

Energiehaushalt tropischer Trochiliden Energy Regulation of Tropical Hummingbirds

Von **Karl.-L. Schuchmann** und **Hermine Jakob**

Key Words: body size; feeding bout; food intake, energy accumulation, energy deficiency, crop volume; *Ocreatus underwoodii*; *Chlorostilbon mellisugus*; *Orthorhyncus cristatus*; *Acestrura mulsant*; *Amazilia cyanifrons*; *Trochilus scitulus*; *Thalurania furcata*; *Chrysuronia oenone*; *Eulampis jugularis*; *Patagona gigas*.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde der Energiehaushalt von verschiedenen Kolibris unterschiedlicher Art und Größe unter Laborbedingungen untersucht, wobei insbesondere der Einfluß des Körpergewichts berücksichtigt wurde.

Bei den Untersuchungen zeigte sich eine signifikante Korrelation zwischen

- dem Gewicht und dem prozentualen Anteil der drei Aktivitäten „Sitzen“, „Fliegen“ und „Nahrungsaufnahme im Schwirrflyug“; mit zunehmendem Gewicht nahm der zeitliche Anteil des Sitzens zu und der Anteil des Fliegens und der Nahrungsaufnahme im Schwirrflyug ab,
- dem Gewicht und der Häufigkeit der Nahrungsaufnahme: Mit zunehmendem Gewicht sank die Häufigkeit der Nahrungsaufnahme,
- dem Gewicht und der Aufnahmerate: Pro Zeit bzw. pro Mahlzeit nahm ein schwerer Kolibri mehr Nahrung auf als ein leichterer.

Die Ergebnisse deuten darauf hin, daß die Länge der Nahrungsaufnahme unabhängig vom Gewicht ist.

Aus den letztgenannten Punkten folgt, daß mit zunehmendem Gewicht seltener, dafür aber in gleicher Zeit mehr Nahrung aufgenommen wurde. Der Kropf wurde pro Nahrungsaufnahme nicht vollständig gefüllt. Während einer jeweiligen 12stündigen Beobachtungszeit wurde von den Versuchstieren nicht nur die jeweils benötigte Energie ersetzt, sondern zusätzlich Energie gespeichert. Diese Netto-Energie wurde gleichmäßig im Laufe des Tages akkumuliert. Der Betrag des an einem Tag erzielten Netto-Energiegewinns entsprach der für die nächtliche Hungerperiode benötigten Energie.

Die während einer Mahlzeit aufgenommene Nahrungsmenge steht in Beziehung zur Kropfkapazität, der Abstand zwischen aufeinanderfolgenden Mahlzeiten zur Stoffwechselintensität. Dabei werden kurzfristige Defizite ausgeglichen.

Anschrift der Verfasser:

K.-L. Schuchmann, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150-164, D-5300 Bonn 1. Anschrift für Sonderdruckerfordernungen.

Hermine Jakob, Zoologisches Institut der Universität, AG: P.Ö.V., Siesmayerstr. 70, D-6000 Frankfurt/M.

Der während der Nacht bestehende Energiebedarf wird am Tag gleichmäßig verteilt aufgenommen. Zusätzliche Schwankungen an einzelnen Tagen werden am folgenden Tag ausgeglichen.

Summary

The interaction of weight and other vital biological functions e. g. temperature regulation, metabolic rate is complex and in many organisms still poorly understood. Because virtually all biological functions interact with each other and it is often, difficult to isolate cause and effect, as BROWN et al. (1978) pointed out.

In the present study on hummingbirds we investigated only some variables e. g. locomotion, duration of each feeding bout, frequency of food intake, rate of nectar intake per time intervall and rate of nectar intake per feeding bout, on which body size presumingly has a strong effect. The tested species covered a wide range of weight characteristics, (2.8 to 21.3 g). All experiments were conducted under laboratory conditions.

Apart from the above mentioned topics, two other set of questions were experimentally incorporated. (I) How do hummingbirds of different size accumulate their energy budget? (II) Can energy deficiency be compensated and if so over what time intervalls?

The results demonstrate a weight specific significant correlation in following parameters:

- activity (in %; distinguished between perching, forward flight, hovering for food, Fig. 1). With increasing body size time of sitting increased while time spent for forward flight and for hovering for food decreased.
- frequency of food intake. With increasing body size the intensity of food intake was lowered. (Fig. 3.)
- rate of nectar intake per time intervall and quantity of food intake during each feeding bout (Fig. 4).

The data further suggest that the duration of each feeding bout is not correlated with body size. This implies that with increasing weight feeding activity is reduced but consequently much more food is consumed during each feeding bout. Based on our calculations the crop was not completely filled during each feeding bout. Energetic excess was strictly accumulated during daytime. The daily gained energy savings were sufficient for the birds to stand the night without decreasing metabolism.

The observed energy deficiency which occurred in 2 species (Fig. 7., 13) was completely compensated by the end of the following day.

1. Einleitung

Das Körpergewicht beeinflusst als wichtiger Parameter nahezu alle Funktionsbereiche eines lebenden Organismus. Quantitativ lassen sich solche Beziehungen meist durch einfache Exponentialfunktionen beschreiben, wie beispielsweise die Abhängigkeit des Energiestoffwechsels (U) vom Gewicht (G): $U = a \times G^n$.

Bei Vögeln konnte bisher eine solche exponentielle gewichtsbezogene Funktion z. B. zur Stoffwechselrate (ASCHOFF & POHL 1970), Wärmeisolation (HERREID & KESSEL 1967), Brutdauer (RAHN & AR 1974), Eigröße (RAHN und Mitarb., 1975) Lebensdauer (LINSTEDT & CALDER 1975, PRINZINGER 1979) und Territoriengröße (SCHOENER 1968) beobachtet werden. Da das Körpergewicht eines

Vogels sowohl seine physiologischen Regulationsfähigkeiten als auch seine ökologischen Ansprüche determiniert, stellt sich die Frage, welche Selektionsfaktoren die obere und untere Grenze seines Gewichtes bestimmen. Zur Untersuchung dieser Fragestellung eignen sich nektarivore Vögel, da wir unter diesen Nahrungsspezialisten einerseits die kleinsten Vögel finden und andererseits Arten dieser Vogelgruppe die größten Blütenbestäuber repräsentieren.

Die Familie der Kolibris nimmt innerhalb der Gruppe nektarfressender Vögel eine Sonderstellung ein. Dabei ist besonders bemerkenswert, daß zu ihnen die kleinsten blütenbesuchenden Vertebraten (ca. 2 g) gehören. Ferner nehmen nur Arten dieser Vogelfamilie Blütennektar im Schwirrfly auf. Weiterhin verfügen Kolibris über die physiologische Fähigkeit, bei niedrigen Umgebungstemperaturen bzw. bei geringen Nahrungsreserven Energie einzusparen, indem sie meist während der folgenden nächtlichen Hungerperiode in eine Lethargie fallen (vgl. BARTHOLOMEW 1957, LASIEWSKI 1963, HAINSWORTH & WOLF 1970, WITHERS 1977).

Die Nahrungsspezialisierung dieser Vögel hat für energetische Untersuchungen entscheidende Vorteile, denn Nektar kann durch Zuckerlösungen bekannten kalorischen Wertes ersetzt werden. Dadurch ist es möglich, die von einem Versuchsvogel aufgenommene Energie relativ exakt zu bestimmen, um so die Gesamternergiebilanz des Kolibris abzuschätzen.

Für Trochiliden, deren kleinste Art ca. 2 g und deren größte Art ca. 20 g wiegt (SKUTCH 1974), treten verschiedene gewichtsabhängige energetische Probleme auf:

Mit sinkendem Körpergewicht nimmt exponentiell die Wärmeisolation eines Vogels ab (HERREID & KESSEL 1967). Dies hat zur Folge, daß zur Aufrechterhaltung der Körpertemperatur ein kleiner Vogel seinen, bezogen auf das Gewicht, höheren Wärmeverlust durch eine entsprechend höhere Wärmeproduktion ausgleichen muß. Dadurch erreicht ein kleiner Kolibri eine höhere Basalstoffwechselrate als ein schwererer Vogel.

Im Gegensatz zu dem exponentiellen Verhältnis zwischen Körpergewicht und Basalstoffwechsel besteht bei Kolibris allerdings zwischen Körpergewicht und Nahrungsaufnahmekapazität (Kropfvolumen) eine fast lineare Beziehung. Ein leichter Kolibri hat daher eine geringere Nahrungsspeicherkapazität (pro Gramm Körpergewicht) und braucht folglich seinen Kropfinhalt relativ schnell auf. Kleine Kolibris müssen somit häufiger Nahrung aufnehmen als größere. Demgegenüber nehmen bei steigendem Körpergewicht die energetischen Kosten für den Schwirrfly bei Kolibris zu.

Berechnungen über das Verhältnis zwischen dem Energieverbrauch beim Schwirrfly und dem Körpergewicht wurden erstmals von HAINSWORTH &

WOLF (1972 a) aus Daten von 40 Kolibriarten, deren Gewicht zwischen 2 und 13 g lag, erstellt. Dabei ermittelten beide Autoren, daß die energetischen Kosten für den Schwirrflug pro Gramm Körpergewicht weitgehend unabhängig vom Gesamtgewicht des Vogels sind.

In einer anderen Untersuchung wiesen EPTING & CASEY (1973) auf die Bedeutung der Flügellänge für den Energieverbrauch im Schwirrflug hin. Ihre Untersuchungen ergaben eine lineare Beziehung zwischen Energieverbrauch beim Schwirrflug und der Kreisflächenbelastung der Flügel (Körpergewicht dividiert durch die von den Flügeln beschriebene Kreisfläche).

Die Berechnungen beider Autorengruppen zeigen, daß die energetischen Kosten für den Schwirrflug etwa proportional zum Körpergewicht sind, d. h. ein 20 g schwerer Kolibri verbraucht beim Schwirrflug eine ca. 10mal größere Kalorienmenge als ein 2 g schwerer Kolibri. Beim Basalstoffwechsel hingegen ist dieser Faktor wesentlich geringer. Es wird daher vermutet, daß die mit steigendem Gewicht linear steigenden Kosten für den Schwirrflug eine wichtige Ursache für eine obere Gewichtsgrenze bei Kolibris darstellen (SCHOENER 1969 a, 1969 b).

Der hohe Energieverbrauch eines Kolibris einerseits und seine geringe Energiespeicherkapazität andererseits erfordern eine genaue Regulation seines Energiehaushaltes. Die Notwendigkeit einer derartigen Regulation wird deutlich, bedenkt man, daß Kolobris als tagaktive Vögel während der Nacht keine Nahrung aufnehmen können und folglich am Tag zusätzlich Energie für die nächtliche Hungerperiode speichern müssen.

Bei der Untersuchung der Nahrungsstrategie und der Energieregulation bei Kolibris sind daher folgende Faktoren von Bedeutung:

- Körpergewicht
- Kropfvolumen
- Höhe der energetischen Kosten für den laufenden Energiebedarf während der Nektaraufnahme
- Gespeicherte Energiemenge für Zeiten, in denen keine Nahrungsaufnahme möglich ist
- Häufigkeit der Nahrungsaufnahme
- Menge der aufgenommenen Nahrung
- Nahrungsaufnahmerate pro Zeit
- Qualität und Quantität der Nahrung
- Erreichbarkeit der Nahrung (Schnabel- versus Kelchlänge)

Das Ziel dieser Arbeit ist es, einige Aspekte zum Energiehaushalt und der damit verbundenen Nahrungsstrategie von Kolibris, unter besonderer Berücksichtigung des Körpergewichts dieser Vögel, zu untersuchen.

Dabei sollte folgenden Fragen nachgegangen werden:

- A) Gibt es gewichtsabhängige Unterschiede zwischen verschiedenen großen Arten
- in den Anteilen der verschiedenen Aktivitäten (Sitzen, Fliegen, Nahrungsaufnahme im Schwirrflyug),
 - in der Länge der Nahrungsaufnahme,
 - in der Häufigkeit der Nahrungsaufnahme,
 - in der Aufnahmerate (Menge pro Zeit),
 - in der Aufnahmemenge pro Nahrungsaufnahme?
- B) Auf welche Weise wird der Energiegewinn (Nettoenergie) akkumuliert und in welchem Verhältnis steht er zum Körpergewicht?
- C) Innerhalb welcher Zeiträume wird der Energiehaushalt reguliert?

2. Material und Methode

Getestet wurden 10 Kolibriarten, deren Gewicht von 2,8 bis 21,3 g reichte (vgl. Tab. 1). Außerhalb der Versuchszeit wurden diese Vögel mit einem in Wasser gelösten Protein-Kohlenhydrat-Vitamingemisch gefüttert (Einzelheiten s. SCHUCHMANN 1979 a). Während der Versuche bestand die Nahrung aus einer 16%igen Saccharoselösung (0,4976 mol \cong 671,43 cal/ml). Freifliegende Fruchtfliegen (*Drosophila melanogaster*) standen allen Kolibris stets zu Verfügung.

Die Kolibris wurden einzeln in einer Voliere (2,5 \times 2 \times 3 m) getestet. An der Rückwand in dieser Voliere war in 1,5 m Höhe eine Sitzstange befestigt. Die Versuche wurden zwischen 8.00 Uhr und 20.00 Uhr bei Kunstlicht (3000 LUX), LD 12:12 und einer rel. Luftfeuchte von 70–80% durchgeführt. Die Umgebungstemperatur wurde 3mal täglich in der Voliere auf \pm 1,0°C Genauigkeit ermittelt.

Folgende Daten wurden vom Beobachter gemessen und protokolliert:

- Tageszeit jeder Saccharoselösuingsaufnahme
- Länge der Nahrungsaufnahme (in sec)
- Dauer des Fluges ohne Nahrungsaufnahme (in sec)
- Dauer des Sitzens (in sec)

In Abständen von 30 Minuten wurde die aufgenommene Menge der Saccharoselösung an dem mit einer geeichten Skala versehenen Trinkröhrchen abgelesen, das sich in etwa 2 m Höhe an der vorderen Volierenwand befand. Das Gewicht des Versuchstieres wurde vor Versuchsbeginn, mittags (13.00 Uhr) und nach Versuchsende auf \pm 0,1 g Genauigkeit ermittelt. Zur Bestimmung des Netto-Energiegewinns an einem Tag wurde der Kalorienverbrauch für Sitzen, Fliegen und Nahrungsaufnahme im Schwirrflyug berechnet und von der durch die Saccharoselösung aufgenommenen Kalorienmenge subtrahiert. Der kalorische Energiegewinn durch Insekten wurde jedoch nicht berücksichtigt, da alle Kolibris in der Regel weniger als 20 Fruchtfliegen pro Versuchstag aufnahmen. Zur quantitativen Abschätzung des Energieverbrauchs (E) bei den verschiedenen Aktivitäten wurden folgende Formeln verwendet:

(1) Sitzen: $E \text{ (cal/h)} = \text{Wärmeleitzaahl [cal/(g} \times \text{h} \times \text{°C)]} \times 1,7 \times \text{Gewicht (g)} \times \text{Körpertemperatur} - \text{Umgebungstemperatur (°C)}$; (nach HAINSWORTH & WOLF 1970, HERREID & KESSEL 1967, WOLF & HAINSWORTH 1971, 1972 a).

(2) Nahrungsaufnahme im Schwirrflug: $E \text{ (cal/h)} = 215 \text{ (cal/(g} \times \text{h)} \times \text{Gewicht (g)}$; (nach HAINSWORTH & WOLF 1972 a, b).

(3) Flug ohne Nahrungsaufnahme: $E \text{ (cal/h)} = 91 \%$ der für den Schwirrflug benötigten Energie (nach WOLF und Mitarb., 1975).

Die Wärmeleitzahl (C) errechnet sich wie folgt: $\log C = 0,662 - 0,536 \log \text{Gewicht}$. Der Faktor 1,7 (Formel 1) steht für den im Vergleich zum Basalstoffwechsel (nachts gemessen) höheren Energieverbrauch eines wachen, sitzenden Kolibris (WOLF & HAINSWORTH 1971).

Zur Berechnung des nächtlichen Energieverbrauchs wurde Formel 1 verwendet, jedoch ohne Berücksichtigung des Faktors 1,7. Die am Tag gemessene Umgebungstemperatur wurde für die Abschätzung des nächtlichen Energieverbrauchs herangezogen.

In der vorliegenden Arbeit werden folgende Abkürzungen verwendet:

M = ♂
W = ♀ in Tabellen

T_U = Umgebungstemperatur, Na = Nahrungsaufnahme, LD = Licht-Dunkel-Periode.

Tab. 1: Liste der Versuchstiere, (nach Gewicht geordnet) (M = ♂, W = ♀, im. = immatur).
Weight characteristics of tested hummingbird species. Symbols signify each species in graphs.

Art	Geschlecht	Gewicht (g) ± SD	Symbol
<i>Ocreatus underwoodii</i>	W	2,77 ± 0,15	◆
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	M	2,78 ± 0,10	◇
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	W	2,97 ± 0,06	
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	M immat.	3,00 ± 0,17	◇
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	M	3,13 ± 0,23	
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	M	3,14 ± 0,28	
<i>Orthorhynchus cristatus</i>	M	3,43 ± 0,12	
<i>Acestrura mulsant</i>	M	3,73 ± 0,12	*
<i>Amazilia cyanifrons</i>	W	4,80 ± 0,10	*
<i>Trochilus scitulus</i> *	W	4,95 ± 0,15	▣
<i>Thalurania furcata</i>	M	5,00 ± 0,20	▣
<i>Chrysura oenene</i>	M	5,50 ± 0,26	▣
<i>Eulampis jugularis</i>	M	9,40 ± 0,36	■
<i>Eulampis jugularis</i>	M	9,50 ± 0,24	
<i>Eulampis jugularis</i>	M	9,60 ± 0,15	
<i>Eulampis jugularis</i>	M	10,63 ± 0,15	
<i>Eulampis jugularis</i>	M	10,75 ± 0,16	
<i>Patagona gigas</i>	M	21,33 ± 0,15	◆

* Dieses ♀ brütete zu Beginn der Untersuchung, so daß nicht alle Versuche mit diesem Vogel durchgeführt werden konnten.

3. Ergebnisse

Für jedes Versuchstier wurde der prozentuale Anteil der Aktivitäten Sitzen, Fliegen und Nahrungsaufnahme im Schwirrflug während der jeweils 12stündigen Beobachtungszeit ermittelt. Zur Feststellung, ob gewichtsabhängige Unterschiede in der Aufteilung der Aktivitäten bestehen, wurden die Versuchsvögel in 4 Gewichtsklassen zusammengefaßt (vgl. Tab. 2).

Die Ergebnisse zeigen, daß ein Zusammenhang zwischen dem Körpergewicht und dem prozentualen Anteil der 3 Aktivitäten besteht. Mit zunehmendem Gewicht steigt der prozentuale Anteil für Sitzen ($r = 0,56$; $n = 17$) und sinkt sowohl beim Fliegen ($r = -0,56$; $n = 17$) als auch bei der Nahrungsaufnahme im Schwirrflug ($r = -0,64$; $n = 17$); (vgl. Abb. 1).

Beim Vergleich der durchschnittlichen Längen der Nahrungsaufnahmen in Abhängigkeit vom Gewicht ist keine klare Aussage über eine Korrelation möglich (Abb. 2). Betrachtet man die Werte, die im Bereich zwischen 2 und 11 g liegen, so läßt sich kein Zusammenhang zwischen Länge der Nahrungsaufnahme und dem Gewicht feststellen ($r = -0,34$; $n = 16$). Bezieht man den Wert bei 21,3 g in die Berechnung des Korrelationskoeffizienten mit ein, so erhält man eine Korrelation ($r = 0,56$; $n = 17$). Da es jedoch nur sehr wenige Kolibriarten gibt, deren Gewicht zwischen 10 und 20 g liegt, und Vögel dieser Gewichtsguppe für die Untersuchungen nicht zur Verfügung standen, können in diesem Falle keine gesicherten Angaben über eine Korrelation gemacht werden.

Bei den untersuchten Kolibris bestand eine hoch signifikante Korrelation zwischen Gewicht und Flügelänge ($r = 0,97$; $n = 10$) und zwischen Gewicht und Schnabellänge ($r = 0,98$; $n = 10$), (vgl. Tab. 3).

Die Ergebnisse zeigen ferner eine negative Korrelation von durchschnittlicher Häufigkeit der Nahrungsaufnahme pro Stunde und dem Gewicht (vgl. Abb. 3). Läßt man den Wert von *P. gigas* unberücksichtigt, besteht immer noch eine Korrelation von $r = -0,62$.

Den Ergebnissen zufolge ist auch die Menge der Nahrung, die ein Kolibri pro Zeiteinheit der Nahrungsaufnahme aufnimmt, mit dem Gewicht des Tieres korreliert ($r = 0,87$; $n = 28$); (vgl. Abb. 4). In Abb. 4 wurden auch die Werte nordamerikanischer Trochiliden von WOLF & HAINSWORTH (1977) mit einbezogen (vgl. hierzu Tab. 4).

Die Menge der aufgenommenen Saccharoselösung pro Nahrungsaufnahme ist ebenfalls mit dem Körpergewicht korreliert ($r = 0,94$; $n = 18$), (vgl. Abb. 5). Ein Vergleich der Aufnahmekapazität des Kropfes mit der Menge der pro Nahrungsaufnahme aufgenommenen Saccharoselösung zeigt, daß der Kropf bei einer Nahrungsaufnahme nur zu einem bestimmten Prozentsatz gefüllt wird (vgl.

Tab. 2: Prozentualer Anteil der 3 Aktivitätsformen (Sitzen, Fliegen und Nahrungsaufnahme im Schwirrflyug \pm Standardfehler) der Gesamtbeobachtungszeit. Arten sind in 4 Gewichtsklassen zusammengefaßt. n = Gesamtzahl der Arten. Wurden mehrere Individuen einer Art getestet, so ist deren Anzahl in () angegeben.

Total activity (in %) and standard error (SE) of observed activities (sitting, forward flight, hovering for food). Species are gathered in 4 groups based on their weight characteristics. n = total number of species, number in brackets represents number of individuals tested.

Gewichts- klasse	Art	Sitzen (%) \pm SE	Fliegen (%) \pm SE	Na im Schwir- flug (%) \pm SE
I 2,8-3,8 g n=8	<i>O. underwoodii</i>	82,66	16,64	0,70
	<i>C. mellisugus</i> (5)	\pm 3,07	\pm 3,06	\pm 0,05
	<i>O. cristatus</i>			
	<i>A. mulsant</i>			
II 4,8-5,5 g n=3	<i>A. cyanifrons</i>	91,16	8,33	0,51
	<i>T. furcata</i>	\pm 2,69	\pm 2,67	0,08
	<i>C. oenone</i>			
III 9,3-10,4 g n=5	<i>E. jugularis</i> (5)	93,82	5,77	0,41
		\pm 1,89	\pm 1,85	\pm 0,05
IV 21,3 g n=1	<i>P. gigas</i>	97,59	2,07	0,34

Tab. 5). Bei den Kolibriarten, deren Gewicht unter 10,6 g lag, betrug die durchschnittliche Kropffüllung 11,6% \pm 1,87 (n = 17), bei *Patagona gigas* 20,1%.

Die Versuchsvögel akkumulierten relativ gleichmäßig über den Tag verteilt Netto-Energie (aufgenommene Energie abzüglich des Energieverbrauchs durch die Aktivitäten Sitzen, Fliegen und Nahrungsaufnahme im Schwirrflyug; vgl. Formel 1, 2 und 3 und Abb. 6-13). Der nach 12 Stunden erreichte Nettoenergiegewinn war bei den einzelnen Tieren unterschiedlich groß.

Die Höhe des Netto-Energieüberschusses (die am Tag akkumulierte Nettoenergie abzüglich der für die Nacht benötigten Energie) war nicht mit dem Körpergewicht korreliert (vgl. Tab. 6).

Bei *Eulampis jugularis* wurde sogar beobachtet, daß ein Vogel das an einem Tag entstandene Energiedefizit am folgenden Tag ausglich (vgl. Abb. 13). Dieser

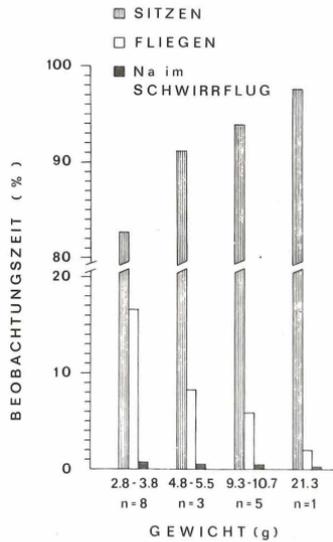


Abb. 1: Prozentuale Verteilung der Aktivitäten (Sitzen, Fliegen, Nahrungsaufnahme im Schwirrflyug) bei Kolibris verschiedener Gewichtsklassen während einer jeweils 12stündigen Beobachtungszeit.

Observed daily activity (in %) Striped bars – sitting, open bars – forward flight, black bars – hovering for food.

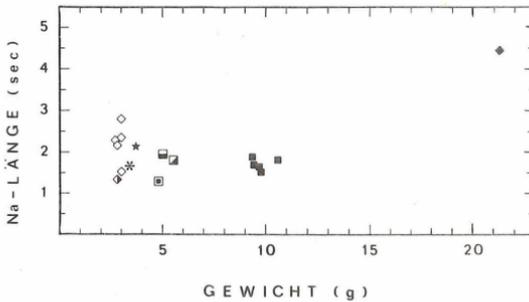


Abb. 2: Durchschnittliche Länge einer Nahrungsaufnahme bei 9 Kolibriarten (n = 17) in Abhängigkeit vom Gewicht. Jedes Symbol gibt den Wert für ein Individuum an (Bedeutung der Symbole siehe Tab. 1).

Relation between average feeding bout as a function of body weight for 9 hummingbird species (n = 17). Each symbol represents average values for species. Explanation of symbols see Tab. 1.

Kolibri erreichte am ersten Tag einen Netto-Energiegewinn von 1595 Kalorien. Nimmt man eine gleichbleibende Körpertemperatur (40°C) bei konstanter Umgebungstemperatur (21,5°C) während der Nacht an, so lag der Kalorienverbrauch

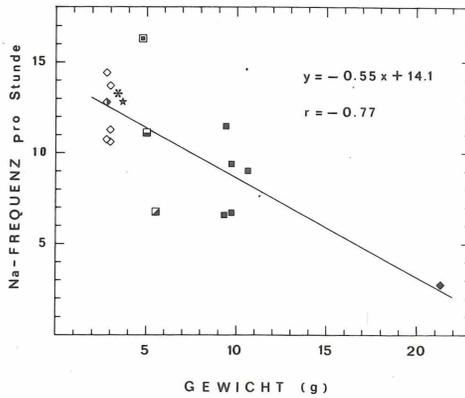


Abb. 3: Durchschnittliche Häufigkeit der Nahrungsaufnahme pro Stunde von 9 Kolibriarten ($n = 17$) in Abhängigkeit vom Gewicht. Jedes Symbol gibt den Wert für ein Individuum an (Bedeutung der Symbole siehe Tab. 1).

Average frequency of food intake versus body weight for 9 hummingbird species ($n = 17$). Each symbol represents values for an individual. *Explanation of symbols see Tab. 1.

Tab. 3: Morphologische Daten der Versuchstiere.

Morphological characteristics of tested species [sex, body weight (g), wing length (mm), wing disc loading (g/cm^2), bill length (mm)].

Art	Geschlecht	Gewicht (g)	Flügel (mm)	L_{WD}^* (g/cm^2)	Schnabel (mm)
<i>O. underwoodii</i>	W	2,8	40,0	0,036	16,0
<i>C. mellisugus</i>	M	2,9	44,5	0,036	16,0
<i>O. cristatus</i>	M	3,4	49,0	0,029	15,0
<i>A. mulsant</i>	M	3,7	34,5	0,063	19,0
<i>A. cyanifrons</i>	W	4,8	45,0	0,048	19,0
<i>T. scitulus</i>	W	5,0	54,0	0,035	22,0
<i>T. furcata</i>	M	5,0	51,5	0,038	21,0
<i>C. oenone</i>	M	5,5	51,0	0,043	22,0
<i>E. jugularis</i>	M	10,0	75,0	0,036	24,5
<i>P. gigas</i>	M	21,3	121,0	0,030	41,0

*Die Kreisflächenbelastung der Flügel ist wie folgt definiert: ($L_{\text{WD}} = G/\pi \left(\frac{L \times 2,25}{2}\right)^2$); L_{WD} (g/cm^2); G = Gewicht (g); L = Flügelänge (cm)

während der 12stündigen Dunkelperiode bei 2880 Kalorien. Der Vogel hatte folglich ein Energie-Defizit von 44,6 % des Nettoenergiegewinnes. Am nächsten Tag akkumulierte dieser Kolibri 4962 Kalorien; das waren 56,1 % Kalorien mehr,

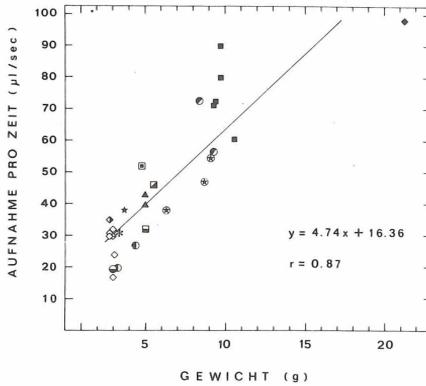


Abb. 4: Menge (μ l) der pro Sekunde aufgenommenen 16%igen Saccharoselösung in Abhängigkeit vom Gewicht. Jedes Symbol gibt den Wert für ein Individuum an ($n = 28$), (Bedeutung der Symbole siehe Tab. 1). In diese Abbildung wurden Werte von WOLF & HAINSWORTH (1977) übernommen (Vgl. Tab. 4).

Quantity of food intake (μ l/sec) as a function of body weight. Data is based on nectar consumption of a 16% saccharose solution. Each symbol signifies rates for an individual ($n = 28$). Data of WOLF & HAINSWORTH (1977) is incorporated. For explanation of symbols see Tab. 1, 4.

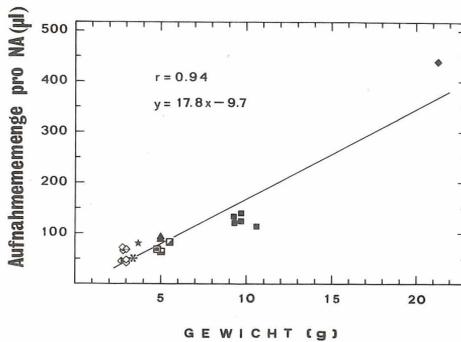


Abb. 5: Menge (μ l) der pro Nahrungsaufnahme aufgenommenen 16%igen Saccharoselösung in Abhängigkeit vom Gewicht. Jedes Symbol gibt den Wert für ein Individuum an ($n = 18$), (Bedeutung der Symbole siehe Tab. 1).

Quantity of nectar-intake per feeding bout versus body weight. Data is based on an intake of a 16% saccharose solution. Each symbol represents the values of individuals ($n = 18$). For explanation of symbols see Tab. 1).

als er für die nächtliche Hungerperiode benötigte, um in Homoiothermie zu bleiben. Ein ähnlicher Fall lag bei einem Individuum der Art *Chlorostilbon mellisugus* vor (vgl. Abb. 7).

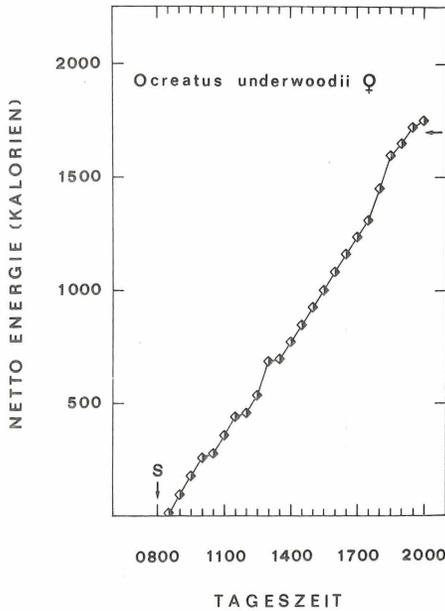


Abb. 6: Netto-Energiegewinn eines ♀ *Ocreatus underwoodii* (2,8 g) an einem Versuchstag. Der waagerechte Pfeil gibt die für die Nacht benötigte Energiemenge, unter der Voraussetzung gleichbleibender Umgebungs- und Körpertemperatur, an. S = Versuchsbeginn.

12 h time course of accumulation of excess energy in *Ocreatus underwoodii*. S indicates start of the observation period before the first morning feeding. Arrow signifies necessary energy level for the night. Energetical calculations are based on constant body temperature and on constant ambient temperature.

Tab. 4: Aufnahmerate (µl/sec); (nach WOLF & HAINSWORTH, 1977); nach Gewicht geordnet. Average meal size (µl/sec). Data from WOLF & HAINSWORTH (1977). Symbols signify species in graphs.

Art	Geschlecht	Gewicht (g)	Aufnahme (µl/sec)	Symbol
<i>Archilochus colubris</i>	M	3,0	19,4	⊙
<i>Archilochus alexandri</i>	M	3,3	20,1	⊙
<i>Archilochus alexandri</i>	W	4,4	27,3	⊙
<i>Lampornis clemenciae</i>	W	6,3	38,1	⊕
<i>Eugenes fulgens</i>	M	8,4	72,5	⊙
<i>Lampornis clemenciae</i>	M	8,7	47,0	
<i>Lampornis clemenciae</i>	M	9,1	54,3	
<i>Eugenes fulgens</i>	M	9,3	56,5	

Tab. 5: Kropfvolumen und Menge der aufgenommenen Saccharoselösung (16 %ig) pro Nahrungsaufnahme.

Crop volume and nectar intake per feeding bout of a 16 % saccharose solution. Data is listed as follows: weight (g), crop volume (μ l); meal size per feeding bout (μ l); crop volume per feeding bout (%).

Art	Gewicht (g)	V_{Kropf}^* (μ l)	Menge/Na (μ l)	Kropffüllung pro Na (%)
<i>O. underwoodii</i>	2,8	482	46,8	9,7
<i>C. mellisugus</i>	2,8	482	65,9	13,7
<i>C. mellisugus</i>	2,8	482	69,5	14,4
<i>C. mellisugus</i>	3,0	500	48,8	9,6
<i>C. mellisugus</i>	3,0	500	70,4	14,1
<i>C. mellisugus</i>	3,0	500	47,2	9,4
<i>O. cristatus</i>	3,4	537	51,9	9,7
<i>A. mulsant</i>	3,7	564	80,5	14,3
<i>A. cyanifrons</i>	4,8	666	66,8	10,0
<i>T. scitulus</i>	5,0	684	85,7	12,5
<i>T. furcata</i>	5,0	684	63,9	9,3
<i>C. oenone</i>	5,5	730	84,0	11,5
<i>E. jugularis</i>	9,3	1080	131,6	12,2
<i>E. jugularis</i>	9,4	1089	123,9	11,4
<i>E. jugularis</i>	9,7	1116	122,5	11,0
<i>E. jugularis</i>	9,7	1116	140,7	12,6
<i>E. jugularis</i>	10,6	1199	113,0	9,4
<i>P. gigas</i>	21,3	2184	439,4	20,1

* V_{Kropf} = Kropfvolumen, errechnet nach der Gleichung: V (ml) = $0,092 \times \text{Gewicht} + 0,224$ (HAINSWORTH & WOLF 1972)

Diese Beispiele geben einen Hinweis darauf, daß Kolibris ihren Energiehaushalt auch innerhalb von 2 Tagen, eine für diese Vögel lange Zeitspanne, regulieren, d. h. ausgleichen, können.

4. Diskussion

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen deutlich den Einfluß des Körpergewichts auf den Energiehaushalt von Kolibris. So sind beispielsweise Parameter, die mit dem Energiehaushalt zusammenhängen, wie Zeitdauer der verschiedenen lokomotorischen Aktivitäten, Häufigkeit der Nahrungsaufnahmen, Aufnahmezeit (Menge der pro Zeiteinheit aufgenommenen Saccharoselösung), sowie die pro Nahrungsaufnahme aufgenommene Menge von Saccharoselösung mit dem Körpergewicht korreliert.

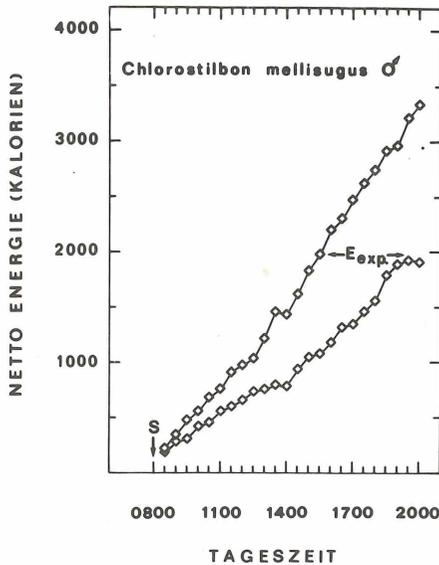


Abb. 7: Netto-Energiegewinn eines ♂ *Chlorostilbon mellisugus* (2,8 g) an zwei aufeinanderfolgenden Versuchstagen (I und II). $E_{exp.}$ gibt die für die Nacht benötigte Energiemenge, unter der Voraussetzung gleichbleibender Umgebungs- und Körpertemperatur, an. S = Versuchsbeginn. 12 h time course of accumulation of excess energy in a ♂ *Chlorostilbon mellisugus* during two consecutive days (I and II). Arrows ($E_{exp.}$) signify necessary overnight energy requirements. For further details see text to Fig. 6.

Diese Untersuchungen berücksichtigen die gewichtsspezifisch unterschiedliche Beziehung zwischen Nahrungsaufnahmekapazität und der Stoffwechselrate der Kolibris. Die Aufnahmekapazität (Kropfvolumen) ist eine lineare Funktion des Körpergewichts (HAINSWORTH & WOLF 1972 b); die Basalstoffwechselrate pro Gramm Körpergewicht steigt jedoch exponentiell mit sinkendem Körpergewicht (HERREID & KESSEL 1967). Daraus folgt, daß – bei konstanter Molarität der Nahrung – der Kropfinhalt eines kleineren Kolibris für dessen Grundstoffwechsel schneller aufgebraucht ist, als der Kropfinhalt eines größeren Kolibris. Demzufolge muß ein kleinerer Kolibri, wie dies die vorliegenden Ergebnisse bestätigen, häufiger Nahrung aufnehmen als ein größerer (vgl. Abb. 4).

In diesem Zusammenhang ist darauf hinzuweisen, daß die Basalstoffwechselrate bei sinkender Umgebungstemperatur steigt. Dies bedeutet für kleinere Kolibris, die im andinen Hochland leben, daß ihr Kropfinhalt schneller aufgebraucht ist, als der Kropfinhalt eines gleich schweren, im Tiefland lebenden Kolibris.

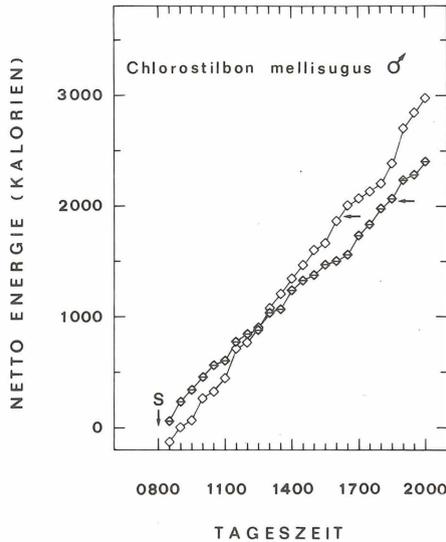


Abb. 8: Netto-Energiegewinn eines ♂ *Chlorostilbon mellisugus* (3,1 g) und eines immaturren ♂ *Chlorostilbon mellisugus* (3,0 g) an je einem Versuchstag (weitere Einzelheiten siehe Text zu Abb. 6).
12 h time course of accumulation of excess energy in two ♂ *Chlorostilbon mellisugus*. For further details see text to Fig. 6.

Tab. 6: Energiebilanz der untersuchten Kolibriarten während der 12stündigen Versuchszeit (LD 12 : 12).

Energetical characteristics of tested hummingbird species. Data are listed as follows: weight (g), net energy gain (cal), calculated energy expenditure during night (cal); net energy (%).

Art	Gewicht (g)	EG _{net} (cal)	EV _{Nacht} (cal)	EG _G (%)
<i>O. underwoodii</i>	2,8	1749	1700	2,9
<i>C. mellisugus</i>	2,8	3330	1968	69,2
<i>C. mellisugus</i>	2,8	1909	1978	-3,5
<i>C. mellisugus</i>	3,0	2396	2045	17,2
<i>C. mellisugus</i>	3,1	2969	1897	56,5
<i>O. cristatus</i>	3,4	2062	1487	38,7
<i>A. mulsant</i>	3,7	3296	2270	45,2
<i>A. cyanifrons</i>	4,8	4174	2096	99,1
<i>T. furcata</i>	5,0	1780	2138	-16,8
<i>E. jugularis</i>	9,3	1595	2880	-44,6
<i>E. jugularis</i>	9,4	3488	3538	-1,4
<i>E. jugularis</i>	9,7	4962	3179	56,1

EG_{net} = Nettoenergiegewinn

EV_{Nacht} = Energieverbrauch während der Nacht

EG_G = Netto-Energieüberschuß bezogen auf EG_{net}

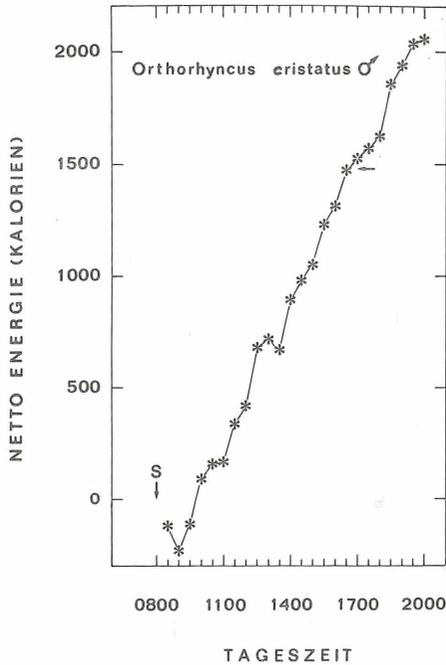


Abb. 9: Netto-Energiegewinn eines ♂ *Orthorhyncus cristatus* (3,4 g) an einem Versuchstag. Weitere Einzelheiten siehe Text zu Abb. 6.

12 h time course of accumulation of excess energy in a ♂ *Orthorhyncus cristatus*. For further details see text to Fig. 6.

Als weitere physiologische Anforderung an den Organismus eines Kolibris im Hochland kommt hinzu, daß die dort blühenden ornithophilen Pflanzen geringere Nektarkonzentrationen als die aus dem Tiefland besitzen (HAINSWORTH & WOLF 1972 b). Ferner ist der Energieverbrauch im Schwirrflug in höheren Lagen aufgrund der geringeren Luftdichte größer (FEINSINGER und Mitarb. 1979). Wahrscheinlich erklärt sich aus diesen Zusammenhängen, daß andine Kolibris häufiger Nahrung aufnehmen und/oder häufiger in Kältestarre fallen, um trotz erschwelter Bedingungen eine ausgeglichene Energiebilanz zu erzielen (vgl. CARPENTER 1976, FRENCH & HODGES 1959).

Die negative Beziehung zwischen dem Körpergewicht und der Nahrungsaufnahmerate der Kolibris bedingte u. a., daß der prozentuale Anteil des Fliegens und der Nahrungsaufnahme im Schwirrflug bei kleineren Arten zunahm und die Länge der Sitzperioden mit zunehmendem Körpergewicht ausgedehnt wurde. Von den drei unterschiedenen lokomotorischen Aktivitäten zeigte die Nahrungs-

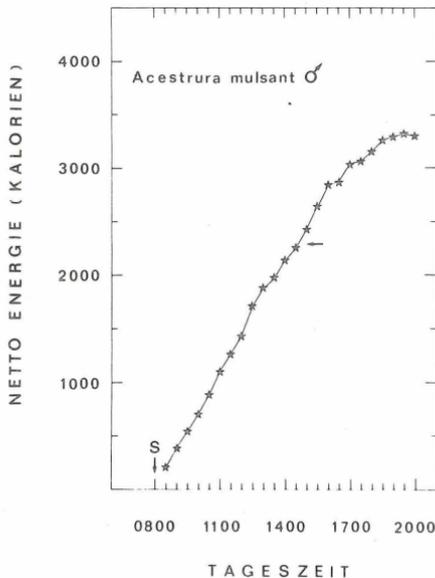


Abb. 10: Netto-Energiegewinn eines ♂ *Aestrura mulsant* (3,7 g) an einem Versuchstag. Weitere Einzelheiten s. Text zu Abb. 6.

12 h time course of accumulation of excess energy in a ♂ *Aestrura mulsant*. For further details see text to Fig. 6.

aufnahme im Schwirrflug die deutlichste Abhängigkeit vom Körpergewicht. Die relativ große Streuung der Werte beim Fliegen und Sitzen dagegen könnte auf ein unterschiedliches Territorialverhalten der verschiedenen Arten bzw. Geschlechter hinweisen (permanente Nahrungsterritorien versus „trap-lining“; vgl. STILES & WOLF 1970, LINHART 1973, FEINSINGER 1974.

Die Abschätzung des Energieverbrauchs von Trochiliden im Schwirrflug war Gegenstand zahlreicher Untersuchungen (LASIEWSKI 1963, BERGER & HART 1972, WEIS-FOGH 1972, HAINSWORTH & WOLF 1972 a, EPTING & CASEY 1973, HAINSWORTH & WOLF 1974). HAINSWORTH & WOLF (1972 a) vermuten, daß der Energieverbrauch pro Gramm Körpergewicht für den Schwirrflug unabhängig vom Körpergewicht ist; das hieße, daß die Stoffwechselrate im Schwirrflug und das Gewicht des Vogels direkt proportional wären.

Berechnungen von EPTING & CASEY (1973) ergaben, daß das Verhältnis von Flügellänge zum Gewicht und die sich daraus ableitende Kreisflächenbelastung („wing-disc loading“ = Quotient aus Körpergewicht und der von den Flügeln beschriebenen Kreisfläche) einen direkten Einfluß auf den Energieverbrauch beim

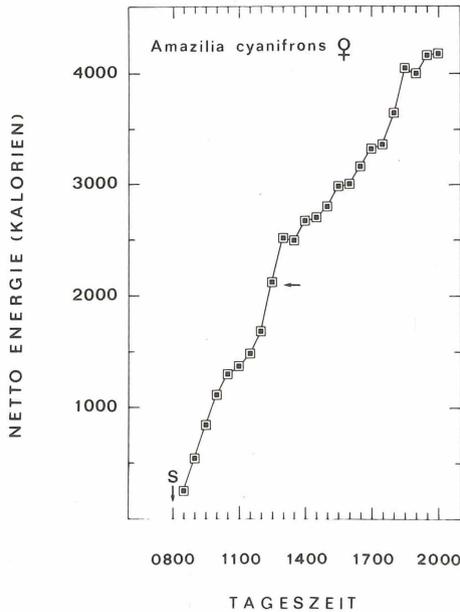


Abb. 11: Netto-Energiegewinn einer ♀ *Amazilia cyanifrons* (4,8 g) an einem Versuchstag. Weitere Einzelheiten s. Text zu Abb. 6.

12 h time course of accumulation of excess energy in a ♀ *Amazilia cyanifrons*. For further details see text to Fig. 6.

Schwirrflug haben, d. h. je kürzer die Flügel im Verhältnis zum Gewicht sind, desto höher ist die Kreisflächenbelastung, desto höher ist der Energieverbrauch beim Schwirrflug. Die Unterschiede der Werte der Kreisflächenbelastung verschieden schwerer Kolibris sind jedoch vergleichsweise gering, da Gewicht und Flügelänge miteinander korreliert sind (vgl. Tab. 3).

Da die energetischen Kosten für Fliegen und Nahrungsaufnahme im Schwirrflug mit steigendem Körpergewicht etwa linear ansteigen, verbraucht ein größerer Kolibri für diese Leistungen im Vergleich zu seinem Basalstoffwechsel wesentlich mehr Energie als ein kleinerer Kolibri. Der Quotient aus dem Kalorienverbrauch für den Schwirrflug und dem Kalorienverbrauch für den Basalstoffwechsel wird mit zunehmendem Gewicht größer.

Hierzu folgendes Beispiel:

Bei einer Umgebungstemperatur von 20°C, einer Körpertemperatur von 40°C und bei gleicher Kreisflächenbelastung verbraucht theoretisch ein 2 g schwerer Kolibri, bzw. ein 20 g schwerer Kolibri für die drei lokomotorischen Aktivitäten folgende Kalorienmenge pro Stunde:

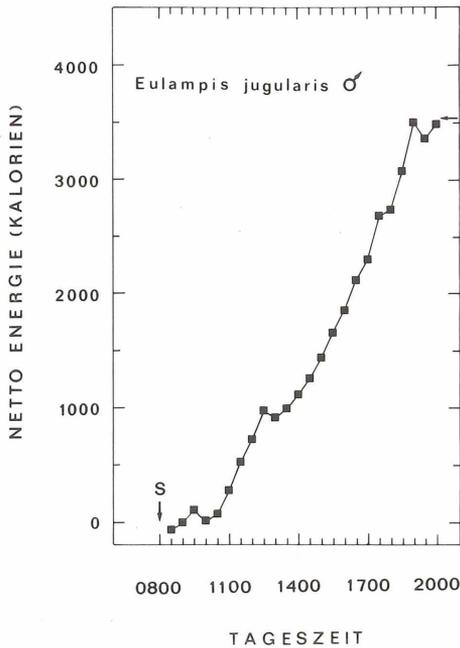


Abb. 12: Netto-Energiegewinn eines ♂ *Eulampis jugularis* (9,4 g) an einem Versuchstag. Weitere Einzelheiten s. Text zu Abb. 6.

12 h time course of accumulation of excess energy in a ♂ *Eulampis jugularis*. For further details see text to Fig. 6.

Gewicht (g)	Sitzen	Fliegen	Nahrungsaufnahme im Schwirrflyug
2	218	391	430
20	655	3913	4300

Die energetischen Kosten für Sitzen steigen bei dem 10fachen Gewicht um den Faktor 3, die für Fliegen und Nahrungsaufnahme im Schwirrflyug um den Faktor 10. Durch die Reduktion der Flugaktivität kann folglich ein großer Kolibri mehr Energie einsparen als ein kleiner Kolibri.

Nach den vorliegenden Untersuchungen ist der Flug- bzw. Schwirrflyuganteil an der Gesamtbeobachtungszeit mit dem Gewicht der untersuchten Vögel negativ korreliert, wobei der Anteil bei den Tieren der niedrigsten Gewichtsguppe 17,3 %, der des größten Versuchstieres, *P. gigas* (21,3 g), nur 2,4 % betrug (vgl. Tab. 2).

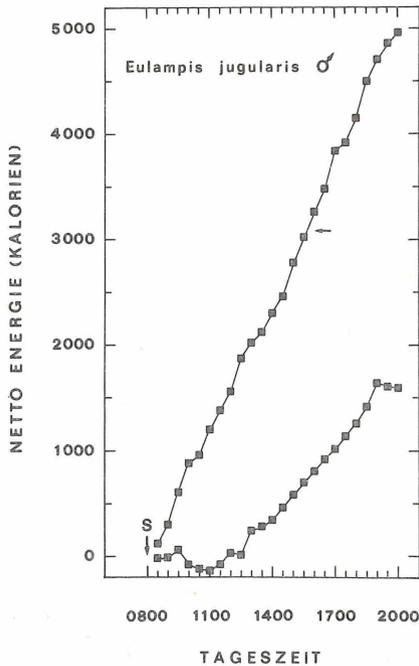


Abb. 13: Netto-Energiegewinn eines ♂ *Eulampis jugularis* (9,5 g) an zwei aufeinanderfolgenden Versuchstagen (I und II). Weitere Einzelheiten s. Text zu Abb. 7.

12 h time course of accumulation of excess energy in a ♂ *Eulampis jugularis* during two consecutive days (I and II). For further details see text to Fig. 7.

Die negative Korrelation der Flugaktivität mit dem Gewicht läßt auf die mit zunehmendem Gewicht steigende Bedeutung der Energieeinsparung durch Reduktion der Flugaktivität schließen.

Da der Energieverbrauch bei der Nahrungsaufnahme im Schwirrflug sehr hoch ist, sollte diese möglichst schnell erfolgen. Für größere Kolibris ist dies von besonderer Bedeutung, da ihre energetischen Kosten im Schwirrflug sehr hoch sind.

Die Ergebnisse deuten ferner darauf hin, daß die Länge der Nahrungsaufnahme unabhängig vom Gewicht ist (vgl. Abb. 3; ebenso HAINSWORTH & WOLF 1977); die Menge der pro Zeit aufgenommenen Nahrung ist jedoch positiv mit dem Gewicht korreliert (vgl. Abb. 5), d. h. mit zunehmendem Gewicht wurde weniger häufig, dafür aber in gleicher Zeit mehr Nahrung aufgenommen.

Um eine Erklärung für die Korrelation von Aufnahme­rate und Gewicht zu geben, sollen zunächst einige Einzelheiten über die Zungenmorphologie und den Nahrungsaufnahmevorgang bei Kolibris vorangestellt werden: Die Zunge eines Kolibris ist am distalen Ende gespalten. In jedem der beiden Zungenzipfel befindet sich eine Rinne, in der der Nektar kapillar angesaugt wird (WEYMOUTH und Mitarb. 1964). Bei der Nahrungsaufnahme streckt ein Kolibri mehrmals pro Sekunde seine Zunge in die Nahrungsquelle (HAINSWORTH 1973). Die Anzahl der Zungenschläge pro Sekunde ist jedoch unabhängig vom Körpergewicht (HAINSWORTH 1973).

Eine plausible Erklärung für die mit zunehmendem Körpergewicht erhöhte Aufnahme­rate wäre dann gegeben, wenn das Zungenkapillarovolumen mit dem Gewicht positiv korreliert wäre. Doch Versuche von HAINSWORTH (1973) zeigen, daß bei einem Zungenschlag mehr Nektar aufgenommen wurde als die beiden Zungenkapillaren fassen können. Dabei muß man allerdings berücksichtigen, daß die Versuchstiere direkten Zugang zur Saccharoselösung hatten. HAINSWORTHS Versuche (1973) demonstrieren, daß mit zunehmender Korollenlänge die Aufnahme­rate abnimmt. Folglich ist die Aufnahme­rate um so geringer, je weniger die Zunge mit dem Nektar in Berührung kommt. Da unsere Versuchstiere stets ungehindert die Saccharoselösung erreichen konnten und nicht nur die Zunge sondern auch die geöffnete Schnabelspitze in die Saccharoselösung hineinragte, konnte die Lösung zusätzlich in den Schnabel fließen. Da die Schnabellänge mit dem Gewicht deutlich korreliert ist (vgl. Tab. 3; ebenso WOLF & HAINSWORTH 1977), bietet sich dieser Zusammenhang als Erklärung für die Beziehung Aufnahme­rate/Gewicht an. Darüber hinaus wäre auch denkbar, daß bei größeren Kolibris die größere Zungenlänge und -oberfläche bewirken, daß beim Eintauchen mehr Nektarlösung aufgenommen wird. Im Freiland hingegen ist Nektar für einen Kolibri meist nicht leicht zugänglich. Dort üben die Korollenlänge, die Form der Korolle und das Nektarvolumen in der Blüte einen entscheidenden Einfluß auf die Nektaraufnahme aus.

Die vorliegenden Untersuchungen ergaben ferner eine signifikante Korrelation zwischen dem Körpergewicht und der pro Mahlzeit aufgenommenen Saccharoselösung (vgl. Abb. 5). Dieses Ergebnis scheint zunächst auf die Korrelation von Gewicht und Kropfvolumen (HAINSWORTH & WOLF 1972 b) zurückführbar zu sein. Der Vergleich der Aufnahmekapazität des Kropfes mit der pro Mahlzeit aufgenommenen Menge an Saccharoselösung ergab jedoch, daß die Versuchstiere ihren Kropf nur zu einem geringen Prozentsatz ($11,6\% \pm 1,87$ SD, $n = 17$; $20,1\%$ bei *P. gigas*; vgl. Tab. 5) füllten.

Hierfür kommen mehrere Gründe in Frage:

- a) Im Freiland besteht die Nahrungsquelle häufig aus einer Vielzahl dicht beieinander stehender Blüten. Der Nektar einer einzelnen Blüte reicht nicht, den

Kropf eines Kolibris vollständig zu füllen; der Kolibri muß mehrere Blüten nacheinander besuchen, um eine ausreichende Menge an Nektar aufnehmen zu können. Andeutungen dieses Verhaltens zeigten einige der Versuchsvögel. Besonders auffällig war dies bei *O. underwoodii*. Das Tier näherte sich dem Trinkröhrchen, nahm kurz (1,3 sec) Nahrung auf, flog kurz wenige Zentimeter zurück, um dann erneut Nahrung aufzunehmen. Dieser Vorgang wiederholte sich bis zu 5mal, dann flog der Kolibri wieder zur Sitzstange zurück. Bei der Versuchsauswertung wurde jede der Aufnahmen als eine Nahrungsaufnahme gewertet.

Eine Erklärung für die vergleichsweise höhere Kropffüllung von *P. gigas* könnte darin liegen, daß dieser Vogel in seinem natürlichen Lebensraum meist Agavenblüten (*A. mexicana*) besucht, die viel Nektar sezernieren. Diese Kolibriart kann somit bei jedem Blütenbesuch viel Nektar pro Nahrungsaufnahme aufnehmen. Dieses Verhalten wird möglicherweise im Labor beibehalten.

- b) Die im Labor gehaltenen Kolibris haben immer Zugang zu einer sicheren und reichhaltigen Nahrungsquelle. Diese Tatsache könnte ferner einen Einfluß auf die geringe Kropffüllung haben.
- c) Eine physiologische Begründung des Versuchsergebnisses bietet die von WOLF & HAINSWORTH (1977) aufgestellte These, daß die optimale Nahrungsmenge durch deren Gewicht und die dadurch erhöhte Stoffwechselrate determiniert wird. Demnach könnte sich *P. gigas* eine größere Kropffüllung leisten, da sich sein Ruhestoffwechsel durch das zusätzliche Gewicht der Nahrung nur relativ wenig erhöht.

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen ferner, daß Kolibris, die während der Nacht keine Nahrung aufnehmen können, am Tag kontinuierlich neben der für die täglichen Aktivitäten benötigten Energie, zusätzlich Energie aufnehmen. Der Betrag des an einem Tag erzielten Netto-Energiegewinns entsprach in etwa der für die Nacht benötigten Energie. Die relativ gleichmäßig über den Tag verteilte Akkumulation von Netto-Energie ist verständlich durch geringe Nahrungsspeicherkapazität dieser Vögel und durch das sowohl zeitlich als auch durch intra- und interspezifischen Konkurrenzdruck begrenzte Nektarangebot. Nur ein ♂ *E. jugularis* (vgl. Abb. 13), ein ♂ *O. cristatus* (vgl. Abb. 9) und ein ♀ *O. underwoodii* (vgl. Abb. 6) zeigten eine erhöhte Nahrungsaufnahme am späten Nachmittag. Von ihnen weiß man, daß sie Nahrungsterritorien bilden und daher zu jedem Zeitpunkt während des Tages ein Energiedefizit ausgleichen können.

Der Netto-Energiegewinn, bzw. der Netto-Energieüberschuß (die am Tage akkumulierte Energie abzüglich der für die Nacht benötigten Energie) der untersuchten Kolibris zeigte keine Korrelation mit dem Körpergewicht und

schwankte auch zwischen Individuen derselben Art oder sogar an verschiedenen Tagen beim gleichen Individuum deutlich.

Eine Beobachtung über 2 Tage wurde bei 2 Individuen, *C. mellisugus* (vgl. Abb. 8) und *E. jugularis* (vgl. Abb. 13) durchgeführt. Die Ergebnisse zeigen, daß diese Kolibris in der Lage waren, ein an einem Tag erreichtes Energiedefizit am folgenden Tag wieder auszugleichen.

Die zeitliche Regulation der Nahrungsaufnahme bei Kolibris erfolgt demnach zumindest auf zwei verschiedenen Ebenen:

- Regulation des zeitlichen Abstandes zwischen zwei Mahlzeiten durch die Geschwindigkeit der folgenden Kropfentleerung (vgl. WOLF & HAINSWORTH 1977).
- Regulation der Energieaufnahme über Tage. Ein durch Nahrungsknappheit entstandenes Energiedefizit wird – falls möglich – an den folgenden Tagen durch erhöhte Nahrungsaufnahme ausgeglichen.

Aus dem starken Einfluß der Körpergröße auf den Energiebedarf und das Nahrungsverhalten ergeben sich wichtige Konsequenzen für die Ökologie und Evolution von nektarivoren Vögeln und den von ihnen besuchten Pflanzen: Im Laufe der Evolution hat sich eine enge Beziehung zwischen beiden entwickelt. Die Vögel verbreiten Pollen und bestäuben die Blüten, die Pflanzen liefern den Vögeln Nahrung in Form des im Nektar enthaltenen Zuckers. Da jeder der beiden Partner von dem anderen profitiert, ist anzunehmen, daß die natürliche Selektion auf maximalen Nutzen zu minimalen Kosten für beide Partner hinzielt. Die Pflanze muß ausreichend Nektar produzieren, um die hohen energetischen Kosten ihres Bestäubers zu decken. So fanden BROWN und Mitarb. (1978) eine signifikante, positive Korrelation zwischen Körpergröße des Bestäubers (unter Berücksichtigung von Insekten, Vögel und Säugetiere) und dem kalorischen Wert des von der Pflanze pro Tag sezernierten Nektars. Die Bestäubung durch Vögel kann für die Pflanzen aus hauptsächlich zwei Gründen vorteilhaft sein:

- Im Vergleich zu Insekten haben Vögel aufgrund ihrer Größe eine höhere Mobilität. Sie legen bei der Futtersuche größere Entfernungen zurück. Daher können sie Pollen über große Distanzen verbreiten und weit verstreut wachsende Pflanzen bestäuben.
- Die Flüge von Kolibris werden durch deren thermoregulatorische Fähigkeiten unabhängiger von Umgebungstemperaturen als dies bei kleineren heterothermen Bestäubern der Fall ist. Kolibris sind daher vor allem in Hochgebirgen, wo niedrige Temperaturen herrschen, zuverlässigere Bestäuber als Insekten.

Pflanzen, die eng an die Bestäubung durch Vögel angepaßt sind, haben oft Eigenschaften, die die Nahrungsaufnahme durch Insekten verhindern, wie rote

Blütenfarbe, Geruchlosigkeit, lange, enge Blütenröhren mit verdickten Wänden (GRANT & GRANT 1966).

Der Vorteil des Nektars als Nahrung für Kolibris liegt darin, daß er energiereich, schnell umsetzbar und daher sehr geeignet ist, den hohen Energiebedarf zu decken.

Der Einfluß der Körpergröße auf das Nahrungsaufnahmeverhalten, die Anpassung von Pflanzen und Bestäuber, sowie die Zusammensetzung der Kolibrigemeinschaft wurde insbesondere bei Inselpopulationen untersucht. So leben auf den dem amerikanischen Kontinent vorgelagerten Inseln meist nur 2 bis 3 Kolibriarten (LACK 1973); daher kann hier die Organisation einer Nahrungsgemeinschaft besonders gut studiert werden: Die auf den Großen und Kleinen Antillen lebenden Kolibris lassen sich in 3 Gewichtsklassen unterteilen (SCHUCHMANN 1980). Auf Inseln mit 3 residenten Spezies ist je eine Art von jeder Gewichtsklasse vertreten. Auch die auf diesen Inseln vorkommenden ornithophilen Blütenpflanzen zeigen deutliche Unterschiede in ihrer Kelchlänge und Nektarsekretion, so daß sie meist nur von einer Kolibriart als Nahrungsquelle genutzt werden. Auf diese Weise wird die interspezifische Konkurrenz um Nektar vermindert.

Anhand morphologischer Eigenschaften verschiedener Kolibriarten (Gewicht, Schnabellänge und -form, Flügellänge, Tarsuslänge) haben FEINSINGER & COLWELL (1978) Rückschlüsse auf die Ernährungsweise gezogen. Ihre Untersuchungen ergaben, daß bei einer aus 2 Arten bestehenden Inselgemeinschaft meist die kleinste Kolibriart verstreut wachsende bzw. nektarme Blüten besucht („low-reward trapliner“). Diese Art zeichnet sich primär durch einen kurzen Schnabel und eine niedrige Kreisflächenbelastung aus. Die zweite Art lebt hingegen territorial und verteidigt dicht stehende, meist kleinere Blüten. Kolibris dieser Kategorie sind ca. 4 bis 5 g schwer, haben einen kurzen Schnabel und eine hohe Kreisflächenbelastung. Kommt eine dritte Art auf der Insel vor, so besucht diese meist große, nektarreiche Blüten, die sie jedoch nicht verteidigen („high-reward trapliner“). Kolibris dieser Gruppe sind groß und besitzen einen langen Schnabel und eine mittlere bis niedrige Kreisflächenbelastung.

Nektarivore Vögel gehören zu den kleinsten Vögeln. Zugleich finden sich unter ihnen die größten Blütenbestäuber. Auf die Frage, welche Faktoren die obere und untere Gewichtsgrenze bei nektarivoren Vögeln bzw. die obere Gewichtsgrenze unter diesen Nahrungsspezialisten und die untere Gewichtsgrenze innerhalb der Klasse der Vögel bedingen, gibt es zunächst eine auf die Physiologie dieser Tiere begründete Antwort:

– Da bei Vögeln mit sinkendem Gewicht die Wärmeisolation abnimmt und die Basalstoffwechselrate pro Gramm Körpergewicht zunimmt, wären sie unter-

halb einer minimalen Größe nicht mehr in der Lage ausreichend Nahrung aufzunehmen, um den hohen Wärmeverlust auszugleichen.

- Das obere Gewichtslimit wird bei Kolibris durch die sehr hohen energetischen Kosten für den Schwirrflug, die linear mit dem Gewicht ansteigen, festgelegt.

Neben diesen physiologischen Gründen spielen auch ökologische Faktoren eine wichtige Rolle für die Eingrenzung des Gewichtsspektrums unter den nektarivoren Vögeln:

- Die kleinsten Kolibris sind der Konkurrenz der größten Insekten ausgesetzt. Viele Kolibris wiegen zwischen 2 und 4 g. Demgegenüber wiegen einige Schwärmer bis zu 6 g und Hummelköniginnen 0,5 g und mehr (HEINRICH & BARTHOLOMEW 1971). Diese Insekten können aufgrund ihrer Größe und Rüssellänge mit den kleinsten Kolibris konkurrieren. BROWN und Mitarb. (1978) meinen, daß diese Konkurrenz für das untere Gewichtslimit von Kolibris genauso bedeutend sein könnte wie die genannten physiologischen Faktoren.
- Das maximale Körpergewicht bei nektarivoren Vögeln (ca. 80 g) wird auch durch die Pflanzen bestimmt, die nicht soviel Nektar produzieren können, daß der hohe Energiebedarf eines relativ großen Vogels gedeckt werden kann. Dementsprechend sind die größten nektarivoren Vögel weniger auf Nektar spezialisiert, dadurch aber auch weniger abhängig von einem ständig schwankenden Nektarangebot.

Literatur

- ASCHOFF, J. & H. POHL (1970): Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergröße. *J. Orn* 111: 38-47. - BARTHOLOMEW, G. A., T. R. HOWELL & T. J. CADE (1957): Torpidity in the White-throated Swift, Anna Hummingbird, and Poor-Will. *Condor* 59: 145-155.
- BERGER, M., & J. S. HART (1972): Die Atmung beim Kolibri *Amazilia fimbriata* während des Schwirrfluges bei verschiedenen Umgebungstemperaturen. *J. comp. Physiol.* 81: 363-380. - BROWN, J. H., W. A. CALDER III & A. KODRIC-BROWN (1978): Correlates and consequences of body size in nectar-feeding birds. *Amer. Zool.* 18: 687-700. - CARPENTER, F. L. (1976): Ecology and evolution of an Andean Hummingbird (*Oreotrochilus estella*). *Univ. Calif. Publ. Zool.* 106: 1-75.
- DEBENEDICTIS, P. A., F. B. GILL, F. R. HAINSWORTH, G. PIKE & L. L. WOLF (1978): Optimal meal size in hummingbirds. *Amer. Natur.* 112: 301-316. - EPTING, R. J., & T. M. CASEY (1973): Power output and wing disc loading in hovering hummingbirds. *Amer. Natur.* 107: 761-765.
- FEINSINGER, P. (1976): Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecol. Monographs* 46: 257-291. - FEINSINGER, P. & S. B. CHAPLIN (1975): On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. *Amer. Natur.* 109: 217-224. - FEINSINGER, P. & R. K. COLWELL (1978): Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *Amer. Zool.* 18: 779-795. - FEINSINGER, P. & R. K. COLWELL, J. TERBORGH & S. B. CHAPLIN (1979): Elevation and the morphology, flight energetics, and foraging ecology of tropical hummingbirds. *Amer. Natur.* 113: 481-497. - FRENCH, N. R., & R. W. HODGES (1959): Torpidity in cave-roosting hummingbirds. *Condor* 61: 223. - GRANT, K. A., & V. GRANT (1966): Hummingbirds and their flowers. Columbia Univ. Press., New York. - GREENWALT, C. H. (1962): Dimensional

- relationships for flying animals. *Smithsonian Misc. Coll.* 144 (2): 1-46. - HAINSWORTH, F. R. (1973): On the tongue of a hummingbird: its role in the rate and energetics of feeding. *Comp. Biochem. Physiol.* 46 A: 65-78. - HAINSWORTH, F. R. (1978): Feeding: Models of costs and benefits in energy regulation. *Amer. Zool.* 18: 701-714. - HAINSWORTH, F. R. & L. L. WOLF (1970): Regulation of oxygen consumption and body temperature during torpor in a hummingbird, *Eulampis jugularis*. *Science* 168: 368-369. - HAINSWORTH, F. R. & L. L. WOLF (1972 a): Power for hovering flight in relation to body size in hummingbirds. *Amer. Natur.* 106: 589-596. - HAINSWORTH, F. R. & L. L. WOLF (1972 b): Crop volume, nectar concentration and hummingbird energetics. *Comp. Biochem. Physiol.* 42 A: 359-366. - HAINSWORTH, F. R., & L. L. WOLF (1974): Wing disc loading: Implications and importance for hummingbird energetics. *Amer. Natur.* 109: 229-233. - HAINSWORTH, F. R. & L. L. WOLF (1976): Nectar characteristics as a food selection by hummingbirds. *Oecologia* 25: 101-113. - HEINRICH, B., & G. A. BARTHOLOMEW (1971): An analysis of pre-flight warm-up in the Sphinx moth, *Manduca sexta*. *J. Exp. Biol.* 55: 223-239. - HERREID, C. F., & B. KESSEL (1967): Thermal conductance in birds and mammals. *Comp. Biochem. Physiol.* 21: 405-414. - LACK, D. (1973): The numbers of species of hummingbirds in the West Indies. *Evolution* 27: 326-337. - LASIEWSKI, R. C. (1963): Oxygen consumption of torpid, resting, active, and flying hummingbirds. *Physiol. Zool.* 36: 122-140. - LASIEWSKI, R. G., W. W. WEATHERS & M. H. BERNSTEIN (1967): Physiol. responses of the Giant Hummingbird, *Patagona gigas*. *Comp. Biochem. Physiol.* 23: 797-813. - LINDSTEDT, S. L., & W. A. CALDER (1976): Body size and longevity in birds. *Condor* 78: 91-94. - LINHART, Y. B. (1973): Ecological an behavioural determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated Heliconia. *Amer. Natur.* 107: 511-523. - RAHN, H., & A. AR (1974): The avian egg: Incubation time and water loss. *Condor* 76: 147-152. - RAHN, H., C. V. PAGANELLI & A. AR (1975): Relation of avian egg weight to body weight. *Auk* 92: 750-765. PRINZINGER, R. (1979): Lebensalter und relative Gesamtenergieproduktion beim Vogel. *J. Orn.* 120: 103-105. - SCHOENER, T. W. (1968): Sizes of feeding territories among birds. *Ecology* 49: 123-141. - SCHOENER, T. W. (1969 a): Models of optimal size for solitary predators. *Amer. Natur.* 103: 277-313. - SCHOENER, T. W. (1969 b): Optimal size and specialisation in constant and fluctuating environment: an energy-time approach. In G. M. WOODWELL & H. H. SMITH (ed.), *Diversity in ecological systems*. Brookhaven Symp. Biology, Nr. 22: 103-114. - SCHOENER, T. W. (1971): Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. System* 2: 369-404. - SCHUCHMANN, K.-L. (1979 a): Kolibris - Haltung und Pflege. Frankfurt/M. - SCHUCHMANN, K.-L. (1979 b): Notes on the song, territorial behaviour and the display of the Antillean Crested Hummingbird *Orthorhynchus cristatus exillis* of St. Lucia, W. I. *Bull. B. O. C.* 99: 30-32. - SCHUCHMANN, K.-L. (1980): Die Jamaika-Kolibris *Trochilus polytmus* und *Trochilus scitulus*. Frankfurt/M. - SCHUCHMANN, K.-L. & D. SCHMIDT-MARLOH (1979): Metabolic and thermal responses to heat and cold in the Streamtail hummingbirds (*Trochilus polytmus* and *Trochilus scitulus*, Trochilidae). *Biotropica* 11: 123-126. - SCHUCHMANN, K.-L., D. SCHMIDT-MARLOH & H. BELL (1979): Energetische Untersuchungen bei einer tropischen Kolibriart (*Amazilia tzacatl*). *J. Orn.* 120: 78-85. - SKUTCH, A. F. (1974): The life of the hummingbird. Octopus, London. - STILES, F. G., & L. L. WOLF (1970): Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *Auk* 87: 467-491. - WEIS-FOGH, T. (1972): Energetics of hovering flight in hummingbirds and in *Drosophila*. *J. Exp. Biol.* 56: 79-104. - WEYMOUTH, R. D., R. C. LASIEWSKI & A. J. BERGER (1964): The tongue apparatus in hummingbirds. *Acta Anat.* 58: 252-270. - WITHERS, P. C. (1977): Respiration, metabolism and heat exchange of euthermic and torpid poorwills and hummingbirds. *Phys. Rev.* 57: 43-52. - WOLF, L. L., & F. R. HAINSWORTH (1971): Time and energy budgets of territorial hummingbirds. *Ecology* 52: 980-988. - WOLF, L. L., F. R. HAINSWORTH & F. B. GILL (1975): Foraging efficiencies and time budgets in nectar feeding birds. *Ecology* 56: 117-128. - WOLF, L. L. & F. R. HAINSWORTH (1977): Temporal patterning of feeding by hummingbirds. *Anim. Behav.* 25: 976-989.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Schuchmann Karl-Ludwig, Jakob Hermine

Artikel/Article: [Energiehaushalt tropischer Trochiliden 281-306](#)