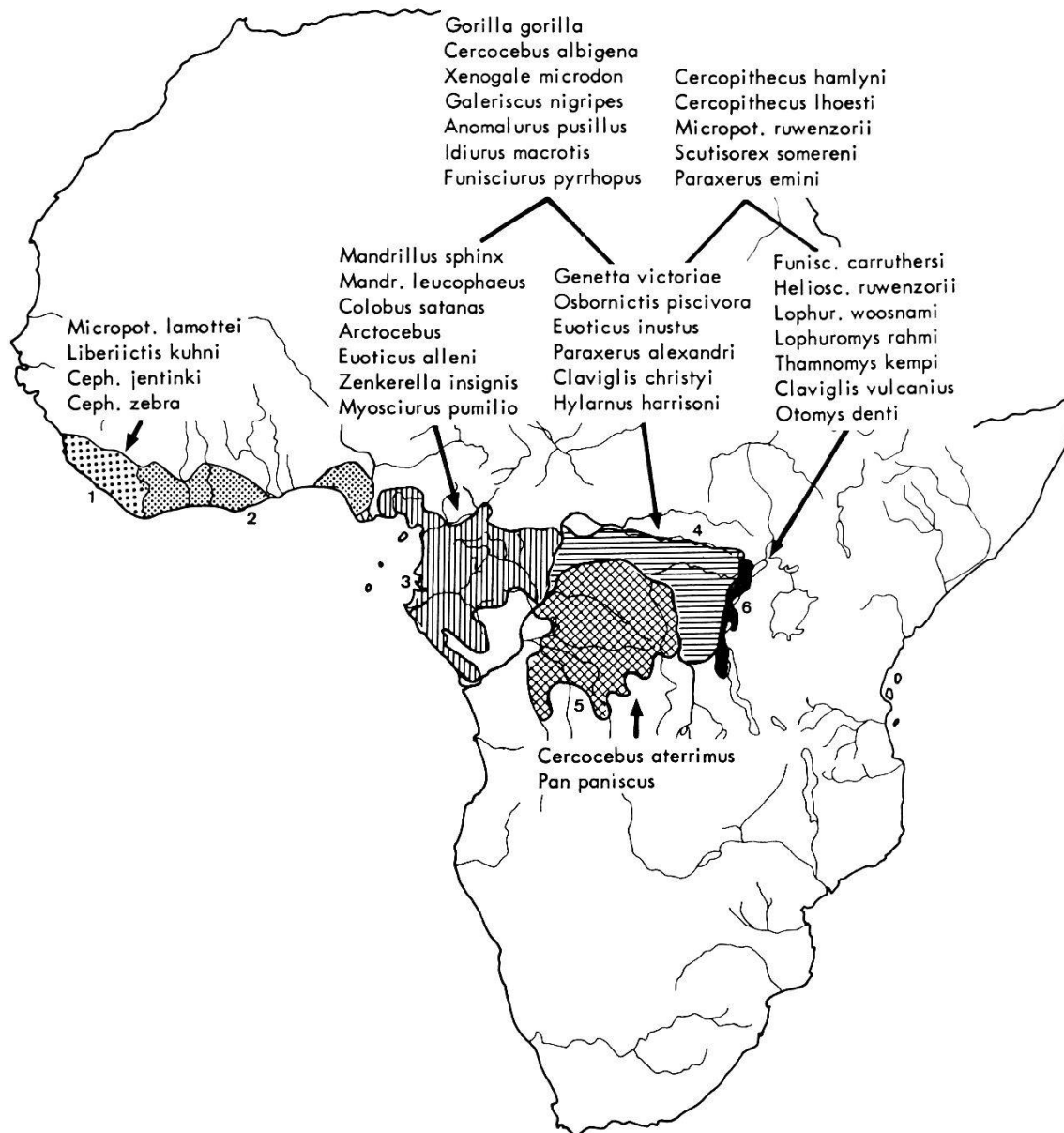


Abb. 11. Zoogeographische Regionen im afrikanischen Regenwald. 1. Westafrikanisches Refugialgebiet, 1. und 2. Westafrikanisches Regenwaldgebiet, 3. Äquatorialafrikanisches Gebiet, 4. Ituri-Maniema-Gebiet, 5. Kongobecken, 6. Bergwald-Gebiet, mit den wichtigsten endemischen Säugetierarten der entsprechenden Gebiete.

Abbildung 10 sind die bekanntesten endemischen Säugetierarten und die entsprechende zoogeographische Einteilung des Regenwaldgebietes dargestellt. Aus der Darstellung geht auch hervor, daß Regenwald und Bergwald im östlichen Kongo mehrere Arten gemeinsam haben. Andererseits sind auch viele Arten sowohl im nördlichen Kongo als auch in Äquatorialafrika anzutreffen, die aber den Kongofluß gegen Süden nicht überquert haben. Auffallend ist, daß viele Regenwaldarten im Kongobecken fehlen und daß dieser Wald nur wenig endemische Formen aufweist, von welchen *Pan paniscus* und *Cercocebus aterrimus* die bekanntesten sind. Bodenuntersuchungen haben ergeben, daß dieser Wald auf Kalaharisand steht und wahrscheinlich relativ jungen Datums

ist und daß im Kongobecken einst savannen-ähnliche Bedingungen geherrscht haben müssen. Eine weitere zoogeographische Barriere ist der Nigerfluß. Früher wurde oft der Cross-River als Verbreitungsgrenze gegen Westen angegeben, die Untersuchungen von JAWELL & OATES (1969) haben aber gezeigt, daß viele Arten auch westlich vom Cross-River vorkommen und daß in der Tat der Niger die Barriere darstellt. In Westafrika sind die zoogeographischen Verhältnisse recht kompliziert. BOOTH hat diese Gegend eingehend untersucht und ist unter anderem zum Schluß gekommen, daß das zentrale Waldgebiet Westafrikas zum Teil aus den beiden Refugialgebieten (Liberia/Elfenbeinküste und Kamerunberg) wieder besiedelt worden ist. Für einige Kleinsäuger sind die Flüsse Sassandra, Bandama und Volta unüberwindliche Hindernisse, so daß wir aus den Zwischengebieten mehrere Unterarten kennen. Wie bereits erwähnt (Abb. 11), beherbergt der Wald in Liberia und der westlichen Elfenbeinküste mehrere endemische Formen. Hier bildet nicht, wie früher angenommen, der Cavally-Fluß die Barriere gegen Osten, sondern der Sassandra.

Heute sind rund 11 Millionen Hektaren des afrikanischen Kontinents mit Regenwald bedeckt, aber nur ein geringer Teil dieser Oberfläche besteht zur Zeit noch aus primärem tropischem Regenwald. Felder, Plantagen und Sekundärwald verschiedenen Alters haben in vielen Gegenden den ursprünglichen Wald abgelöst. Die Tiere finden demnach innerhalb des Regenwaldgebietes zwei wesentlich verschiedene Biotop vor, den primären tropischen Regenwald einerseits und Pflanzungen und Sekundärwald andererseits. Für ihre Kulturen roden die Eingeborenen, meist in der Nähe ihres Dorfes, ein Stück Wald. In der Regel wird das Unterholz und die kleinen Bäumchen an Ort und Stelle verbrannt, die mächtigen Bäume werden zum Absterben gebracht, ausgebrannt oder stehengelassen. Auf einer solchen Rodung wird während drei bis vier Jahren angebaut, zum Beispiel Trockenreis, Maniok, Erdnüsse oder Bananen. Ist die Erde ausgelaugt, so werden diese Pflanzungen verlassen, wobei Ölpalmen und Bananen noch weiter geerntet werden können. Die verlassen Felder werden schnell von heliophilen Krautpflanzen überwuchert, und nach einigen Monaten entsteht eine Art Buschvegetation, in der schon die ersten Bäumchen emporwachsen (Abb. 12). Der Charakterbaum ist der schnellwachsende Parasolier (Musanga). Theoretisch regeneriert sich aus einem Sekundärwald nach rund hundert Jahren wieder ein Primärwald. Sehr oft wird aber nach 10–20 Jahren der Sekundärwald wiederum für Pflanzungen gerodet, so daß schließlich auf den verlassen Feldern sich kein Wald mehr entwickeln kann. Die verlassen Pflanzungen und der jüngere Sekundärwald sind für viele Tiere ein wichtiger Lebensraum. Ähnliche ökologische Bedingungen finden sich innerhalb des Regenwaldes in natürlicher Form an der Peripherie des Waldes und wenn ein Baumriese eine Bresche in den Wald



Abb. 12. Regenwaldgebiet im östlichen Kongo. Im Hintergrund Primärwald an einem Flußufer. Im Vordergrund verlassene Bananenplantage mit jungem Sekundärwuchs, in der Bildmitte ein Parasolier-Baum.

schlägt. Auch die dicht bewachsenen Flußufer sind in gewissem Sinne mit einem Sekundärwald vergleichbar. Viele heliophile Tiere, besonders Vögel, die normalerweise in den oberen Baumkronen leben, finden sich im Sekundärwald ein. Aber nicht nur die günstigen Lichtverhältnisse und die stärkere Sonnenbestrahlung im Sekundärwald sind ausschlaggebend, sondern auch das reiche Angebot an Früchten, Samen und Knollen, der noch vorhandenen Kulturpflanzen und der Krautpflanzen. Die Hörnchen ernähren sich unter anderem von den Ölpalmenfrüchten, andere Nagetiere, wie zum Beispiel *Cricetomys* und *Atherurus*, graben Maniokwurzeln aus. Die Bananen und das Mark der Bananenpflanzen sind zu einer wichtigen Nahrung der Gorillas, Schimpansen und Paviane geworden. Diese Tiere suchen die verlassenen Pflanzungen meist nur



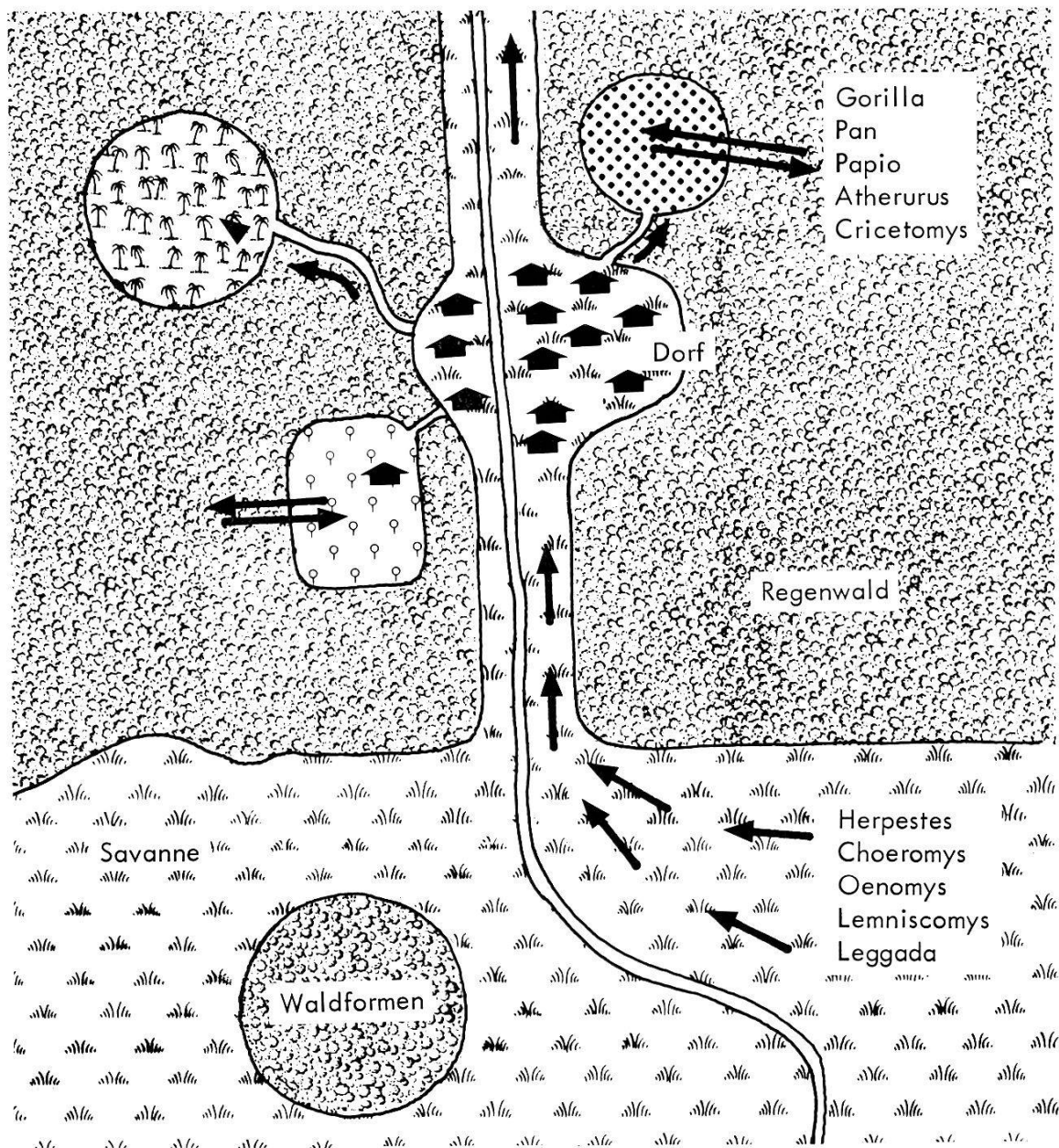


Abb. 13. Schema eines Waldgebietes mit angrenzender Savanne. Waldformen können in isolierten Waldinseln weiterbestehen. Gewisse Savannenformen dringen entlang der Straßen und Kulturen in das Waldgebiet ein (Pfeile). Manche Waldformen haben ihre Schlafplätze im Wald, dringen aber in die Pflanzungen ein, um sich zu ernähren (Doppelpfeile).

temporär auf, um sich dort zu ernähren, ihre Schlafplätze haben sie am Rande der Rodung oder im Primärwald. Sie führen demnach regelmäßig Wanderungen vom Primärwald in den Sekundärwuchs und umgekehrt durch (Abb. 13). Rodungen entlang der Straßen, Plantagen und Pflanzungen der Eingeborenen innerhalb des Regenwaldgebietes haben aber auch zur Folge, daß mehrere savannenbewohnende Säugetiere als «Kulturfolger» im weiteren Sinne in das Regenwaldgebiet vordringen. Im Gegensatz zu den spezialisierten Regenwaldformen, die sich nur in Waldinseln in der Savanne halten können, sind gewisse Savannen-



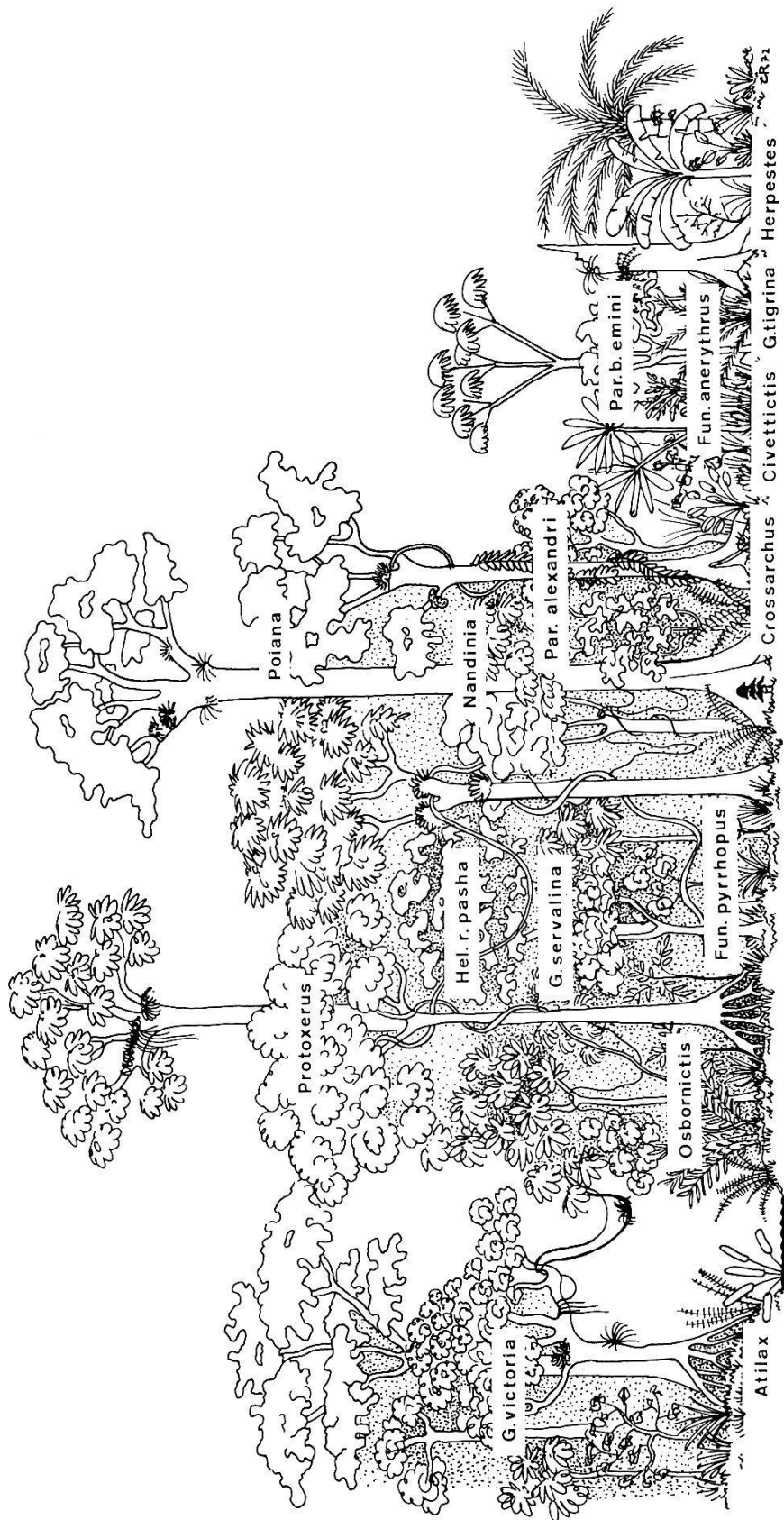


Abb. 14. Profil durch einen Primärwald mit einem Fließchen (links) und einem jungen Sekundärwald (rechts) im östlichen Kongo mit den entsprechenden Lebensräumen der Viverriden und Sciuriden. Viverridae: *Atilax*, *Crossarchus*, *Civettictis*, *Herpestes ichneumon*, *Genetta tigrina*, *Osbornictis*, *Genetta victoria*, *Genetta servalina*, *Poiana*. Sciuridae: *Funisciurus pyrrhopus*, *Funisciurus anerythrus*, *Paraxerus bochmi emini*, *Paraxerus alexandri*, *Heliosciurus rufobrachium*, *Protoxerus stangeri*.

Art	Primärwald Bachufer	Primärwald Inneres	Verlassene Pflanzungen
<i>Praomys jacksoni</i>	+	+	++
<i>Lophuromys aquilus</i>	+		++
<i>Malacomys longipes</i>	++	+	
<i>Hybomys univittatus</i>	++	++	++
<i>Hylomyscus alleni</i>	++	++	+
<i>Stochomys longicaudatus</i>	+	(+)	+
<i>Colomys goslingi</i>	+		
<i>Deomys ferrugineus</i>	(+)	++	
<i>Thamnomys kempfi</i>	(+)		
<i>Thamnomys rutilans</i>	+	+	++
<i>Oenomys hypoxanthus</i>			++
<i>Lemniscomys striatus</i>			+
<i>Leggada minutoides</i>			++
<i>Dendromus sp.</i>			(+)

arten, vor allem Kleinsäuger, imstande, bis tief in den Regenwald vorzudringen (Abb. 13). Dieser Prozeß ist «dank» der Urbarmachung des Waldgebietes und der Tätigkeit der Holzfäller in manchen Gegenden in vermehrtem Maße im Gange. Unter den Viverriden sind *Herpestes ichneumon* und *Genetta tigrina* solche Kulturfolger. Von den Nagetieren dringen *Thryonomys*, *Choeromys*, *Oenomys*, *Rattus*, *Lemniscomys*, *Leggada* und andere in das Regenwaldgebiet ein. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die Verhältnisse bei den Muriden im Regenwald des östlichen Kongo. Innerhalb des Primärwaldes wurde ferner unterschieden zwischen Lokalitäten in Wassernähe und solchen im Waldesinnern. Die Kreuze geben die relative Häufigkeit der Art an.

Säugetiere können folglich aus drei verschiedenen Gründen Pflanzungen, verlassene Felder und jungen Sekundärwald aufsuchen: 1. Wegen der besseren Licht- und Wärmeverhältnisse. 2. Als Kulturfolger aus Savannengebieten. 3. Wegen des reichlichen und mannigfaltigen Nahrungsangebotes.

Es gibt aber unter den Säugetieren auch Formen, die sich nur im Primärwald aufhalten und die kaum im jüngeren Sekundärwald anzutreffen sind. Zu ihnen gehören vor allem die baumbewohnenden Arten, wie zum Beispiel die Schuppentiere, *Poiana richardsoni*, die *Anomalurus* und *Idiurus* und der Baumschliefer. Allerdings kann ein Baumschliefer einen im Sekundärwald stehengebliebenen Baumriesen als Aufenthaltsort wählen, und die *Anomalurus* benützen gelegentlich einen solchen Baum als Startplatz für ihre Gleitflüge und als Wohn-

quartier, sofern der Baumstamm hohl ist. Der tropische Regenwald beherbergt naturgemäß viele baumbewohnende Tierarten. Bemerkenswert ist jedoch, daß der afrikanische Regenwald, zumindest was die Säugetiere betrifft, weniger arborikole Formen aufweist als der süd-amerikanische. Ferner weisen relativ wenig afrikanische Säugetierarten eine eigentliche Anpassung an das Baumleben auf; zu ihnen gehören *Manis tricuspis*, *Manis tetradactyla*, *Perodicticus*, *Arctocebus*, *Galago*, *Anomalurus*, *Idiurus* und *Zenkerella*, also Vertreter aus nur drei Säugetierfamilien. *Dendrohyrax dorsalis*, ein exklusives Baumbewohner, weist keine morphologischen Anpassungen an das arborikole Leben auf. Unsere Untersuchungen im Kongo haben gezeigt, daß unter den Muriden nur die Vertreter der Gattung *Thamnomys* als echte Baumbewohner bezeichnet werden können und bis in die oberste Baumkronengrenze klettern (dort werden sie oft zur Beute von *Poiana richardsoni*). Wohl fängt man auf Bäumchen, an Baumstämmen und auf Lianen Muridenarten, wie *Praomys jacksoni*, *Stochomys longicaudatus* und *Hylomyscus alleni*, doch sind diese Muriden in den Fängen auf dem Waldboden zahlreicher. Außer den bereits genannten Arten finden wir, abgesehen von den Primaten, Vertreter der Viverriden und Sciuriden als Baumformen. Sie haben sich erfolgreich an das Waldmilieu angepaßt und bewohnen die verschiedensten ökologischen Nischen innerhalb des Regenwaldes. Die Verhältnisse sind in Abbildung 14 schematisch dargestellt. Von den Hörnchen bewohnen *Protoxerus*, *Heliosciurus* und *Funisciurus pyrrhopus* den Primärwald, wobei jede Art eine andere Etage bevorzugt. Dies spiegelt sich auch in der Nahrung wider; *Funisciurus* ist insektivor und frugivor, *Heliosciurus* frißt vorwiegend Früchte, und *Protoxerus* verzehrt neben Früchten auch epiphytische Farne. *Paraxerus alexandri* hat eine Vorliebe für Waldränder, *Funisciurus anerythrus* ist das Bodenhörnchen im Sekundärwald, und *Paraxerus boehmi emini* lebt in den Sträuchern und Bäumchen des Sekundärwuchses. Unter den Viverriden ist *Herpestes ichneumon*, als Savannenform, meist in den verlassenen Feldern anzutreffen; hier ist auch *Genetta tigrina* zuhause, *Civetta civettictis* lebt, als sehr anpassungsfähige Art, im Primär- und Sekundärwald. *Crossarchus* und *Atilax* sind Bodenformen, wobei *Atilax* Bachufer und sumpfiges Gelände bevorzugt. Über die Lebensweise von *Osbornictis* wissen wir praktisch nichts; Magenanalysen weisen darauf hin, daß er sich von Fischen ernährt und sich demzufolge in Wassernähe aufhalten muß. Die *Genetta*-Arten (außer *G. tigrina*) und *Nandinia* bewohnen die mittlere Baumkronenzone. In den obersten Bäumen lebt die zierliche und wendige *Poiana richardsoni*.

Wir haben in dieser zusammenfassenden Darstellung über die Verbreitung und Ökologie der Regenwald-Säugetiere mit Absicht die flugfähigen *Chiroptera* und die in zoogeographischer und systematischer

Hinsicht noch zu wenig bekannten *Soricidae* nicht berücksichtigt. Verbreitungskarten von noch mangelhaft untersuchten Arten können leicht zu falschen Interpretationen führen.

### Literatur

- BOOTH, A. H. (1958). The Niger, the Volta and the Dahomey Gap as geographic barriers. – *Evolution*, 12 (1), 48–62.
- BOOTH, C. P. (1968). Taxonomic studies of *Cercopithecus mitis* Wolf (East Africa). – *Nat. Geogr. Soc. Research Reports* (1963).
- CARCASSON, R. H. (1964). A preliminary survey of the zoogeography of African butterflies. – *E. A. Wildl. J.* 2, 122–157.
- DANDELLOT, P. (1972). Primates in “The Mammals of Africa, an identification manual” (Ed. MEESTER and SETZER). – Smithsonian Inst. Press, Washington.
- EISENTRAUT, M. (1963). Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. – Berlin/Hamburg: Verlag Paul Parey, pp. 1–353.
- EISENTRAUT, M. (1969). Gibt es in West-Afrika eine auf Montangebiete beschränkte Säugetierfauna? – *Bonner Zool. Beitr.* 4, 325–334.
- EISENTRAUT, M. (1970). Eiszeitklima und heutige Tierverbreitung im tropischen Westafrika. – *Umschau in Wissensch. u. Techn.* 3, 70–75.
- GENEST-VILLARD, H. (1967). Revision du genre *Cricetomys*. – *Mammalia* 31, 390–455.
- HILL, W. C. O. (1966). Primates: Vol. VI, Cercopithecoidea. – Edinburgh: Univ. Press.
- JEWELL, P. A. and OATES, J. F. (1969). Ecological observations on the Lorisoid Primates of African Lowland Forest. – *Zool. Africana*, 4 (2), 231–248.
- KINGDON, J. (1971). East African Mammals. An Atlas of Evolution in Africa. Vol. 1. – Academic Press, London.
- MOREAU, R. E. (1966). The bird faunas of Africa and its islands. – Academic Press, London: 1–424.
- MOREAU, R. E. & HALL, B. P. (1970). An Atlas of speciation in African Passerine Birds. – *Brit. Mus. (Nat. Hist.) London*.
- PRIGOGINE, A. (1954). Deux nouvelles races d'*Aethiosciurus ruwenzorii* Schwann du Congo Belge. – *Miscell. Zool. Schouteden, Ann. Mus. Tervuren, Zool. I*, 69–73.
- RAHM, U. (1960). Note sur les spécimens actuellement connus de *Micropotamogale ruwenzorii* et leur répartition. – *Mammalia* 24 (4), 511–515.
- RAHM, U. (1966). Les Mammifères de la forêt équatoriale de l'Est du Congo. – *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Tervuren, Sci. Zool.* 149, 39–121.
- RAHM, U. (1967). Les Muridés des environs du lac Kivu et des régions voisines. – *Rev. suisse Zool.* 74 (9), 439–519.
- RAHM, U. (1970). Ecology, zoogeography and systematics of some african forest monkeys. – In “Old world Monkeys” (Ed. NAPIER and NAPIER). – Academic Press, London, pp. 589–626.
- RAHM, U. (1972). Notes sur la répartition, l'écologie et le régime alimentaire des Sciuridés au Kivu (Zaire). – *Rev. Zool. Bot. Afr. (im Druck)*.
- RAHM, U. (1972). Zur Oekologie der Muriden im Regenwaldgebiet des östlichen Kongo (Zaire). – *Rev. suisse Zool. (im Druck)*.
- RAHM, U. et CHRISTIAENSEN, A. (1963). Les Mammifères de la région occidentale du lac Kivu. – *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Tervuren, Sci. Zool.* 118, 1–83.
- RAHM, U. et CHRISTIAENSEN, A. (1966). Les Mammifères de l'île Idjwi (Lac Kivu, Congo). – *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Tervuren, Sci. Zool.* 149, 1–35.