Abteilung Systematische Botanik und Ökologie (Biologie V)
Leiter: Prof. Dr. Gerhard Gottsberger

Artenzusammensetzung und Ressourcenangebot kolibribesuchter Pflanzen im Bergregenwald Südecuadors



Dissertation zur Erlangung des
Doktorgrades Dr. rer. nat.
der Fakultät für Naturwissenschaften der Universität Ulm

Cornelia Dziedzioch
aus Frankfurt

Februar 2001

Amtierender Dekan: Prof. Dr. W. Witschel

1. Gutachter: Prof. Dr. Gerhard Gottsberger

2. Gutachter: Prof. Dr. Elisabeth Kalko

Tag der Promotion: 4. 5. 2001

(Titelbild von Gunnar Brehm)

Inhaltsverzeichnis

I Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen 5

II Verzeichnis der Abbildungen und Tabellen 7

1 Einleitung 9

2 Untersuchungsgebiet 13
2.1 Geographische Lage 13
2.2 Klima 15
2.3 Geologische und geomorphologische ausgangssituation und Böden 16
2.4 Vegetation und pflanzengeographische Gegebenheiten 17

3 Methoden 19
3.1 Festlegung der Transekte 19
3.2 Transektkontrollen 19
3.3 Bestimmung und Identifikation kolibribesuchter Pflanzen 20
3.4 Nektarmessungen 21
3.4.1 Nektarvolumen 22
3.4.2 Zuckerkonzentration 22
3.4.3 Berechnung der Energieressourcen 23
3.4.4 Nektar-Zuckerzusammensetzung 24
3.5 Nektarivore Vögel 25
3.6 Blütenbesuche 25
3.7 Nahrungssuchverhalten 26
3.8 Charakterisierung der Vegetationseinheiten 26
3.9 Datenverarbeitung und statistische Auswertung 28
3.9.1 Multidimensionale Skalierung (MDS) 28
3.9.2 Diskriminanzanalyse 29

4 Ergebnisse 31
4.1 Beschreibung der Vegetationsstruktur 31
4.2 Charakterisierung der kolibribesuchten Pflanzen 38
4.2.1 Lebensformenspektrum der kolibribesuchten Pflanzenarten 39
4.2.2 Phänologie 45
4.2.2.1 Blühverlaufstypen 48
4.2.2.2 Blühzeiten und Klima 49
4.2.3 Gestalt, Kronröhrenlänge und Farbe der Blüten 49
4.2.4 Nektarmessungen 50

4.3 Trochilidae 55
4.3.1 Schnabellänge und Körpermasse 58
4.3.2 Nahrungssuchverhalten 59
4.3.3 Blütenbesuche 60
4.4 Zeitliche Dynamik des Ressourcenangebots 63
4.4.1 Zusammensetzung des Energieangebotes 69
4.4.2 Beteiligung der Pflanzenarten am Energieangebot 72
4.4.3 Farbausprägung 74
4.5 Räumliche Verteilung der kolibribesuchten Pflanzen 75
4.5.1 α- und β-Diversität der Vegetationseinheiten 75
4.5.2 Diskriminanzanalyse - Unterscheidung der Struktureinheiten aufgrund der Artenzusammensetzung kolibribesuchter Pflanzenarten 79
4.5.3 Lebensformenspektren der kolibribesuchten Arten in den Struktureinheiten 88
4.5.4 Ressourcenangebot der Struktureinheiten 90
5 Diskussion 92
5.1 Diversität der Trochilidae und kolibribesuchten Pflanzen 92
5.2 Die Pflanzen-Kolibrigemeinschaft 95
5.3 Blühphänologie 97
5.4 Das Nektarangebot 100
5.5 Blütenfarben, Blütengestalt und Kronröhrenlänge 103
5.6 Ressourcenverfügbarkeit 107
5.6.1 Zeitliche Dynamik 107
5.6.2 Räumliche Verteilung 110
6 Zusammenfassung 114
6.1 Zusammenfassung 114
6.2 Summary 115
6.3 Resumen 116
7 Literatur 120
8 Danksagung 128
9 Anhang: Farbtafeln 129

I Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen

Mathematische Abkürzungen

ADF	Anzahl entfernter Diskriminanzfaktoren
CI	Vertrauensintervall
cv%	Variationskoeffizient
df	Anzahl der Freiheitsgrade
DF	Diskriminanzfaktor
MD	Median
Mw	Arithmetisches Mittel
N	Individuenzahl
p-Level	Signifikanzniveau
QMA	Quadratische Mahalanobis Abstände
S	Artenzahl
r	Rangkorrelationskoeffizient
STABW	Standardabweichung
var α	Varianz α
χ	Chi-Quadrat

Sonstige Abkürzungen

BHD	Brusthöhendurchmesser
BW	Bambus-Bergwald
ECSF	Estación Científica San Francisco
FN	Freilandniederschlag
G	Glockenblume
HPLC	High Performance Liquid Chromatography
HS	Hakenschnabel
IS_{SP}	SPATZ-Koeffinzient
MDS	Multidimensionale Skalierung
MSW	Mesophyller Schluchtwald
MW	Melastomataceen-Wald
MWB	Melastomataceen-Wald mit vielen Bodenbromelien
N.N.	über Normal Null
PW	Palmen-Bergregenwald

R	regelmäßige Sichtungen
Ra	Rachenblume
Rö	Röhrenblume
Sb	Scheibenblume
Sp	Sporadische Sichtungen
SW	Schluchtwald
t	Tag
U	Unregelmäßige Sichtungen
#	Sammelnummer

II Verzeichnis der Abbildungen und Tabellen

Abbildungen

Abb. 1 Geographische Lage des Untersuchungsareals in Ecuador und Südamerika 14
Abb. 2 Lage der Transekte im Untersuchungsgebiet 14
Abb. 3 Klimadiagramm von San Fransisco 16
Abb. 4 Untersuchungsgebiet 18
Abb. 5 Legende der Profilzeichnungen 32
Abb. 6 Profilzeichnung „Schluchtwald“ (SW) 33
Abb. 7 Profilzeichnung „Melastomataceen Wald“ (MW) 34
Abb. 8 Profilzeichnung „Melastomataceen-Wald mit vielen Bodenbromelien“ (MWB) 35
Abb. 9 Profilzeichnung „Palmen-Bergregenwald“ (PW) 36
Abb. 10 Profilzeichnung „Bambus-Bergwald“ (BW) 37
Abb. 11 Anzahl der Arten pro Pflanzenfamilie 38
Abb. 12 Relativer Anteil der Arten am Lebensformenspektrum der kolibribesuchten Pflanzen 40
Abb. 13 Abfolge der Blühzeiten von kolibribesuchten Pflanzenarten, welche mit über 10 Individuen pro Hektar gefunden wurden 46
Abb. 14 Abfolge der Blühzeiten von kolibribesuchten Pflanzenarten, welche mit weniger als 10 Individuen pro Hektar gefunden wurden 47
Abb. 15 Spektrum der Blühverlaufstypen nach GENTRY (1974) im Untersuchungsgebiet 48
Abb. 16 Blühende Individuen und Blüten von *Elleanthus maculatus* während der Blühphase 49
Abb. 17 Zeitliche Veränderung der Ressource 66
Abb. 18 Angebot an gleichzeitig blühenden Individuen, offenen Blüten und Energieressourcen jeder Art in der ersten April-Hälfte 67
Abb. 19 Angebot an gleichzeitig blühenden Individuen, offenen Blüten und Energieressourcen jeder Art in der ersten Januar-Hälfte 68
Abb. 20 Zusammensetzung des Energieangebots am Beispiel des Monats April 69
Abb. 21 Relativer Anteil der Arten am Energieangebot 70
Abb. 22 Relativer Anteil der Familien am Energieangebot 71

Abb. 23 Relativer Anteil der Lebensformen am Energieangebot 72
Abb. 24 Verteilung der Blütenfarben auf das Gesamtblütenangebot 75
Abb. 25 William´s a für die verschiedenen Struktureinheiten 76
Abb. 26 Dreidimensionale Darstellung der SPATZ-Koeffizienten mittels MDS 79
Abb. 27 Auftrennung der Struktureinheiten 84
Abb. 28 Verteilung der 3186 gefundenen kolibribesuchten Pflanzen auf die Lebensformen 89
Abb. 29 Verlauf der Energieproduktion der kolibribesuchten Pflanzen in deneinzelnen Struktureinheiten 91

Tabellen

Tab. 1 Kolibribesuchte Pflanzen 41
Tab. 2 Nektarproduktionsrate ausgewählter kolibribesuchter Pflanzenarten 53
Tab. 3 Relativer Anteil von Fructose (F), Glucose (G) und Saccharose (S) am Gesamtzuckergehalt des Nektars 55
Tab. 4 Registrierte Trochilidae und Coerebidae im Transektbereich 56
Tab. 5 Sichtungen und Netzfänge 58
Tab. 6 Nutzungsspektrum der Trochilidae 61
Tab. 7 Anzahl der Arten, Individuen, Blüten und Energiemengen im Jahresverlauf 64
Tab. 8 Beteiligung der Pflanzenarten am Gesamtnektarangebot 73
Tab. 9 Werte für William´s a (± 95% Vertrauensintervall, CI) 77
Tab. 10 SPATZ-Koeffizienten der 6 Struktureinheiten 78
Tab. 11 Statistische Kenngrößen der Diskriminanzanalyse 81
Tab. 12 Durchschnittswerte der kanonischen Variablen für die Diskriminanzanalyse 82
Tab. 13 Chi-Quadrat Werte für die Diskriminanzfaktoren 82
Tab. 14 Standardisierte Koeffizienten der Diskriminanzanalyse (DF) 83
Tab. 15 Standardisierte Mahalanobis-Abstände (QMA) der Subplots zu den Mittelwertspunkten (Gruppen-Zentroiden) der 6 Strukturklassen 86
Tab. 16 Individuenzahl und relativer Anteil der Lebensformen in den jeweiligen Struktureinheiten 88

1 Einleitung

Die Tropen beherbergen die größte Arten- und Formenvielfalt der Erde, wobei die Diversität der tropischen Ökosysteme die der gemäßigten Breiten bei weitem übersteigt. Obwohl tropische Wälder nur 6-7% der Landoberfläche bedekken, leben in ihnen über 50% aller biologischen Arten der Erde (LINSENMAIR 1990), möglicherweise sogar weit mehr (ERWIN 1982, STORK 1982, 1993, SIMON 1995, MAY 1996). Die Geschwindigkeit, mit der Regenwälder durch die Tätigkeit des Menschen zerstört werden bzw. in Sekundärwaldformationen umgewandelt werden, nimmt mehr und mehr zu (MYERS 1984, 1993, ORIANS et al. 1996, MYERS et al. 2000). Dabei ist nach EHRLICH (1992) das Artensterben aufgrund anthropogener Habitatsveränderung, wie Umwandlung in Weideland oder Straßenbau, viel massiver als durch direkte und gezielte Verfolgung einzelner Arten. Die durch fortschreitende Zerstörung stark bedrohten tropischen Ökosysteme sind gleichzeitig unzureichend erforscht. In Anbetracht der enormen Formenvielfalt und Artendiversität tropischer Wälder ist das Wissen über die dort existierenden Arten und ihre Wechselbeziehungen untereinander vergleichsweise limitiert (STORK 1993, SIMON 1995, MAY 1996). Um zu einer Erklärung der hohen Diversität in den Tropen gelangen zu können, betonen etliche Autoren (HEITHAUS 1974, FEINSINGER 1987, GENTRY 1990, ORIANS et al. 1996) immer wieder die Notwendigkeit von Studien zur Reproduktionsbiologie, da diese zu den Lebensgrundlagen der Organismen gehört. Da die meisten tropischen Pflanzen tierbestäubt sind (BAWA 1979, 1990), bieten Untersuchungen von Bestäuber-Pflanzen-Gemeinschaften einen geeigneten Ansatz, um die Wechselbeziehung zwischen blütenbesuchenden Tieren, wie z.B. Kolibris, und Blütenpflanzen zu betrachten.

Ornithophile Pflanzen sind eine wichtige Komponente neotropischer Pflanzengemeinschaften (JANZEN 1975, SNOW & SNOW 1980) und können 10-15% der angiospermen Arten neuweltlicher Ökosysteme stellen (FEINSINGER 1983, MORELLATO & SAZIMA 1992). Die monophyletische Gruppe der Trochilidae ist mit über 100 Gattungen und 300 Arten nicht nur eine der größten Vogelfamilien der Neotropen (GREENEWALT 1990, DEL HOYO et al. 1999), sondern stellt auch den Hauptteil der bestäubenden Vertebraten in der Neotropis (JANZEN 1975, BAWA 1990). Trochilidae decken den Großteil ihres Energiebedarfs durch floralen Nektar, welcher von Pflanzen zeitlich begrenzt in einzelnen Blüten und in kleinen Mengeneinheiten dargeboten wird (BAKER 1975, KODRIC-BROWN & BROWN 1978, WOLF et al. 1976). Zwar bedeutet für Pflanzen eine Bestäubung durch

Vögel einen wesentlich höheren Energieaufwand als Wind- oder Insektenbestäubung, jedoch sind die langlebigen und endothermen Trochilidae mit ihrem weiten Aktionsradius zuverlässige Pollinatoren über weite Distanzen. Darin liegt ein nicht zu unterschätzender Vorteil in hochdiversen tropischen Wäldern, in welchen die Abstände zwischen den Individuen einzelner Pflanzenarten sehr groß sein können.

Untersuchung von Pflanzen-Kolibrigemeinschaften bieten sich zudem aus methodischen Gründen an. Vögel eignen sich besonders gut als Monitororganismen, da sie ohne große Habitatsstörungen beobachtet werden können und die Taxonomie der meisten Arten gut bekannt ist. Der überwiegende Teil der kolibribesuchten Pflanzen besitzt auffällig gefärbte Blüten und ist daher leicht im Gelände auffindbar. Die von den Pflanzen produzierte Ressource Nektar kann nicht nur ohne großen Aufwand gemessen und lokalisiert werden, sondern ihre Verfügbarkeit ist auch gut quantifizierbar, da sich die Phase der Nektarproduktion einer Pflanze recht klar abgrenzen läßt. Ein weiterer Vorteil ist die Fähigkeit der Trochilidae, Nektar zu fast 100% verwerten zu können (Hainsworth 1974), wodurch ein Vergleich der von verschiedenen Pflanzenarten zur Verfügung gestellten Nektarressourcen ermöglicht wird. Da Ressourcen eine Schlüsselfunktion bei der Strukturierung von Artengemeinschaften zugeschrieben wird, ist die Untersuchung der Nahrungsressource von Trochilidae in einem tropischen Ökosystem ein günstiger Ansatz, um einen Einblick in die Komplexität einer Pflanzen-Kolibri-Gemeinschaft zu ermöglichen.

Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Kolibris gehören mit Sicherheit zu den bestuntersuchtesten Bestäubungssystemen, jedoch beziehen sich die meisten Studien auf sehr spezielle Fragestellungen wie z.B. das Nahrungsverhalten von Kolibris oder Wechselbeziehungen zu einzelnen Pflanzenarten (z.B. Wolf & Hainsworth 1990, Stein 1992, Cotton 1998b). Die Organisation von Pflanzen-Kolibrigemeinschaften ist in den letzten 25 Jahren intensiv untersucht worden, wobei die überwiegende Zahl der Studien in Nord- und Zentralamerika, den karibischen Inseln und im Andenbereich durchgeführt wurde (Snow & Snow 1972, Feinsinger 1976, 1978, Wolf et al. 1976, Feinsinger & Colwell 1978, Stiles 1981, 1985, 1995, Kodric-Brown et al. 1984, Brown & Bowers 1985, Arizmendi & Ornelas 1990, Kraemer & Schmitt 1991, Sazima et al. 1996, Cotton 1998a, Kraemer 1998, Schmitt 2000). Doch trotz dieser beachtlichen Fülle an Studien liegen nur wenige Kenntnisse über die ursprünglichen Verhältnisse bei Pflanzen-Kolibri-Gemeinschaften in tropischen Primärwäldern vor. Die systemorientierten Untersuchungen in den Tropen sind größtenteils auf anthropogen bedingte Sukzessionsgebiete (Feinsinger 1976, 1978, Wolf et al. 1976,

SNOW & SNOW 1980, SAZIMA et al. 1996) ausgerichtet. Bisher existieren nur wenige Studien über tropische Primärwälder, durchgeführt in Tieflandregenwäldern (COTTON 1998a; KRAEMER 1998), im tropischen Trockenwald Mexikos (ARIZMENDI & ORNELAS 1990) und im kolumbianischen Bergregenwald (SCHMITT 2000). Zwar gibt es weitere Arbeiten aus der Tieflandregion und aus der prämontanen Zone, welche neben sekundären Waldbereichen auch Primärwaldgebiete in ihre Untersuchungen einbeziehen (SNOW & SNOW 1972, STILES 1978, 1985, 1995), jedoch sind die untersuchten Habitate nicht immer deutlich voneinander getrennt dargestellt. Untersuchungen in höheren Waldlagen fehlen fast völlig, lediglich SCHMITT (2000) hat in ihrer Arbeit die Kolibri-Pflanzen-Zönose in einem primären Bergregenwald beschrieben. Jedoch sind Studien in montanen Zonen von besonderem Interesse, da diese eine spezielle Entwicklungsgeschichte ihrer Pflanzen-Kolibrigemeinschaften aufweisen und die dortigen Klimabedingungen Vogelbestäubung favorisieren (BLEIWEISS 1998a, 1998b).

Zielsetzung

Im Rahmen der Dissertation wurde die Artenzusammensetzung und das Ressourcenangebot kolibribesuchter Pflanzenarten eines primären Bergregenwaldes in Ecuador untersucht. Abgesehen von z.B. Vogelartenlisten und botanischen Sammlungen, welche mehr generelle Informationen enthalten, ist bisher kaum etwas über die Pflanzen-Kolibrigemeinschaft in den Bergregenwälder Südecuadors bekannt. In Anbetracht dieser Situation soll die Arbeit die grundlegenden Kenntnisse über Bergregenwälder erweitern und einen Einblick in strukturierende Prozesse komplexer Artengemeinschaften ermöglichen.

Fragestellungen

Pflanzen

1. Wie hoch ist die Artenzahl und Abundanz an kolibribesuchten Pflanzenarten in einem Hektar primären Bergregenwald?
2. Welchen Pflanzenfamilien und Lebensformen gehören die kolibribesuchten Pflanzen an?

Trochilidae

3. Wie ist die Artengemeinschaft der Trochilidae zusammengesetzt?
4. Welche Nahrungssuchverhaltensweisen finden sich bei den Trochilidae, und wie groß ist das Nutzungsspektrum der einzelnen Arten?

Zeitliche Dynamik:

5. Welchen zeitlichen Verlauf zeigt das von den kolibribesuchten Pflanzen gestellte Gesamtressourcenangebot innerhalb eines Jahres?
6. Wie gestaltet sich der Anteil einzelner Gruppen (z.B. Familien oder Lebensformen) oder einzelner Arten am Energieangebot im Jahreszyklus?
7. Welchen Anteil zeigen einzelne Gruppen oder Arten der kolibribesuchten Pflanzen während der Extreme des Ressourcenangebotes (Min./Max.)?
8. Lassen sich die kolibribesuchte Pflanzenarten aufgrund des zeitlichen Verlaufs ihres Nektarangebotes zu Gruppen zusammenfassen?

Aufgrund ihrer geringen Körpergröße und ihres Schwirrfluges während der Nahrungsaufnahme sind Kolibris von einer häufigen Energiezufuhr abhängig (GASS 1978, HAINSWORTH & WOLF 1972, FEINSINGER 1987). Für die Energiebilanz der Trochilidae ist die Verteilung der verfügbaren Nektarressourcen im Raum ein entscheidender Faktor. Daher ist anzunehmen, daß die räumliche Heterogenität des Habitats nicht nur strukturierend auf die Artengemeinschaft der kolibribesuchten Pflanzen wirkt, sondern auch auf die Kolibrigemeinschaft als Ressourcennutzer. Die Vegetation des Bergregenwaldes in Ecuador ist aufgrund der großen Geodiversität und hohen Erosionsaktivität stark inhomogen. Für eine Beschreibung der räumlichen Verteilung der Nektarressourcen wurden die verschiedenen Vegetationseinheiten anhand der Vegetationsstrukturen klassifiziert (PAULSCH, pers. Mitteilung) und die vorhandene Zusammensetzung der kolibribesuchten Pflanzengemeinschaft untersucht.

Räumliche Verteilung:

9. Welche Vegetationseinheiten können im Untersuchungsareal unterschieden werden?
10. Sind Unterschiede in der Artenzusammensetzung der kolibribesuchten Pflanzen in den einzelnen Vegetationseinheiten erkennbar?
11. Gibt es vertikale Verteilungsmuster der kolibribesuchten Pflanzen?

2 Untersuchungsgebiet

2.1 Geographische Lage

Die Feldstudien zur vorliegenden Arbeit wurden von Oktober 1998 bis Oktober 1999 in Südecuador durchgeführt. Ecuador liegt im nordwestlichen Teil Südamerikas an dessen Westküste direkt am Äquator und zählt mit einer Fläche von ca. 270.000 km² (Gómez 1996) zu den kleinsten Ländern Südamerikas. Allgemein wird Ecuador in vier Land-schaftsregionen gegliedert: die pazifische Küste, einschließlich des Tieflandes der West-Anden (Costa), das andine Hochland mit schneebedeckten Gipfeln bis zu 6000 m N.N. (Sierra), das Tiefland östlich der Anden, im westlichen Amazonasbecken (Oriente) und den Galápagos-Archipel. Zwei in Nord-Süd-Richtung verlaufende Andenketten bilden die ca. 200 km breite Sierra. Die Andenketten sind durch den Graben der innerandinen Depression getrennt, wobei die Westkordillere (Cordillera Occidental) und die Ostkordillere (Cordillera Oriental oder Real) durch Querriegel verbunden sind.

Die Arbeiten wurden im Süden Ecuadors am Ostabhang der Cordillera Real realisiert. Die Region gehört zur steilen Ostabdachung der Anden, die als bewaldete Region bogenförmig von Kolumbien bis Bolivien reicht (Patterson et al. 1998). Das Untersuchungsgebiet befindet sich in der Provinz Zamora-Chinchipe, zwischen den Provinzhauptstädten Loja und Zamora (Abb. 1). Es liegt im nordwestlich exponierten Abhang der Cordillera El Consuelo, eines Ausläufers der Ostanden, auf einer Höhe zwischen 1900 m N.N. und 2100 m N.N. (Abb. 2). Das Gelände gehört zur „Estación Científica San Francisco“ (3°58’18“S, 79°04’44“W) und grenzt an den Nationalpark „Podocarpus“.

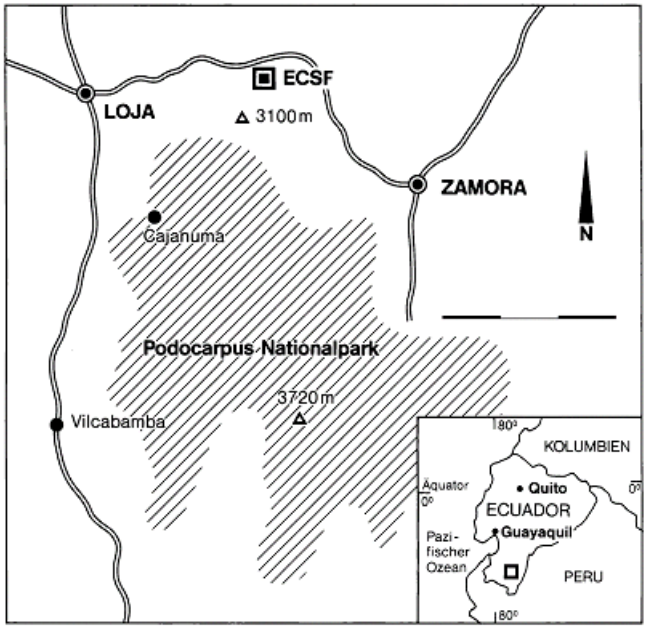


Abb. 1: Geographische Lage des Untersuchungsareals in Ecuador und Südamerika

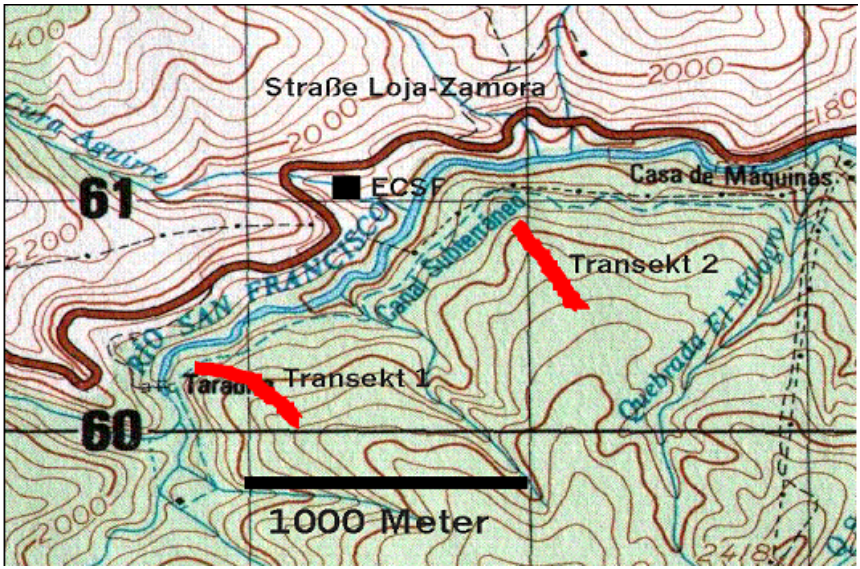


Abb. 2: Lage der Transekte im Untersuchungsgebiet

2.2 Klima

In Ecuador findet sich ein typisches äquatoriales, perhumides Tageszeitenklima. Abhängig von der mittleren Jahrestemperatur wird dieses mit dem Begriff Warmtropen (Minimum ca. 16°C) bzw. Kalttropen bezeichnet. Das regionale Klimageschehen wird jedoch durch die Barriere der andinen Gebirgsketten, Differenzen im Jahresverlauf der Einstrahlungs-verhältnisse (ITC) und durch episodische Änderungen der ozeanischen Strömungs-verhältnisse (v.a. Peru-(Humboldt)-Strom, El-Niño-Phänomen) beeinflußt. Ein Teil der Feldstudien wurde während des El-Niño-Jahres 1997/98 durchgeführt. Für die östlichen Anden zwischen 1000 m N.N. und 3500 m N.N. wird eine spezielle Klimakonstellation mit einer Niederschlagsspitze im Juni/Juli und ohne deutlich ausgeprägte Trokkenzeit beschrieben (Bendix & Lauer 1992). Die Niederschlagsspitzen werden durch südostpassatische Steigungsregen am Osthang der Anden verursacht, während die relativen Trockenmonate von einer Unterdrückung der innertropischen Regenzeiten während des Durchgangs der ITC-Zone durch regionale atmosphärische Zustände hervorgerufen werden (Bendix & Lauer 1992).

Das Klimadiagramm in Abbildung 3 gibt einen Überblick über das Klimageschehen im Untersuchungsgebiet. Das Klima entspricht in seinem Verlauf weitgehend dem beschriebenen Klimatyp 4 von Bendix & Lauer (1992). Die Jahresmitteltemperatur liegt bei 17°C, wobei die nächtlichen Werte bei geringer Bewölkung durchaus bis auf 6°C sinken können. Der mittlere jährliche Niederschlag liegt bei 2283 mm/a. Die regenreiche Periode erstreckt sich von März bis August mit einem Niederschlagsmaximum von ca. 280 mm in den Monaten Juni/Juli. Die relative Trockenzeit dauert von September bis Februar, mit einem Niederschlagsminimum von ca. 105 mm im Monat November. Die relative Luftfeuchte beträgt im Mittel ganzjährig 80-90%. Starke Ostwinde, mit Böen bis zu 120 km/h, führten in den Regenmonaten Juni/Juli zu ausgeprägten sturmartigen Witterungsbedingungen.

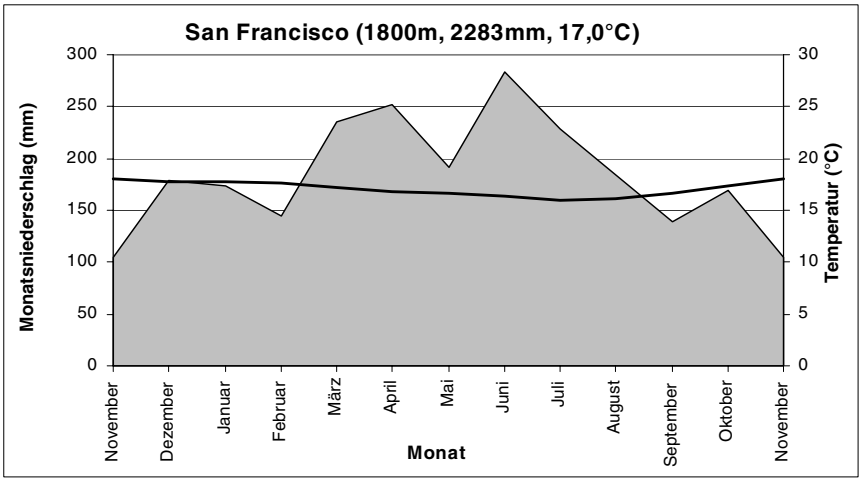


Abb. 3: Klimadiagramm von San Francisco; Beobachtungszeitraum 1974-1983; staatliche Klimastation (INAMHI) (MALDONADO 1985). In der Titelzeile sind angegeben die Meßstation, Höhe N.N., mittlerer jährlicher Niederschlag und mittlere Monatstemperatur. Die graue Fläche gibt den mittleren monatlichen Niederschlag wieder, die schwarze Linie die mittlere Monatstemperatur. Graphik zur Verfügung gestellt von A. Hagedorn.

2.3 Geologische und geomorphologische Ausgangssituation und Böden

Das Untersuchungsgebiet liegt in tektonisch aktivem Gebiet. Durch die Westbewegung von Südamerika wird die ozeanische Nasca-Platte subduziert und die Andenkette angehoben. Jedes Jahr kommt es zu zahlreichen kleinen Erdbeben. Die Ostkordillere in Ecuador besteht nach SAUER (1971) aus paläozoischen bis präkambrischen metamorphen Gesteinen. Das Untersuchungsgebiet liegt östlich des Beckens von Loja, in einer Überschiebung aus mesozoischen und paläozoischen Phylliten und unterschiedlich stark metamorphisierten Sandsteinen. Diese Wechsellagerungen weisen zwischen 2200 m N.N. und 2400 m N.N. einen höheren quarzitischen Anteil auf, während in Höhenlagen unter und über diesem Bereich tonige und sandige Schiefer dominieren.

Nach Arbeiten von SCHRUMPF (1999) werden die Böden im Untersuchungsgebiet aufgrund ihrer geringen Profildifferenzierung als Inceptisole (junge Gebirgsböden) klassifiziert. Die Bodenart variiert zwischen sandig lehmigen Schluff und schluffigem Lehm. Alle Böden im Gebiet zeichnen sich durch eine geringe Kationenaustauschkapazität, niedrige pH-Werte (zwischen 2,5-3,5), eine

Beeinflussung von Stau- und Grundwasser und mächtige organische Auflagen aus.

Das Tal des Rio San Fransisco ist ein tief eingeschnittenes Kerbtal, welches durch große Steilheit gekennzeichnet ist (Abb. 4). Es finden sich Hangneigungen bis zu über 60°. Im Durchschnitt wurden in den Transektbereichen Neigungswinkel von 22,2° gemessen, mit Extremwerten bis 45°. Das steile Relief, die Verwitterung des tonigen Untergrundmaterials sowie die tektonische Aktivität und die hohen Niederschlagsmengen bedingen häufige Erosionsereignisse. Zahlreiche Erdrutsche unterschiedlichen Ausmaßes sind typisch für die Region. Bei Abrutschen der Walddecke bleibt meist nur der vegetationsfreie Mineralboden oder das anstehende Gestein zurück.

2.4 Vegetation und pflanzengeographische Gegebenheiten

Ecuador liegt im Florenreich der Neotropis (Schmithüsen 1968). Obwohl Ecuador nur eine geringe Landesfläche hat, findet sich dort eine Vielzahl der von Holdrigde et al. (1971) beschriebenen Lebenszonen, insgesamt 26. Diese Tatsache trägt sicher zu der enormen Artenvielfalt der Flora Ecuadors bei. Schätzungen gehen von 2123 Gattungen (Eliasson 1991) und ca. 20.000 Arten (Harling 1986) vaskulärer Pflanzen auf dem Festland aus. Allein 30% der Pflanzen werden nach Balslev (1988) als endemisch eingestuft. Die bisherige botanische Bearbeitung hat diese enorme Artenfülle kaum erfaßt; so umfaßt die „Flora of Ecuador“ (Harling & Sparre 1973-1986, Harling & Anderson 1986-1994) nur ca. 14% der von Harling (1986) geschätzten Pflanzenarten. Nach Schätzungen von Madsen (1989) beherbergt allein der Podocarpus-Nationalpark zwischen 3000 und 4000 Pflanzenarten. Aufbauend auf den Informationen der „Flora of Ecuador“ hat Borchsenius (1997) die Verbreitungsmuster von endemischen Pflanzenarten in Ecuador analysiert. Borchsenius (1997) beschreibt in seiner Arbeit 18 verschiedene geographische Endemie-Regionen, wobei die Provinzen Loja und Zamora-Chinchipe zur Region mit dem höchsten Grad an endemischen Pflanzen der Gesamtflora gehören. Allgemein scheint die Rate an endemischen Pflanzen in den Anden höher als im Tiefland, speziell im südlichen Andenbereich. Nach Jørgensen & Ulloa-Ulloa (1994) ist dies wahrscheinlich durch das transandine Girón-Cuenca-Paute Tal bedingt, welches in glacialen und interglacialen Zeiträumen als Migrationsbarriere für den überwiegenden Teil der Regenwald- und Paramopflanzenarten gewirkt hat.

Zur Vegetationsgliederung der perhumiden tropischen Anden existiert eine Vielzahl verschiedener Systeme. Somit ist die Definition und Einordnung der neotropischen Vegetationsgebiete in den Anden in der Literatur nicht immer eindeutig und einheitlich. Die hier verwendete Einteilung stammt von JØRGENSEN & ULLOA-ULLOA (1994). Ihrer Gliederung folgend liegt das Untersuchungsgebiet im oberen Bergwald. Dieser Bereich wird nach der Klassifikation der Lebenszonen von HOLDRIGDE et al. (1971) zur Lebenszone „Tropical Lower Montane Wet Forest" gerechnet. Nach MADSEN & ØLLGAARD 1994 finden sich in der mittleren Höhenstufe zwischen 900-3000 m N.N. ca. 60% der endemischen Pflanzenarten Ecuadors, obwohl diese Zone nur ca. 10% der Fläche von Ecuador einnimmt.

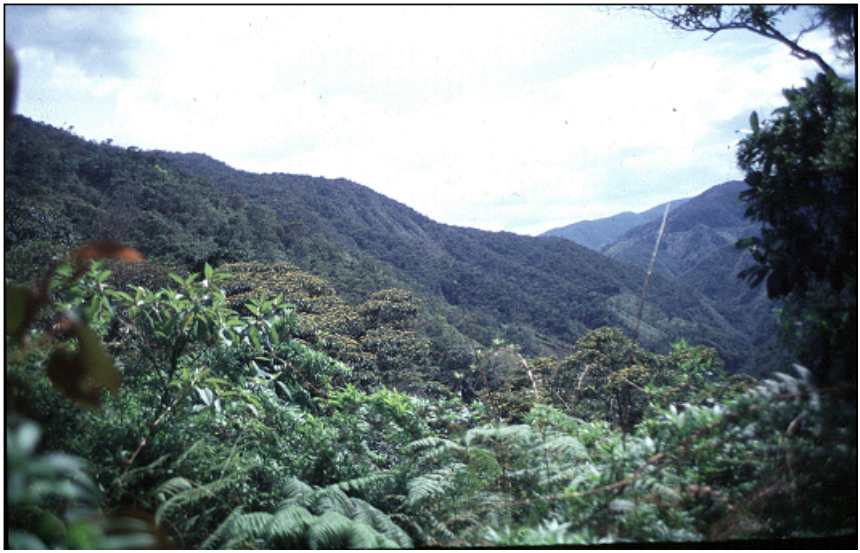


Abb. 4: Untersuchungsgebiet (Photo Jan Axmacher)

3 Methoden

Die Freilanduntersuchungen zur vorliegenden Arbeit wurden in den Jahren 1998/99 im Süden Ecuadors durchgeführt. Die standardisierten Transektaufnahmen erstreckten sich von Oktober 1998 bis Oktober 1999.

3.1 Festlegung der Transekte

Für die Studien wurden im primären Bergregenwald zwei Transekte eingerichtet. Um die Vergleichbarkeit zu gewährleisten, wurde bei der Festlegung der Transekte darauf geachtet, daß diese möglichst ein ähnliches Relief aufwiesen und gleich große Höhenunterschiede einschlossen. Die jeweils 500 m langen und 10 m breiten Transekte wurden in Höhen zwischen 1920 m N.N. und 2100 m N.N. entlang von zwei Graten mit einem 50 m langen Stahlmaßband eingemessen. Zur Orientierung im Transekt wurden alle 10 m gut sichtbare Plastikbänder mit Entfernungsangaben angebracht. Für die sich daraus ergebenden 100 Subplots wurde jeweils die Geländeneigung und die Kronenhöhe gemessen und eine Zuordnung zu einem Vegetationsstrukturtyp nach dem Klassifikationssystem nach Paulsch (pers. Mitteilung) vorgenommen. Dieses System basiert auf acht Bestandsparametern (z.B. Wuchshöhe, BHD) und 146 strukturbeschreibenden Merkmalen (z.B. Form und Größe der Kronen, Epiphytenbewuchs), welche nach Schichten getrennt und flächenscharf aufgenommen werden. Für jeden Vegetationsstrukturtyp wurde von einem 20 m langen und 1 m breiten Teilstück eine Profilzeichnung angefertigt.

3.2 Transektkontrollen

Um die Blühphänologie der kolibribesuchten Pflanzen auf der 1 ha großen Untersuchungsfläche zu dokumentieren, wurden alle 14 Tage Transektkontrollen durchgeführt. Ein Rhythmus von 14 Tagen ermöglicht eine Erfassung von recht kurzzeitig blühenden Arten und ist gleichzeitig vom Arbeitsaufwand noch zu bewältigen. Während der Transektbegehung wurde mit Hilfe eines Fernglases (Nikon 10x25) die Vegetation nach kolibribesuchten Pflanzen abgesucht. Für die gefundenen kolibribesuchten Pflanzen wurden folgende Parameter notiert:

– Artzugehörigkeit (siehe Kapitel 3.3.)

- Lebensform
- Wuchshöhe
- Wuchsort der Pflanze (bezogen auf Vegetation und Standort)
- Anzahl der geöffneten Blüten
- Anzahl der Knospen
- Anzahl der Früchte
- geschätzte Höhe der Blüten über dem Boden

War es nicht möglich, alle offenen Blüten, Knospen oder Früchte einer Pflanze zu zählen, wurde ein durchschnittlicher Wert für die Infloreszenz ermittelt, indem 10 Infloreszenzen ausgezählt wurden. Der Durchschnittswert wurde anschließend mit der Anzahl der blühenden, knospenden oder fruchtenden Infloreszenzen multipliziert. Da die Erfassung von kolibribesuchten Pflanzen in der dichten Vegetation erst mit Erscheinen von Knospen und Blüten möglich war, sind von jeder Art nur diejenigen Individuen gezählt worden, welche mindestens einmal während des Untersuchungszeitraumes geblüht haben.

Die Parameter wurden in einen Generalbogen mit dreidimensionalem Aufnahmesystem übertragen, was sowohl eine quantitative als auch eine räumliche Erfassung der kolibribesuchten Pflanzen erlaubte. Das dreidimensionale Aufnahmesystem reduzierte die Störung auf der Untersuchungsfläche auf ein Minimum, da die Wiederfindung der einzelnen Pflanzenindividuen ermöglicht wurde, ohne diese individuell markieren zu müssen. Nach der Erstbestandsaufnahme wurde der Generalbogen nach jeder Kontrolle aktualisiert. In der Regel erstreckte sich eine Transektkontrolle über vier Tage, bei sehr schlechten Wetterbedingungen bis über sieben Tage.

3.3 Bestimmung und Identifikation kolibribesuchter Pflanzen

Der in dieser Arbeit verwendete Begriff „kolibribesucht“ wird für Pflanzen verwendet, welche nachweislich von Trochilidae und/oder Coerebidae besucht wurden oder in ihrer morphologischen Erscheinung einen Besuch durch nektarivore Vögel nahelegten. Zur Bestimmung wurden kolibribesuchte Pflanzen im blühenden Zustand gesammelt und herbarisiert. Referenzexemplare wurden im Herbario Loja der Universidad Nacional de Loja (Ecuador), im Herbario Nacional in Quito (Ecuador) und im Herbar Ulm (Deutschland) hinterlegt. Die Pflanzen wurden außerhalb des Transektbereiches gesammelt, um den Einfluß auf die Untersuchung so gering wie möglich zu halten. Es konnten nicht für alle kolibribesuchten Pflanzenarten Belegexemplare gesammelt werden, teils aufgrund ih-

rer Seltenheit im Untersuchungsgebiet, teils wegen ihrer recht unzugänglichen Wuchsorte. Zur Erleichterung der Bestimmung wurden die Pflanzen zusätzlich im blühenden Zustand photographiert und die Blüten in Alkohol gesammelt.

Zur Identifikation und Einordnung der Pflanzen zu Familien oder Gattungen diente die folgende Bestimmungsliteratur: „Flora of Ecuador“ (HARLING & SPARRE 1973-1986, HARLING & ANDERSON 1986-1994) und „A Field Guide to the Families and Genera of Woody Plants of Northwest South America“ (GENTRY 1993). Die verwendete Pflanzensystematik richtet sich nach „Vascular Plants of Ecuador“ (JØRGENSEN & LEÓN-YÁNEZ 1999). Zusätzlich wurde das Pflanzenmaterial mit Belegexemplaren der Vergleichssammlungen der ecuadorianischen Herbarien verglichen, soweit Exemplare vorhanden waren.

Aufgrund der vermutlich hohen Anzahl an endemischen Pflanzenarten (BORCHSENIUS 1997) und der bisher geringen botanischen Bearbeitung des Gebietes ergeben sich oft unsichere Identifikationen oder eine Bestimmung war lediglich bis Familienniveau möglich. Pflanzenarten der Familien Alstroemeriaceae, Ericaceae, Gesneriaceae, Orchidaceae und Rubiacae wurden zur Bestimmung an entsprechende Spezialisten versendet. Für Pflanzenarten, für die bis zum Abschlußzeitpunkt der Arbeit keine eindeutige Identifizierung vorlag, wurden Arbeitsnamen verwendet.

Die Einordnung der kolibribesuchten Pflanzenarten nach Lebensformen erfolgte nach der Klassifikation von MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG (1974).

3.4 Nektarmessungen

Um die den Kolibris zur Verfügung stehenden Energieressourcen berechnen zu können, wurden möglichst an allen kolibribesuchten Pflanzen Nektarmessungen durchgeführt. Aufgrund der Seltenheit mancher Arten, der schlechten Zugänglichkeit mancher Pflanzen (z.B. hochsitzende Epiphyten) oder der Blütenmorphologie war dies jedoch teilweise nicht oder nur in sehr geringem Stichprobenumfang möglich. Um die Nektarsekretion frisch geöffneter Blüten pro 24 Stunden zu ermitteln, wurden die Blüten in fortgeschrittenem Knospenstadium mit Beuteln aus feinmaschigem Gazenetz abgedeckt, und so vor Blütenbesuchern abgeschirmt. Aufgrund der Maschengröße der Beutel konnte der Besuch durch kleine Ameisen und langrüsselige Schwärmer nicht völlig ausgeschlossen werden. Die Beeinflussung des Mikroklimas, respektive des Antheseverlaufs und der Nektarproduktion, durch die Abschirmung (CORBET 1978, CRUDEN & HERMANN 1983) dürfte für die durchgeführten Messungen

vernachlässigbar sein. Der überwiegende Teil der von Trochilidae besuchten Blüten besteht aus sich nach unten öffnende Röhrenblüten, in welchen der Nektar relativ geschützt vor äußeren Klimawechseln liegt. Positiv wirken sich auch die recht gleichbleibende Temperatur und die allgemein hohe relative Lufteuchte des tropischen Klimas aus. Wenn mikroklimatische Einflüsse bestehen, dürften diese nur sehr schwach ausgebildet sein, da nach CORBET et al. (1979) bei ca. 20° C und 98% relativer Luftfeuchte bei einer 20% Saccharoselösung ein Gleichgewicht mit den Außenbedingungen vorliegt. Weiterhin wurde versucht für jede Pflanzenart mehrere Nektarmessungen vorzunehmen, teilweise bei unterschiedlichen Klimabedingungen, wodurch der Mittelwert möglichen Veränderungen Rechnung tragen sollte.

3.4.1 Nektarvolumen

Das innerhalb von 24 Stunden produzierte Nektarvolumen wurde mittels Hamilton-Mikrolitерspritzen (Typ 802, 805, 810) gemessen. Die Kapazität entspricht je Typ 25 µl, 50 µl, sowie 100 µl, mit einer Fehlerabweichung von insgesamt 1% des Fassungsvermögens. Der Vorteil dieses Meßverfahrens liegt bei der feinen Kanüle, die in Abhängigkeit von der Blütenmorphologie meist gut in die Blüte eingeführt werden kann. Nachteilig ist, daß eine Verletzung des Nektariums oder benachbarter Gewebe nicht sicher auszuschließen ist (zu Auswirkungen derartiger Verletzungen siehe SCHMIDT 1998). Um das Verletzungsrisiko zu mindern, wurde die Kanülenspitze unter dem Binokular entschärft. Da es durch Luftblasenbildung während der Nektarentnahme zu Ablesefehlern kommen kann, wurde zum Vergleich der Spritzeninhalt in ein Eppendorfgefäß entleert und mit Mikrokapillaren erneut aufgenommen. Die Volumenbestimmung ergab einen Ablesefehler von 2-3%.

3.4.2 Zuckerkonzentration

Die Nektarzuckerkonzentration wurde mit Hilfe eines Handrefraktometers (BELLINGHAM & STANLEY, UK) direkt nach der Nektarentnahme bestimmt. Genutzt wurde der Skalenbereich von 0-50% des Refraktometers, mit Angaben der Saccharidäquivalente in Gewichtsprozent (g Zucker pro 100 g Nektar). Bei dem verwendeten Refraktometer kann die Zuckerkonzentation bis zu einer Untergrenze von 0,5-1 µl Nektarprobe abgelesen werden (siehe auch KEARNS & INOUYE 1993). Die Temperaturkompensation der Refraktometer wurde nicht verwendet, da die Messungen für Temperaturen von 20°C ausgelegt sind und die Temperaturen mit 18-26°C im Feld nur geringfügig davon abwichen, wodurch die entsprechenden Korrekturwerte unterhalb der Meßgenauigkeit lagen.

3.4.3 Berechnung der Energieressourcen

Der Energiegehalt einer Nektarprobe kann mittels der enthaltenen Zuckermenge berechnet werden, welche das Produkt aus Nektarvolumen und Zuckerkonzentration ist. Für die Kalkulation werden die Mittelwerte der gemessenen Nektarvolumina eingesetzt, da diese den besten Schätzwert darstellen, solange nichts genaueres über die Art der Verteilung bekannt ist. In der Arbeit wurde zur Berechnung der Mittelwert verwendet, in der Annahme, daß bei ausreichender Stichprobengröße die Nektarmessungen an einer Pflanzenart eine Normalverteilung aufweisen würden. Abgesehen davon ergaben sich für die betrachteten Verhältnisse des Ressourcenangebotes und seiner Dynamik (z.B. Minimum/Maximum oder welche Pflanze den Hauptteil des Ressourcenangebotes zu einem gegebenen Zeitpunkt liefert) bei Vergleichsberechnungen keine tiefgreifenden Unterschiede, gleichgültig ob mit Mittelwert oder Median kalkuliert wurde. Bei der Messung der Zuckerkonzentration mittels Handrefraktometer dient der Brechungsindex als Maß für den Saccharidgehalt. Allgemein wird der Energiegehalt auf der Grundlage von Saccharose-Äquivalenten berechnet. Jedoch enthält Nektar nicht nur Saccharose, sondern auch andere Saccharide und Substanzen (z.B. Aminosäuren, Elektrolyte, Schwebstoffe usw.). Eine hierdurch bedingte Veränderung des Brechungsindex kann nicht ausgeschlossen werden, da bei der handrefraktometrischen Konzentrationsmessung im Feld die Nektarprobe ohne Reinigungsschritte aufgetragen wird. Es sollte jedoch berücksichtigt werden, daß Saccharose, Fructose und Glucose die Hauptzucker im Nektar sind. Zusammen liegen sie gegenüber anderen Sacchariden und weiteren Substanzen in weitaus höheren Konzentrationen vor. Weiterhin besitzen Fructose und Glucose zwar nur einen halb so hohen Brechungsindex wie Saccharose, gleichzeitig liefern sie aber auch nur die Hälfte an Energie (Hainsworth & Wolf 1972). Damit ist der Energiegehalt des Nektar weitgehend von seiner Zuckerzusammensetzung unabhängig (Hainsworth & Wolf 1972, Hainsworth 1973). Aus diesen Gründen ist die handrefraktrometrische Konzentrationsbestimmung und die Berechnung des Energiegehaltes auf Basis von Saccharose-Äquivalenten hinreichend genau. Vor der Umrechnung der Saccharose-Äquivalente in Energie (1 µg Saccharose wird mit 0,01648 J gleichgesetzt) muß eine Umrechnung der auf Volumen basierenden Refraktometerwerte in Gewichtsprozente vorgenommen werden (Bolten et al. 1979). Die Umrechnung erfolgte mit Hilfe der Tabelle 88 des CRC Handbook of Chemistry and Physics (1978-79), welche in Kearns & Inouye (1993) abgedruckt ist.

3.4.4 Nektar-Zuckerzusammensetzung

Zur Analyse der Nektar-Zuckerzusammensetzung wurden bei der Volumenmessung Proben in Eppendorfgefäßen gesammelt und konserviert durch die Zugabe der 10fachen Menge 70%igem reinem Ethanol und Lagerung bei -18°C. Das Sammeln einer Nektarprobe war ab einem Volumen von 4 µl möglich. Die Proben wurden als Mischproben angelegt, d.h. in einer Probe wurden je 2 µl Nektar von 10 verschiedenen Blüten (wenn möglich auch jeweils verschiedene Pflanzen) pro Art gesammelt. Um mögliche Einflüsse durch die Erwärmung beim Transport und längere Lagerung auf die Zuckerzusammensetzung auszuschließen, wurden Blindproben mit standardisierten Zuckerlösungen aus Aqua dest. erstellt und entsprechend den gesammelten Proben konserviert, gelagert und analysiert.

Zur Bestimmung der im Nektar enthaltenen Saccharide wurden die während der Volumenbestimmung gewonnenen Mischproben (10 x 2 µl von verschiedenen Blüten/Pflanzen einer Art) mittels High Performance Liquid Chromatography (HPLC) analysiert.

Mittels einer Vakuumzentrifuge (Savant SpeedVac SC 110) wurde der Alkohol der Probe und der natürliche Wassergehalt des Nektars abgezogen, wodurch der zu analysierende Nektar bis zur Trockene eingeengt wurde. Anschließend wurde die Trockensubstanz in einer definierten Menge Reinst-Wasser aufgenommen. Zum Abschluß erfolgt die Reinigung der Proben mittels eines totvolumenarmen Spritzenaufsatzfilters (Porenweite 0,45 µm, WATERS GelmanSciences Acrodisc, Nylon, 4 mm).

Die HPLC-Anlage von WATERS bestand aus folgenden Komponenten: Pumpe 510, automatischer Probengeber 717+, Säulenkompartiment, Brechnungsindex-Detektor 410. Die Analyse erfolgte isokratisch mit einem Acetonitril-Wasser-Gemisch (72:28%) als Eluent und einer Flußrate von 1,4 ml/min. Bei der verwendeten Säule handelte es sich um eine trifunktionale Propylamin-Phase auf Kieselsäurebasis mit sphärischem Material der Größe 4,6 x 250 mm und einer Partikelgröße von 4 µm; die Porengröße betrug 60 Å (WATERS High Performance Carbonhydrate Column). Als Vorsäule diente WATERS High Performance Carbonhydrate Column der Größe 3,9 x 20 mm, mit einer Partikelgröße von 4 µm und einer Porengröße von 60 Å. Die Säulen wurde bei 35°C thermostatisiert. Die Entgasung der Fließmittel erfolgte mit Helium. Die Steuerung der Anlage und die Auswertung der Chromatogramme wurde mit dem Programm MILLENNIUM 32, Version 3.5.01 von WATERS durchgeführt. Als Zuckerstandards zur qualitativen und quantitativen Bestimmung standen Saccharose, Fructose und Glucose zur Verfügung.

3.5 Nektarivore Vögel

Um das Spektrum der nektarivoren Vögel im Untersuchungsgebiet zu erfassen, wurden Beobachtungen und Netzfänge durchgeführt. In vierzehntägigem Rhythmus wurden zeitgleich mit den Phänologieaufnahmen der Pflanzen Beobachtungen der Blütenbesucher entlang der Transekte durchgeführt. Für alle Sichtungen von Trochilidae oder Coerebidae wurden Datum/Uhrzeit, Artzugehörigkeit, eventueller Blütenbesuch und Verhalten notiert.

Für die Netzfänge wurden 6 m lange und 3 m hohe Japannetze (Maschenweite 3 mm) verwendet. Aufgrund der teilweise dichten Vegetation und des steilen Reliefs konnten lediglich drei Netze gleichzeitig im Transektbereich positioniert werden. Die Standorte der Netze alternierten, einige Netze wurden auch außerhalb der Untersuchungsfläche aufgestellt. Fänge wurden einmal im Monat durchgeführt, wobei die Netze für drei Tage jeweils für zwölf Stunden geöffnet waren. In halbstündigen Abständen erfolgten Netzkontrollen. Bei einsetzendem Regen wurden die Japannetze geschlossen. Die Netze waren an 38 Tagen insgesamt 324 Stunden geöffnet. Die Artzugehörigkeit und Geschlechtsbestimmung (wenn differenzierbar) der Trochilidae und Coerebidae erfolgte nach Hilty & Brown (1986), Fjeldså & Krabbe (1990), sowie nach del Hoyo et al. (1999); nach letzterem richtet sich die in der vorliegenden Arbeit verwendete Taxonomie. Bei den durch Japannetzen gefangenen Vögeln wurden zur besseren Identifikation zusätzlich folgende morphometrische Daten erhoben: Körpermasse, Flügellänge, Schnabellänge, Schwanzlänge und Gesamtlänge des Vogels. Um das durch den Fang entstandene Energiedefizit der Trochilidae auszugleichen, wurde diesen eine ca. 20%ige Zuckerlösung angeboten.

3.6 Blütenbesuche

Um zu ermitteln welche Pflanzenarten von welchen Trochilidae oder Coerebidae besucht werden, wurden einzelne Pflanzenindividuen jeder als kolibribesucht eingestuften Pflanzenart mindestens 3 Stunden beobachtet. Die Beobachtungen erfolgten überwiegend in den Vormittagsstunden, während der Hauptaktivitätsphase zur Nahrungssuche der Trochilidae. Abhängig von Gelände und Vegetation wurde eine Beobachtungsdistanz von 5-8 m gewählt. Zur sicheren Artbestimmung wurde möglichst mit dem Rücken zum Licht und mit einem Fernglas (Nikon 10x25) beobachtet. Protokolliert wurde die Artzugehörigkeit des Blütenbesuchers, Uhrzeit, Dauer des Blütenbesuches, Art und Weise des Besuches (z.B. Schwirr-

flug, Klammern, legitim-illegitim, usw.) und die Anzahl der besuchten Blüten. Insgesamt wurde 508 Stunden lang observiert, jedoch konnten nur für 67 der 72 kolibribesuchten Pflanzenarten Blütenbesuche beobachtet werden. Aufgrund der Seltenheit vieler Pflanzenarten war die Auswahl an zu beobachtenden Pflanzenindividuen und der zur Verfügung stehende Beobachtungszeitraum oft stark eingeschränkt. Zusätzlich hatte die Abundanz der Kolibriarten Einfluß auf die Beobachtungen – häufige Kolibriarten werden in der Regel mit einer höheren Wahrscheinlichkeit beim Blütenbesuch beobachtet als seltene Arten.

3.7 Nahrungssuchverhalten

Feinsinger & Colwell (1978) haben für tropische Kolibrigemeinschaften sechs verschiedene „Strategien" für die Nahrungssuche unterschieden: die territoriale und die generalistische Strategie, sowie zwei Arten von *traplining* und Territorienparasitismus. Als *high-reward trapliner* werden Kolibris betrachtet, welche auf bestimmten Routen verstreut stehende Pflanzen mit hoher Nektarproduktion nutzen. Unter *low-reward trapliner* werden Kolibris verstanden, welche Blüten mit niedriger Nektarproduktion zyklisch ausbeuten. Bei der territorialparasitischen Strategie, werden große und kleine Kolibriarten voneinander unterschieden. Große Arten sind in der Lage, sich aufgrund der Körpergröße gegen den Territorienhalter durchzusetzen, während kleine Arten unüberschaubare Bereiche oder kurze Abwesenheiten ausnutzen. Welches Nahrungssuchverhalten eine Kolibriart zeigt, ist abhängig von verschiedenen Faktoren, wie z.B. Ressourcenangebot, Habitatspräferenz, Geschlecht oder Ornithozönose.

3.8 Charakterisierung der Vegetationseinheiten

Zur Darstellung der α-Diversität des Pflanzenbestandes innerhalb der Transekte wurde der Koeffizient *Williams´* α (Magurran 1988, Krebs 1989), welcher aus der log-Serie abgeleitet ist (Fisher et al. 1943) genutzt. *Williams´* α beschreibt die Verteilung der Individuen gegenüber den Arten, basierend auf der Annahme, daß natürliche Artengemeinschaften in der Regel aus wenigen häufigen Arten und vielen seltenen Arten zusammengesetzt sind. Entsprechend diesem mathematischen Model sind die Artenzahl (S) und die Individuenzahl (N) miteinander in folgender Weise korreliert:

$$S = \alpha \log_e (1 + \frac{N}{\alpha})$$

Für einen Vergleich der *Williams´* α Koeffizienten wurden die Grenzen der Vertrauensintervalle (95%, CI) und die Varianz α (var α) nach folgenden Formeln berechnet:

$$CI_{95\%} = \alpha \pm t_{95\%} \sqrt{\operatorname{var} \alpha}$$

$t_{95\%}$ = 1,96, ein Schwellenwert für die statistische Signifikanz entsprechend der STUDENT´s t-Verteilung mit einem gewählten Signifikanznivau (hier: $p < 0,05$) für eine unbegrenzte Anzahl Freiheitsgrade (SACHS 1992).

$$\operatorname{var} \alpha = \alpha^3 \frac{(N+\alpha)^2 \log_e \left(\frac{2N+\alpha}{N+\alpha} \right) - N\alpha}{(SN + S\alpha - N\alpha)^2}$$

Die Werte a und *x* wurden mit Hilfe des Programms „logserie" von Krebs (1989) berechnet, während die Kalkulation der Varianz a nach der Formel von Fisher et al. (1943) erfolgte. Die Varianz α wurde der üblicherweise genutzten Anscombe Varianz vorgezogen, da sie für große Stichproben günstigere mathematische Eigenschaften besitzt (HAYEK & BUZAS 1997). Die beobachteten und erwarteten Häufigkeiten der Arten in Abundanzklassen wurden mittels Chi-Quadrat-Test verglichen.

Für eine Abschätzung der Ähnlichkeit der Vegetationseinheiten in ihrer Artenzusammensetzung, wurde der SPATZ-Index (ELLENBERG & MUELLER-DOMBOIS 1974) als ein Maß für die β-Diversität verwendet. Der SPATZ-Index ist eine Modifikation des nach GLEASON (1920) veränderten JACCARD Index (1912). Der SPATZ-Index besteht aus der quantitativen Form des JACCARD Index ergänzt durch eine Komponente (R), welche der relativen Ähnlichkeit der Areale mehr Gewichtung gibt. Dadurch wird sowohl die Ähnlichkeit der Areale (gemeinsame Arten) als auch ihre Unterschiedlichkeit (einmalige Arten) berücksichtigt. Für die Berechnung wurden die relative Frequenzen (KREEB 1983) der Arten verwendet.

$$IS_{SP} = R \frac{Mc}{Ma + Mb + Mc} 100$$

R = f / c
Ma = ∑ Frequenzen der Arten nur in Habitat A
Mb = ∑ Frequenzen der Arten nur in Habitat B
Mc = ∑ Frequenzen der gemeinsamen Arten
c = Anzahl der gemeinsamen Arten von A + B
f = ∑ kleiner Frequenzenwert dividiert durch den größeren Frequenzen wert der gemeinsamen Arten

3.9 Datenverarbeitung und statistische Auswertung

Die statistische Auswertung und Darstellung erfolgten mit STATISTICA 5.1. '97 EDITION und EXCEL (Version 7.0).

Für die deskriptive Statistik der Daten wurden folgende Parameter verwendet: Arithmetisches Mittel (Mw), Standardabweichung (STABW), Variationskoeffizient (cv%), Median (MD), Minimum und Maximum (Min./Max.) und Stichprobengröße (n). Je nach Skalennivau der betrachteten Variablen wurden parametrische oder nicht-parametrische Testverfahren herangezogen (vgl. Bortz, 1989).

3.9.1 Multidimensionale Skalierung (MDS)

Die MDS bietet die Möglichkeit, beobachtete Ähnlichkeiten oder Unterschiede von Objekten durch eine zugrundeliegende Distanz graphisch darzustellen. Notwendig ist die Erstellung einer Matrix, welche die zugrundeliegenden Distanzen enthält. Die MDS wurde in dieser Arbeit zur räumlichen Darstellung der β-Diversität genutzt. Für die Matrix wurden die ermittelten Spatz-Koeffizienten als paarweise Distanzen eingesetzt. Mittels MDS können die Objekte (hier Struktureinheiten der Vegetation) im durch die vorgegebene Anzahl der Dimensionen festgelegten Raum so angeordnet werden, daß die in der Matrix enthaltenen Distanzen (Spatz-Koeffizienten) reproduziert werden. Als Distanzmodell wird meist die Euklidische Metrik verwendet. Die Genauigkeit der Reproduktion der in der Matrix enthaltenen Distanzen ist abhängig von der verwendeten Anzahl der Dimensionen für die Abbildung im Raum. Exakt ist die Reproduktion nur,

wenn die in der Matrix enthaltene Anzahl von Distanzen mit den gewählten Raumdimensionen übereinstimmt. Werden weniger Dimensionen gewählt, gibt der Stress-Wert die Güte der Konfiguration an. Für die praktische Anwendung ist ein 2-3 dimensionaler Raum günstig, da dieser eine graphische Darstellung und Interpretation erleichtert.

Die MDS wurde in STATISTICA 5.1., mit der Startkonfiguration GUTTMAN-LINGOER (BACKHAUS et al. 1996) und drei Dimensionen berechnet.

3.9.2 Diskriminanzanalyse

Die Diskriminanzanalyse ist eine Methode zur *Analyse von Gruppenunterschieden*, die es ermöglicht, zwei oder mehr Gruppen simultan hinsichtlich einer Mehrzahl von Merkmalsvariablen zu untersuchen (BACKHAUS et al. 1996). Es handelt sich um ein multivariates Verfahren, bei dem die Mehrzahl von Variablen bei minimalem Informationsverlust auf kanonischem Wege (Linearkombination) zu einer Diskriminanzvariablen zusammengefaßt werden. Die Funktion, welche zur Kombination führt, wird als Diskriminanzfunktion (Trennfunktion) bezeichnet.

Mit Hilfe der Diskriminanzanalyse sollte ermittelt werden, ob die Artenzusammensetzung der kolibribesuchten Pflanzen eine Unterscheidung der vorgefundenen Struktureinheiten ermöglicht. Für die Diskriminanzanlayse wurden folgende Modellspezifikationen gewählt: als Gruppen wurden die 6 auf der Untersuchungsfläche gefundenen Struktureinheiten der Vegetation gewählt. Die Gruppen sind das Ergebnis einer vorangegangenen Clusteranalyse anhand von Strukturmerkmalen (PAULSCH, pers. Mitteilung). Die Gesamtfläche wurde in 100 Subplots (10 m x 10 m) unterteilt, wobei jeder der 100 Subplots a priori einer der 6 Struktureinheiten zugeordnet wurde. Als Merkmalsvariablen dienten die absoluten Frequenzen der einzelnen Arten. Von den 72 möglichen Variablen wurden 42 in das Model einbezogen. Arten mit einer Gesamtindividuenzahl unter 5 gingen nicht in das Modell ein. Für die Diskriminazanalyse wurden mit Hilfe des Programms STATISTICA 5.1. '97 EDITION folgende Werte berechnet und tabellarisch dargestellt:

A. WILKS´Lambda

Wilks´λ ist ein inverses Gütemaß für die Gesamtauftrennkraft der einzelnen Gruppen im Gesamtmodell. Kleine Werte bedeuten höhere Unterschiedlichkeit der Gruppen. Die Werte reichen von 0,00 (perfekte Auftrennung) bis 1,0 (keine Auftrennung).

B. Partieller WILKS´Lambda

Wilks´λ läßt sich auch für jede Merkmalsvariable isoliert bestimmen, um deren Trennfähigkeit zu überprüfen. In diesem Bezug wird Wilks´λ als partieller Wilks´λ bezeichnet. Für die entsprechenden partiellen Wilks´λ werden F-Werte und deren Signifikanzen (p-Level) nach RAO (1965) berechnet.

C. Toleranz- und R-Quadratwerte

Mittels der Toleranz- und R-Quadratwerte können Variablen hinsichtlich ihrer Redundanz getestet werden. Die absolute Redundanz liegt bei 0 die minimale Redundanz wurde im Programm STATISTICA mit 0,01 vorgegeben.

Im Anschluß an die Diskriminazanalyse wurde eine kanonische Korrelationsanalyse durchgeführt, welche Auskunft über die Güte der einzelnen Diskriminanzfaktoren (Diskriminanzfunktionen) in Hinblick auf die Trennung der Struktureinheiten anhand der Artenzusammensetzung der kolibribesuchten Pflanzen gibt. Die berechneten Diskriminanzfaktoren wurden mittels Chi-Quadrat-Test auf ihre Signifikanz überprüft. Der Anteil der einzelnen Merkmale (Arten) an der Trennfunktion läßt sich aus den standardisierten Diskriminanzfaktoren-Koeffizienten (DF) ableiten. Anhand der „Quadratischen Mahalanobis Abstände“ (QMA) kann die a priori vorgenommene Klassifikation der 100 Subplots zu einer der 6 Struktureinheiten überprüft werden.

4 Ergebnisse

4.1 Beschreibung der Vegetationsstruktur

Zur Untersuchung kolibribesuchter Pflanzen wurden in einem primären oberen Bergwald zwei Transekte angelegt (Abb. 2 und Abb. 4, Kap. 2). Das Studiengelände liegt in einem Höhenniveau von 1920-2110 m N.N. mit einer sehr starken Inklination des Reliefs (Ø 22,2°). Wie für Bergwälder typisch, weisen die Bäume eine geringere Wuchshöhe auf als Wälder der tieferen Höhenstufen (Hamilton et al. 1995). Die Kronenhöhe variiert zwischen 5 m und 30 m, wobei die dichten und kompakten Kronen der Bäume häufig durch kletternde Pflanzen miteinander verbunden sind und nur vereinzelt von Emergenten überstanden werden. Meist finden sich zwei bis drei Baumschichten, welche nur sehr selten durch Gaps aufgebrochen werden. In der oberen Baumschicht sind Bäume der Familien Melastomataceae und Cecropiaceae häufig, während in der unteren Schicht Bäume der Familie Rubiaceae und Sträucher der Familie Ericaceae vermehrt vorzufinden sind. Entsprechend der Beschreibung von niederschlagsreichen Bergwäldern nach Stadtmüller (1987) findet sich im Transektbereich eine hohe Abundanz an epiphytischen Kryptogamen sowie ein vermehrtes Auftreten von Baumfarnen. Dagegen treten Lebensformen wie Lianen oder Kletterer zurück.

Mit Hilfe des Klassifizierungssystems der Vegetationsstruktur nach Paulsch (pers. Mitteilung), konnten sechs verschiedene Struktur-Waldtypen im Transektbereich voneinander unterschieden wercharakterisiert:

Typ1: „Schluchtwald" (SW)
Dieser Waldtyp nimmt ca. 18% der Untersuchungsfläche ein und ist im unteren bis mittleren Transektbereich (1920-2020 m N.N.) zu finden (Abb. 5 und Abb. 6). Der Schluchtwald zeichnet sich durch hohe Bäume mit Kronenhöhen zwischen 10 m und 30 m aus. Das Kronendach überstehende Emergenten sind sehr selten. Bäume der Familie Cecropiaceae sind häufig anzutreffen. Die Bäume dieser Familie gelten in den Neotropen allgemein (Richter 1997) und auch in den Bergregenwäldern (Sarmiento 1995) als Lichtbaumarten und Pioniere. Bei den Blättern der oberen Baumschicht ist eine deutliche Tendenz zu großen Blättern (makro- bis megaphyll) mit hängender bis horizontaler Ausrichtung zu erkennen. Eventuell spielen die großen Blätter eine wichtige Rolle bei der Konkurrenz um Licht und Raum. Die Kronen der Bäume und Sträucher der unteren Schicht

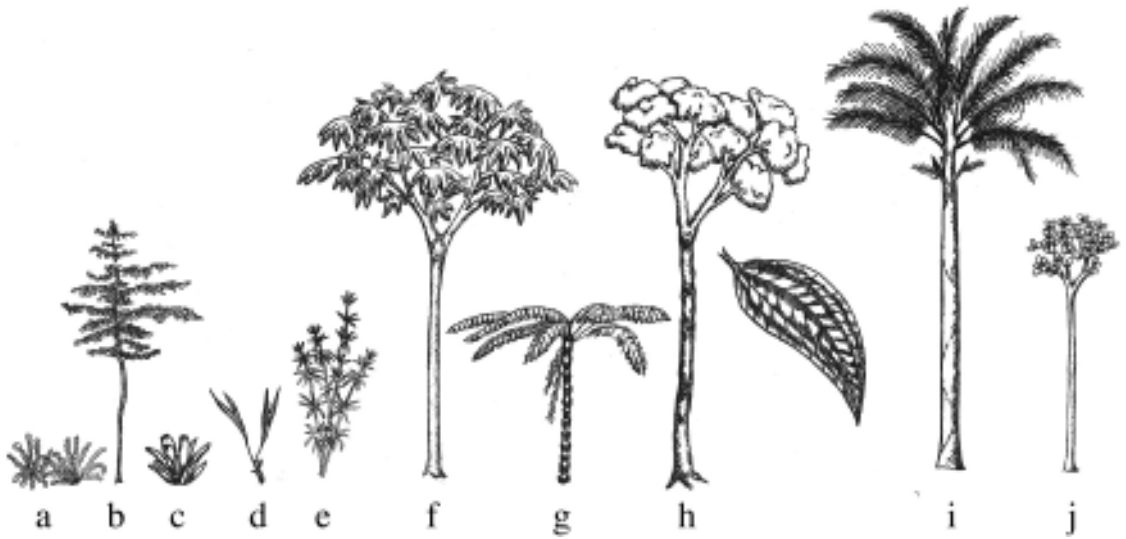


Abb5: Legende der Profilzeichnugen – a. Phyllitis, b. Podocarpaceae, c. Bromeliaceae, d. Cyclanthaceae, e. Bambusoideae, f. Cecropia, g. Cyatheales, h. Melastomataceae, i. Arecaceae, j. Clusiaceae

greifen meist ineinander und sind teilweise durch Bambus oder Lianen vernetzt. In allen drei Schichten finden sich Epiphyten. Die Hauptzahl sitzt in der oberen Baumschicht, während die Abundanz der Epiphyten in den unteren Baumschichten stark abnimmt und die Epiphyten dort an den Stämmen der Bäume auftreten. Baumfarne und Palmen treten in diesem Waldtyp nur selten auf.

Typ 2: „Mesophyller Schluchtwald" (MSW)

Dieser Waldtyp unterscheidet sich vom Schluchtwald hauptsächlich durch das Fehlen großer Blätter in der oberen Baumschicht. Im „Mesophyllen Schluchtwald", welcher ca. auf 13% der Untersuchungsfläche im unteren Transektbereich in einer Höhe von 1960-2000 m N.N. zu finden ist, treten in der oberen Baumschicht meist mikro- bis mesophylle Blätter mit angewinkelter Blattorientierung auf.

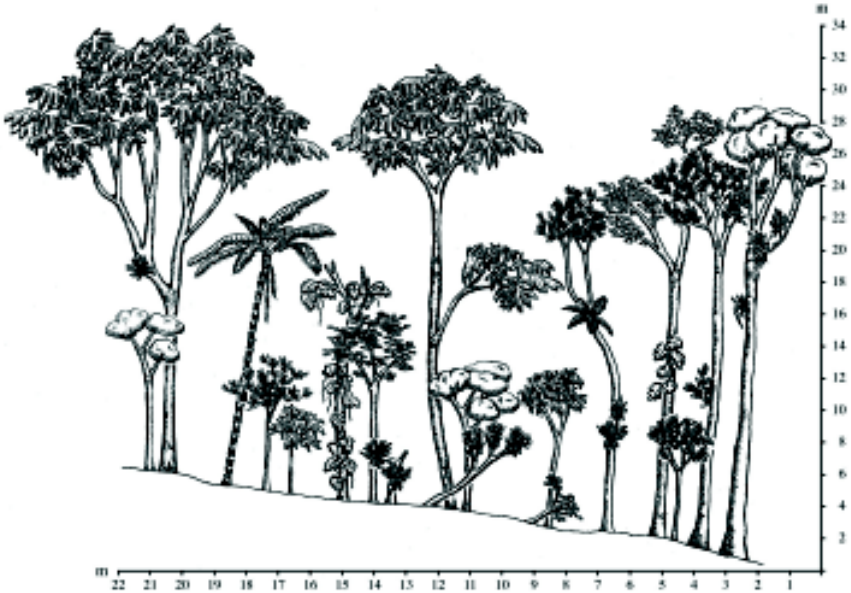


Abb 6: „Schluhtwald" (SW)

Typ 3: „Melastomataceen-Wald" (MW)

Dieser Waldtyp ist in einer Höhe von 1980-2030 m N.N. anzutreffen und nimmt eine Fläche von ca. 13% des Untersuchungsbereiches ein (Abb. 7). Der Melastomataceen-Wald ist im Vergleich zu den Waldtypen 1 und 2 nur zweischichtig mit einem Kronendach zwischen 10 m und 25 m und einem Brusthöhendurchmesser (BHD) von 10-30 cm. In den Kronen der oberen Baumschicht sitzen Bartflechten und Epiphyten, zudem stehen die Kronen näher beieinander, wodurch der Eindruck eines geschlossenen Kronendaches entsteht. Die untere Wuchsschicht ist nicht so hoch wie im Struktur-Waldtyp 1 und 2, dafür ist diese Schicht mit einer durchschnittlichen Höhe von 1,5 m aber sehr individuenreich. Palmen sind im Melastomataceen-Wald selten zu finden, wogegen Baumfarne zahlreich auftreten. Auf dem Boden sind vermehrt Bromeliaceen, vereinzelt Cyclanthaceen und Araceen anzutreffen. Die Besonderheit des Melastomataceen-Waldes ist die erhöhte Abundanz der verschiedenen Melastomataceen-Arten (Gattung *Miconia* und *Graffenrieda*), hierdurch wird die obere Baumschicht durch makrophylle zweifarbige Blättern dominiert.



Abb. 7: „Melastomataceen-Wald" (MW)

Typ 4: „Melastomataceen-Wald mit vielen Bodenbromelien" (MWB)
Dieser Waldtyp nimmt mit 14% den oberen Teil des Transektbereiches ein (2080-2110 m N.N.) (Abb. 8). Er unterscheidet sich vom Typ 3 – „Melastomataceen Wald" durch das nicht so dicht geschlossene Kronendach und die auffällig hohe Anzahl an Bodenbromelien, die in diesem Waldtyp zum bestimmenden Aspekt der Bodenvegetation werden.

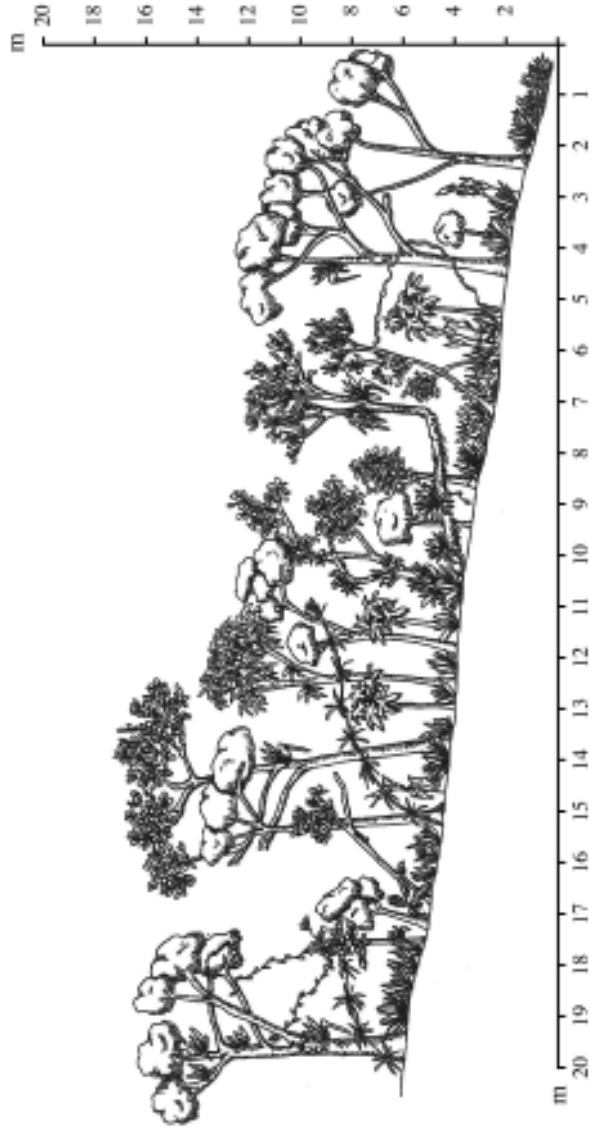


Abb. 8: Melastomataceen-Wald mit vielen Bodenbromelien" (MWB)

Typ 5: „Palmen-Bergregenwald“ (PW)

Der Palmen-Bergregenwald ist in einer Höhe von 2030-2070 m N.N. im mittleren Transektbereich zu finden und nimmt ca. 15% der Untersuchungsfläche ein (Abb. 9). Der Aufbau dieses Struktur-Waldtypes ist sehr komplex. Häufig können die vertikalen Schichten nicht eindeutig getrennt werden, wodurch er teilweise zwei- oder dreischichtig in Erscheinung tritt. Das Kronendach erhebt sich zwischen 10 und 25 m, wobei immer wieder Emergenten herausragen. Diese Emergenten sind häufig Palmen, welche zahlreich in jeder Schicht dieses Waldtypes auftreten. In der oberen Baumschicht kann ihr Vorkommen sehr stark sein, so daß diese Schicht durch die gefiederten megaphyllen Blätter der Palmen charakterisiert wird. In der unteren und mittleren Baumschicht tritt häufig die Baumart *Podocarpus oleifolius* D. Don ex. Lamb. mit kleinen lanzettlichen Blättern auf. Palmen, Baumfarne, Cyclanthaceen und Bodenbromelien prägen das Erscheinungsbild dieses Waldtypes.



Abb. 9: „Palmen-Bergregenwald“ (PW)

Typ 6: „Bambus-Bergwald" (BW)

Diesem Waldtyp in einer Höhe von 2060-2100 m N.N. wird der größte Flächenteil des Untersuchungsgebietes mit ca. 27% zugeordnet (Abb. 10). Das Kronendach kann zwischen 15 und 30 m hoch werden. Wie der Palmen-Bergwald hat der Bambus-Bergwald eine sehr heterogen zusammengesetzte Struktur und kann sowohl zwei- wie auch dreischichtig sein. Kennzeichnend für diesen Waldtyp ist der hohe Anteil an Bambus in allen Schichten. Dies grenzt ihn bei der Betrachtung der oberen Baumschicht von allen anderen Waldtypen ab, da diese wegen des Bambus von mikro/meso bis mesophyllen Blättern dominiert wird. Die Vegetation erscheint sehr dicht, da der Bambus die Baumkronen untereinander verbindet. In den oberen Schichten sind Epiphyten und Bartflechten sehr zahlreich anzutreffen.



Abb. 10: „Bambus-Bergwald" (BW)

4.2 Charakterisierung der kolibribesuchten Pflanzen

Im Untersuchungsbereich von einem Hektar im primären Bergregenwald wurden innerhalb eines Jahres 3186 blühende Einzelindividuen von kolibribesuchten Pflanzen gefunden. Diese verteilen sich auf 72 verschiedene Pflanzenarten aus 12 Familien (Tab.1).

An 67 der Pflanzenarten konnten Kolibribesuche direkt beobachtet werden. Für die restlichen 5 Pflanzenarten können Kolibribesuche aufgrund ihrer Blütenfarbe und der Form der Corolla als hochgradig wahrscheinlich angenommen werden. Stark dominierend ist die Pflanzenfamilie der Bromeliaceae mit 21 (29%) verschiedenen Arten, gefolgt von den Orchidaceae mit 18 (25%) Arten und den Ericaceae mit 10 (14%) Arten. Die drei Pflanzenfamilien stellen zwei Drittel der kolibribesuchten Arten (Abb.11).

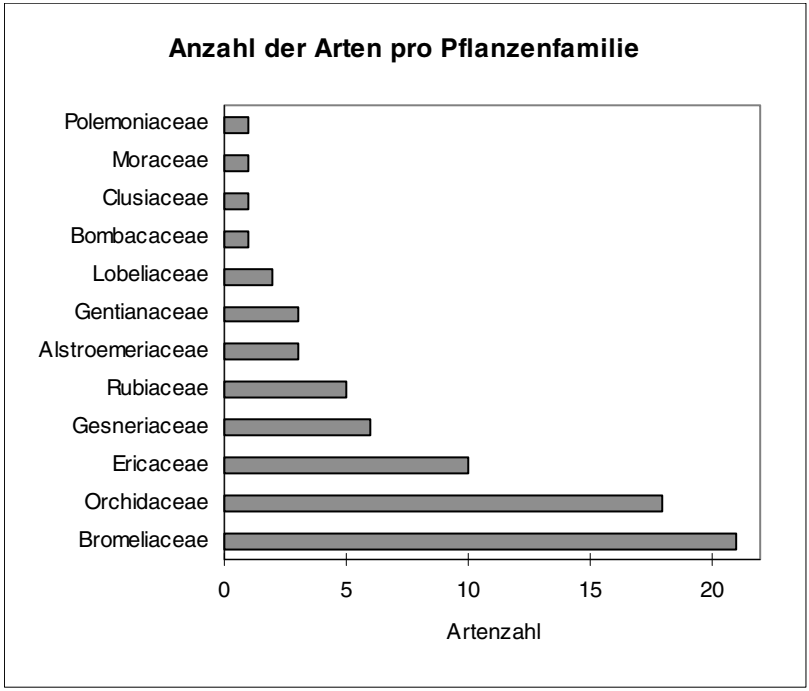


Abb. 11: Anzahl der Arten pro Pflanzenfamilie

Die Verteilung der einzelnen Arten über die Gesamtindividuenzahl (3186) ist nicht gleichmäßig. Die meisten Arten (60) wurden mit niedrigen Individuenzahlen gefunden. Der Großteil der Arten (45) stellt nicht einmal ein Prozent der Gesamtindividuenzahl der kolibribesuchten Pflanzen oder nur einen Anteil von 1-2% (15 Arten). Es wurden 7 kolibribesuchte Pflanzenarten mit einem Anteil von über 2-5% an der Gesamt-individuenzahl registriert. Arten mit höheren Individuenzahlen sind vergleichsweise selten. Drei Arten sind mit mehr als 5-10% an der Gesamtindividuenzahl beteiligt, während nur zwei Arten gefunden wurden, die mit einem Anteil von 10-15% auftraten. Alle Arten mit höheren Individuenzahlen gehören den Pflanzenfamilien der Bromeliaceae und Orchidaceae an.

4.2.1 Lebensformenspektrum der kolibribesuchten Pflanzenarten

Zur Erstellung des Lebensformenspektrums der kolibribesuchten Pflanzenarten wurde die Klassifikation von Mueller-Dombois & Ellenberg (1974) herangezogen. Das System baut auf der Einteilung von Raunkiaer (1934) in fünf Basistypen auf. Da die Klassifikation von Raunkiaer für die gemäßigten Breiten geschaffen wurde, aufbauend auf der Anpassung der Pflanzen an ungünstige Jahreszeiten, wurde das System von Mueller-Dombois & Ellenberg (1974) für die tropischen Bereiche und ihre Lebensformen erweitert.

Im Lebensformenspektrum der kolibribesuchten Pflanzenarten dominieren die Epiphyten mit ca. 59% (42 Arten), gefolgt von den Phanerophyten mit ca. 29% (21 Arten). Die Lebensformen der Lianen mit ca. 8% (6 Arten) und der Chamaephyten mit ca. 4% (3 Arten) sind im Vergleich mit nur geringen Artenzahlen vertreten (Abb.12). Andere Lebensformen aus dem System von Mueller-Dombois & Ellenberg (1974) wurden unter den kolibribesuchten Pflanzen nicht gefunden.

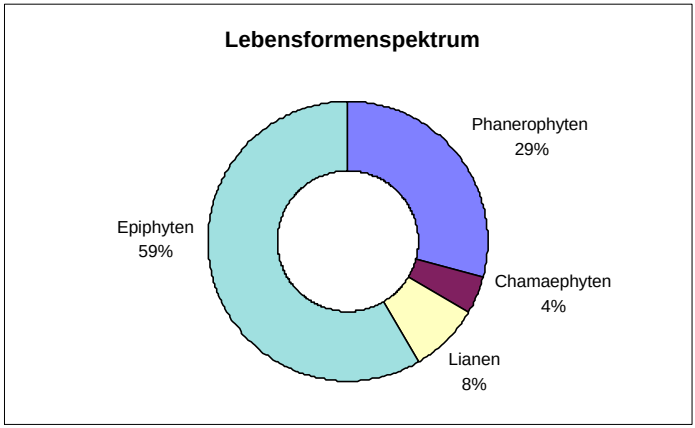


Abb. 12: Relativer Anteil der Arten am Lebensformenspektrum der kolibribesuchten Pflanzen

Die mit Abstand größte Gruppe im Lebensformenspektrum, die Epiphyten, wird durch die Pflanzenfamilien der Bromeliaceae und Orchidaceae dominiert. Die überwiegende Zahl der Aufsitzerpflanzen sind fakultative Epiphyten, welche in irgendeiner Form eine Ansammlung an organischem Material zur Ansiedlung benötigen. Epiphyten wurden sowohl im Unterwuchs als auch in allen vorkommenden Baumschichten gefunden. Mit zunehmender Meereshöhe und lichterem Kronendach waren die sonst epiphytischen Arten vermehrt in Bodennähe auf Totholz und anderem organischem Material anzutreffen.

Bei den Phanerophyten finden sich etwa gleich viele Bäume (9 Arten) und Sträucher (12 Arten). Die Rubiaceaen sind mit fünf Arten die dominante Pflanzenfamilie der Bäume. Vier dieser fünf Arten sind Microphanerophyten mit Wuchshöhen zwischen 2 und 5 m. Die Microphanerophyten finden sich in großer Individuenzahl im Unterwuchs oder der unteren Baumschicht. Selten dringen sie bis in die mittleren oder gar oberen Kronenbereiche vor. Nur eine Rubiaceenart fällt in die Kategorie der Mesophanerophyten mit Wuchshöhen zwischen 5 und 50 m und wurde zur oberen Baumschicht gehörend angetroffen. Die restlichen 4 vertretenen Baumarten gehören den Familien Clusiaceae, Bombacaceae und Gentianaceae an. Allein die Art *Clusia alata* (Mesophanerophyt) ist in den oberen Baumschichten anzutreffen und stellt sogar einen Emergenten. Die Sträu-

Tab. 1 (folgende Seiten): Kolibribesuchte Pflanzen (die verwendeten Abkürzungen finden sich am Ende der Tabeklle)

Kürzel	Familie / Gattung / Art	Blütenfarbe	Blühtypus	Corollalänge	Blütenform	Kolibribesuche	Blühdauer pro Blüte (t)	Lebensform	#	Det.
	Alstroemeriaceae									
A1	*Bomarea pardina* Herb.	P	MS	B	G	4	12	r PL herb	5	T.H.
A6	*Bomarea setacea* Herb.	R	MS	A	G	3	5	r PL herb	57	T.H.
A7	*Bomarea dolichocarpa* Killip	P	MS	B	G	1	5	r PL herb	124	T.H.
	Bombacaceae									
BO1	*Ceiba* cf. *pentandra* (L.) Gaertn.	W	C	B	G	7,a	3	Mes P scap		B.M.
	Bromeliaceae									
B1	*Vriesea rubeobracteata* Rauh	R	MS	A	Rö	1	1	Ch E +T	356	J.M.
B5	*Tillandsia* spec.	R	MS	A	Rö	1	2	o. E +T		J.M.
B7	*Tillandsia complanata* Benth.	R	MS	A	Rö	3	2	o. E +T	358	J.M.
B9	*Guzmania besseae* H. Luther	R	MS	A	Rö	1	1	Ch E +T		J.M.
B10	*Racinaea undulifolia* (Mez) H. Luther	R	MS	A	G	2	1	o E Sp.		J.M.
B11	*Pitcairnia riparia* Mez.	R	MS	B	Rö*	2	3	Ch E fruc	177	J.M.
B12	*Tillandsia confinis* L.B. Sm.	R	MS	B	Rö	4	2	o. E +T		J.M.
B13	*Racinaea tetrantha* (Ruiz & Pavon) M. A. Spencer & L.M. Sm.	G	MS	B	G	3	2	o. E +T		
B14	*Guzmania gloriosa* (André) André ex. Mez	R	MS	B	Rö	1	2	Ch E +T	357	J.M.
B16	*Racinaea seemannii (Baker) M.A. Spencer & L.B. Sm.*	R	MS	A	G	1	1	o. E +T		
B17	*Pitcairnia* spec.	R	MS	B	Rö	2	2	Ch E herb		J.M.
B18		R	MS	A	Rö	1	1	o. E +T		J.M.
B22	*Tillandsia* spec.	R	MS	A	Rö	3	2	o. E +T		
B23	*Tillandsia barbeyana* Wittm.	R	MS	A	Rö	4	2	o. E +T		J.M.
B24	*Vriesea incurva* (Griseb.) Read	R	MS	A	Rö	1	2	o. E +T		J.M.
B25	*Guzmania paniculata* Mez	R	MS	A	Rö	3	2	Ch E +T		J.M.
B27	*Vriesea appendiculata* (L.B. Sm) L.B. Sm	V	MS	A	Rö	5,a	2	o. E +T	355	J.M.

Kürzel	Familie / Gattung / Art	Blütenfarbe	Blühtypus	Corollalänge	Blütenform	Kolibribesuche	Blühdauer pro Blüte (t)	Lebensform	#	Det.
B31	*Guzmania coriostachya* (Grisebach) Mez	W	MS	A	Rö	1	2	o. E +T	360	J.M.
B32	*Tillandsia truncata* L.B. Sm.	R	MS	A	Rö	1	2	o. E +T		J.M.
B33	*Guzmania* aff. *killipiana* L.	W	MS	A	G	1	2	o. E +T		J.M.
B35	*Guzmania* spec.	W	MS	A	G	1	2	o. E +T		
	Clusiaceae									
Cl1	*Clusia alata* Triana & Planch.	W	C	A	Sb	5	3,5	Mes P scap		B.M.
	Ericaeae									
E2	*Orthaea* cf. *abbreviata* Drake	R	C	B	Rö	5	2,5	Mi P caep	128	J.L.
E3	*Cavendishia nobilis* Lindl. var. *capitata* (A.C. Smith)	R	C	A	Rö	8	3	Mi P caep	8	J.L.
E8	*Macleania mollis* A.C. Smith	R	C	A	Rö	4	6	Mi P caep	107	J.L.
E10	*Ceratostema reginaldii* (Sleumer) A.C. Smith	R	C	B	G	5	5	Mi P caep	60	J.L.
E11	*Semiramisia speciosa* (Benth.) Klotzsch	R	MS	B	G	1	5	Mi P caep	54	J.L.
E13	*Thibaudia floribunda* H.B.K.	R	C	A	Rö	6,a	2,5	Mi P caep	73	J.L.
E15	*Psammisia guianensis* Klotzsch	R	C	B	Rö	4	3	Mi P caep	202	J.L.
E16	*Cavendishia* cf. *bracteata* (Ruiz & Pav. ex. J. St.-Hil.) Hoerold	R	C	A	Rö	3	3	Mi P caep	135	J.L.
E17	*Oreanthes hypogaeus* A.C. Smith	R	MS	A	Rö	1	5	st PL fruc	110	J.L.
E21		R	MS	A	G	1	3	Mi P caep		
	Gentianaceae									
Ge1	*Symbolanthus calygonus* (Ruiz & Pav.) Griseb. ex Gilg	P	C	B	G	2	4	Mi P caep	19	J.P.
Ge3	*Macrocarpaea harlingii* J.S. Pringle	W	C	B	G	1	2	Mi P scap		J.P.
Ge5	*Marcrocapaea* spec.	W	C	B	G	2	6	Mi P scap		B.M.
	Gesneriaceae									
G2	*Drymonia urceolata* Wiehler	G	MS	B	Rö	1	4	Ch herb	30	M.F.
G5	*Columnea inaequilatera* Poepp.	R	MS	B	Rö	1	7	Ch herb	201	M.F.

Kürzel	Familie / Gattung / Art	Blütenfarbe	Blühtypus	Corollalänge	Blütenform	Kolibribesuche	Blühdauer pro Blüte (t)	Lebensform	#	Det.
G6	*Columnea strigosa* Benth.	R	MS	B	Rö	1	5	Ch E fruc	63	M.F.
G7	*Dalbergaria loxonia M.F. (unpubl.)* aff. *villosissima* (Mausf.) Wiehler	G	MS	B	Rö	1	3	Ch E fruc		M.F.
G8	*Dalbergaria* aff. *archidonae* (Cuatr.) Wiehler	G	MS	B	Rö	4	4	Ch E fruc		M.F.
G11	*Besleria* spec.	V	MS	A	Rö	1	3	Ch E fruc		M.F.
	Lobeliaceae									
L3	*Siphocampylus scandens* (Knuth) G. Don	P	C	B	Rö*	13,a,c	3	r PL suff	55	T.M.
L10	*Siphocampylus* spec.	P	MS	B	Rö*	2	3	r PL suff		B.M.
	Moraceae									
M1		W	C	A	Sb	1	1	Mi P caep		
	Orchidaceae									
OR4	*Elleanthus maculatus* (Lindl.) Rchb. f.	P	BB	A	Rö	7,a	1	Ch E fruc	69	B.M.
OR6	*Maxillaria aurea* (Poepp. & Endl.) L.O. Williams	G	MS	A	G	1,a	2	Ch E herb	71	B.M.
OR7	*Maxillaria jamesonii* (Rchb.f.) Garay & C. Schweinf.	R	MS	A	G	1,a	1	Ch E herb		B.M.
OR8	*Elleanthus* spec.	P	MS	A	Rö	3,a	1	Ch herb		B.M.
OR11	*Masdevallia deformis* Kraenzl.	R	MS	A	Ra	1	3	Ch E herb		J.H.
OR13	*Elleanthus bifarius G* aray	R	MS	A	Ra	1	1	Ch E herb		B.M.
OR14	*Maxillaria* spec.	R	MS	B	Ra	1	2	Ch E fruc		B.M.
OR15	*Maxillaria* spec.	R	MS	A	Ra	1	2	Ch E herb		B.M.
OR21	*Elleanthus amethystinoides* Garay	P	MS	A	Rö	2	1	Ch E fruc		
OR22	*Maxillaria* aff. *graminifolia* (Knuth) Rchb.f.	R	MS	A	Ra	/	1	Ch E fruc		B.M.
OR23	*Prosthechea* spec.	G	MS	A	Ra	/	2	Ch E herb		B.M.
OR24	*Prosthechea pulcherrima* (Klotzsch) W.E. Higgins	W	MS	A	Ra	/	2	Ch E fruc		B.M.
OR26	*Maxillaria* spec.	P	MS	A	Ra	/	1	Ch E fruc		
OR27	*Maxillaria* aff. *acuminata* Lindl.	W	MS	A	Ra	/	1	Ch E fruc		B.M.

Kürzel	Familie / Gattung / Art	Blütenfarbe	Blühtypus	Corollalänge	Blütenform	Kolibribesuche	Blühdauer pro Blüte (t)	Lebensform	#	Det.
OR28	*Elleanthus* spec.	P	MS	A	Ra	2	2	Ch E herb		B.M.
OR29	*Elleanthus* spec.	P	MS	A	Ra	1	1	Ch E herb		
OR30	*Maxillaria* spec.	G	MS	A	Ra	1	2	Ch E fruc		B.M.
OR31	*Maxillaria* spec.	R	MS	A	Ra	1	1	Ch E herb		B.M.
	Polemoniaceae									
P1	*Cantua* spec.	G	C	B	Rö	2	2	Mi P caep		
	Rubiaceae									
R3	*Palicourea luteonivea* C.M. Taylor	W	C	A	Rö	7	1	Mi P scap	62	C.T.
R5	*Palicourea sulphurea* (Ruiz & Pav.) DC.	G	C	A	Rö	7	2	Mes P scap	101	C.T.
R6	*Palicourea angustifolia* HBK	V	C	A	Rö	1	1	Mi P scap	119	C.T.
R8		W	C	A	Rö	3	2	Mi P scap		
R10	*Palicourea subtomentosa* subsp. *lojana* C.M. Taylor	W	MS	A	Rö	2	1	Mi P scap		C.T.

Verwendete Kürzel: **Blütenfarben**: G = Gelb, P = Purpur, R = Rot, V = Violett ,W = Weiß / **Blühtypus**: BB = Big-Bang Blüher, C = Cornucopia Blüher, MS = modifizierter Steady-State Blüher / **Corollalänge**: A = < 28 mm; B = > 28 mm / **Blütenform**: G = Glockenblume, Ra = Rachenblume, Rö = Röhrenblume, Sb = Scheibenblume / **Kolibribesuche**: a = ausgeraubt durch *Diglossa albilatera*, c = ausgeraubt durch *Diglossa cyanea* / **Blühdauer pro Blüte**: t = Tage / **Lebensform**: caep = caespitose, Ch = Chamaephyt, E = Vascular Epiphyt, fruc = frutescent , herb = herbaceous, P = Phanerophyt, PL = Liane, Mes = meso, Mi = micro, o = obligat , r = radici, scap = scapose, Sp = Speicherepiphyt, st = strepano, suff = suffrutescent # = Sammelnummer / **Det.** = Bestimmung durch, M.F. = Martin Freiberg (ULM), T.H. = Toni Hofreiter & Ehrentraud Bayer (M), J.H. = Jürgen Homeier, T.M. = Thomas Lammers (OSH), J.L. = Jim Luteyn (NY), J.M. = Jorge Luis Manzanares (QCNE), B.M. = Bolivar Merino (LOJA), J.P. = Jim Pringel (HAM), C.T. = Charlotte Taylor (MO)

cher sind alle Vertreter der Familie Ericaceae. Es sind Sträucher des Unterwuchses und der unteren Baumschicht, die an andere Pflanzen angelehnt wachsen, um so größere Höhen zu erreichen. Bei drei der Straucharten konnten vereinzelte Individuen gefunden werden, welche als fakultative Epiphyten wuchsen. Diese Arten wurden trotzdem als Sträucher klassifiziert, da es sich nur um vereinzelten Epiphytenwuchs handelte.

Die Lianen sind durch 6 Arten aus den Familien Lobeliaceae, Alstroemeriaceae und Ericaceae vertreten, welche sowohl verholzende als auch krautige Lianentypen aufweisen.

Die Chamaephyten sind mit drei Arten die kleinste Gruppe im Lebensformenspektrum der kolibribesuchten Pflanzen. Es handelt sich um zwei Gesneriaceenarten und eine Orchidaceae, welche im Unterwuchs direkt auf dem Boden oder auf organischem Material angetroffen wurden.

4.2.2 Phänologie

Einen Überblick über die Blühzeiten der Pflanzenarten während des einjährigen Untersuchungszeitraumes geben Abb. 13 und 14. Für Pflanzenarten, welche mit mindestens zehn Individuen auftraten, sind die Hauptblühzeiten angegeben. Als Hauptblühzeit wurde der Zeitpunkt der höchsten Blütenanzahl definiert, sowie Zeitabschnitte welche einem Wert von mindestens 85% des Maximalwertes aufwiesen.

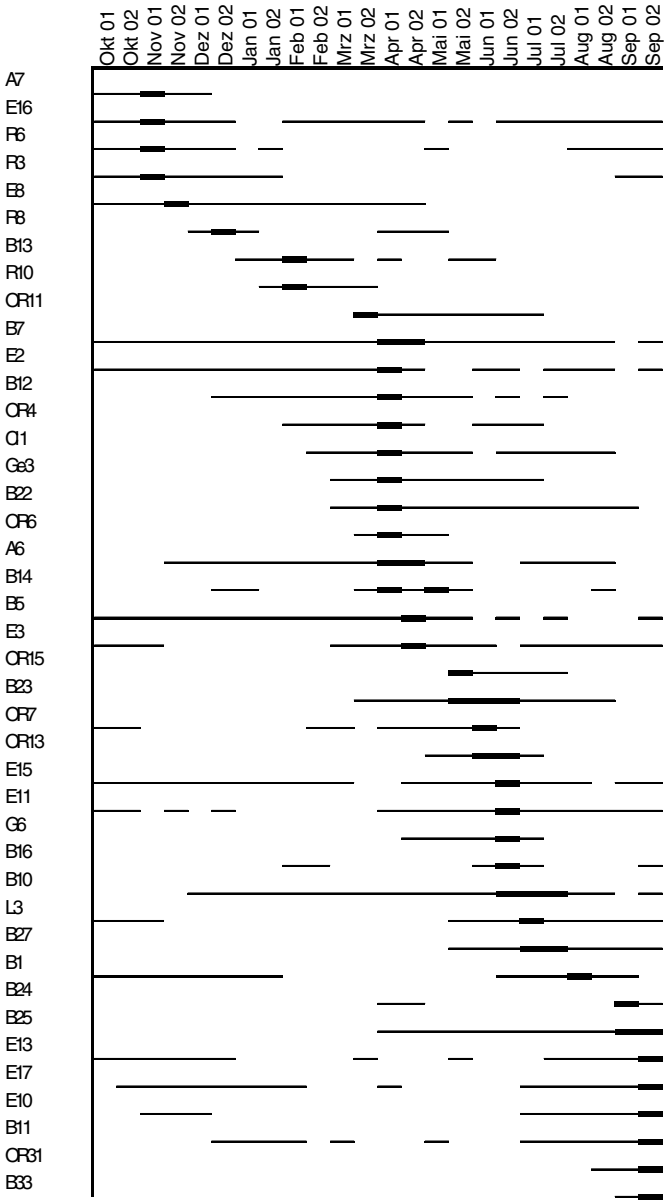


Abb. 13: Abfolge der Blühzeiten von kolibribesuchten Pflanzenarten, welche mit über 10 blühenden Individuen pro Hektar gefunden wurden. Dünne Linien geben die Gesamtblühdauer wieder, dicke Linien die Blühmaxima (d.h. Zeitpunkte der höchsten Blütendichte, ab 85% des Maximalwertes). Verwendete Kürzel der Pflanzenarten sind in Tab. 1, Kap. 4.2 aufgeführt.

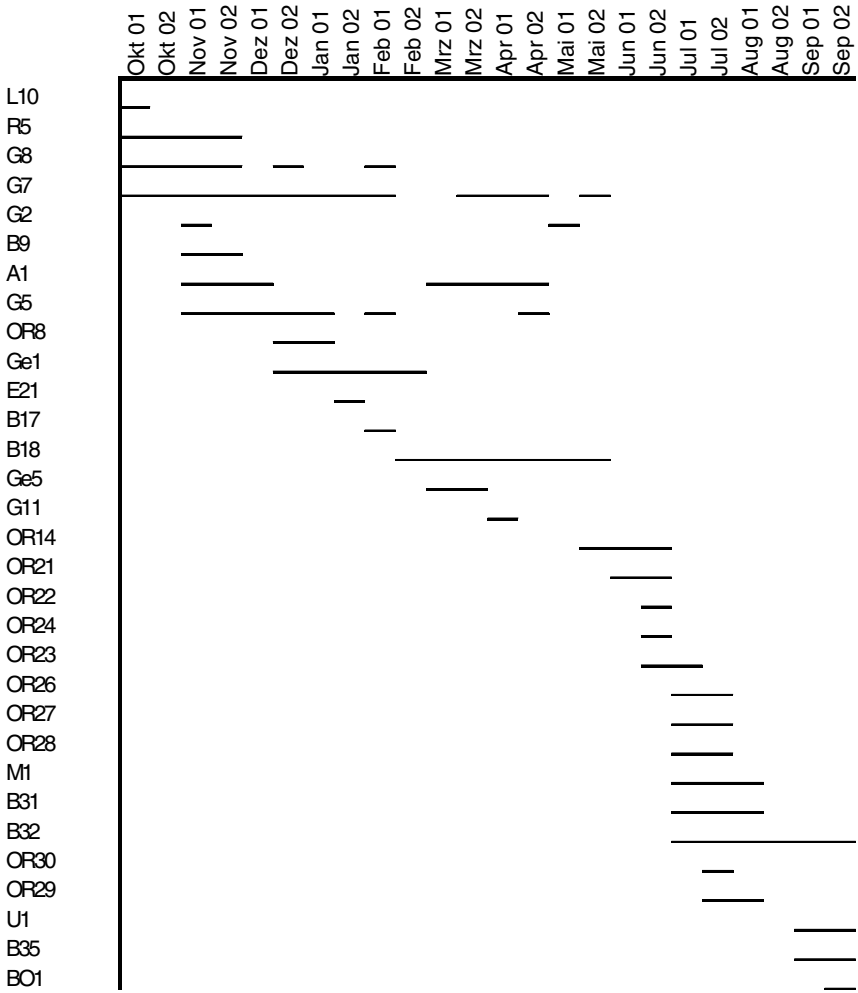


Abb. 14: Abfolge der Blühzeiten von kolibribesuchten Pflanzenarten, welche mit weniger als 10 Individuen pro Hektar gefunden wurden. Verwendete Kürzel der Pflanzenarten sind in Tab. 1, Kap. 4.2 aufgeführt.

4.2.2.1 Blühverlaufstypen

Zur Charakterisierung des Blühverlaufs auf der Populationsebene wurden die fünf Blühverlaufstypen nach GENTRY (1974) herangezogen. Die beiden Extreme in dieser Einteilung – Steady-State Blüher (wenige Blüten pro Individuum über einen langen Zeitraum, meist das ganze Jahr) und Multiple-Bang Blüher (hochsynchronisierte Typen mit vielen Blüten in kurzer Zeit und mehreren Blühphasen über das Jahr) – wurden unter den kolibribesuchten Pflanzen nicht gefunden. Wie Abbildung 15 zeigt, liegt der Schwerpunkt mit 73% (52 Arten) auf dem Typus des modifizierten Steady-State Blüher (wenige Blüten während 2-12 Wochen). Die Cornucopia Blüher wurden bei 26% (19 Arten) der Pflanzenarten gefunden. Zu diesem Typus gehören überwiegend größere Baumarten und Sträucher, die in wenigen Wochen eine ausgeprägte Vollblüte mit Auf- und Abklingphase zeigen. Lediglich eine Pflanzenart, die Orchidee *Elleanthus maculatus* kann dem Big-Bang Muster zugerechnet werden, wobei alle Blüten in wenigen Tagen hervorgebracht werden und die Individuen hochsynchron während eines kurzen Zeitabschnittes blühen. Diese Orchidee blühte in der ersten Hälfte des Aprils mit 89% aller im Transektbereich gefundenen Individuen (Abb. 16).

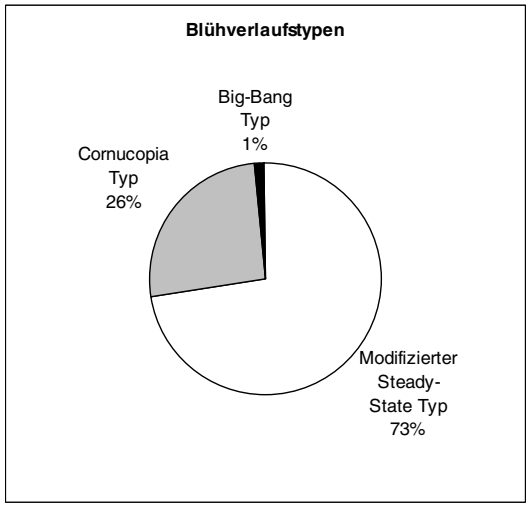


Abb.15: Spektrum der Blühverlaufstypen nach GENTRY (1974) im Untersuchungsgebiet

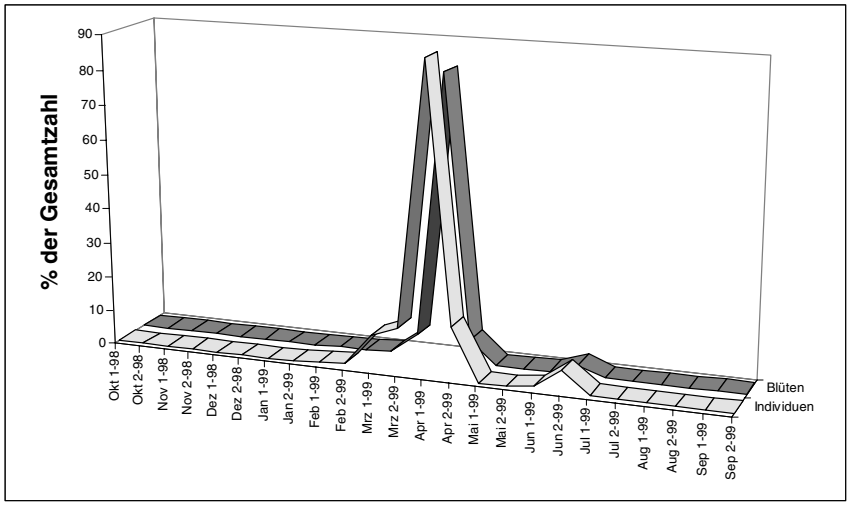


Abb. 16: Blühende Individuen und offene Blüten von Elleanthus maculatus während der Blühphase; dargestellt als relativer Anteil der Gesamtzahl aller während des Untersuchungszeitraumes blühend gefundenen Individun und Blüten.

4.2.2.2 Blühzeiten und Klima

Die Blühzeiten der kolibribesuchten Pflanzenarten sind signifikant positiv mit den Niederschlagsmengen korreliert (SPEARMAN r = 0,483 / p = 0,016) (Tab.7 auf Seite 61). In den regenreichen Monaten blühen im Durchschnitt 23 Pflanzenarten, in den regenarmen Monaten im Mittel nur 19 Arten. Der Monat mit der höchsten Niederschlagsmenge, April mit ca. 400 mm, zeigt ein Maximum von 29 gleichzeitig blühenden Pflanzenarten. Während der regenarmen Monate kann es durchaus bis zu drei Wochen niederschlagsfrei bleiben. In diesen Trockenphasen, hier im Dezember mit nur 162 mm Niederschlag, waren vereinzelt Symptome von Trockenstreß an den Pflanzen beobachtbar. Einige Gesneriaceen warfen Blüten und Blätter in diesem Zeitraum ab, obwohl sie im geschlossenen Wald in bodennahen Schichten wuchsen.

4.2.3 Gestalt, Kronröhrenlänge und Farbe der Blüten

Die Gestalttypen der Blüten wurden nach den Vorgaben von Heß (1990) eingeteilt. Überwiegend zu finden sind funktionelle oder echte Röhrenblüten und Glockenblüten. Zur Betrachtung der Kronröhrenlänge wurden die Blüten in zwei Klassen eingeteilt: Klasse A mit kurzen-mittellangen Blüten, Kronröhre <28 mm und Klasse B mit langen Blüten, Kronröhre >28 mm. Die Einteilung der Klassen ist abgeleitet aus den Kategorien für Schnabellängen von Feinsinger (1990).

In seiner Untersuchung konnte FEINSINGER (1990) nachweisen, daß sich, entsprechend der Schnabellängen, Kolibriarten in spezialisierte nektarivore Nahrungsgilden einordnen lassen. Bei den im Untersuchungsgebiet gefundenen kolibribesuchten Pflanzenarten dominieren die kurzen-mittellangen Blüten mit einem relativen Anteil von 67% gegenüber den langen Blüten (Tab.1).

Ähnlich wie beim Mensch ist bei Kolibris trichromatisches Sehen, d.h. die Wahrnehmung von drei Grundfarben (Rot/Grün/Blauviolett) ausgebildet. Mit Hilfe dieser Grundfarben werden durch additives Mischen alle weiteren Farben wahrgenommen. Auf Grund der Ähnlichkeit in der optischen Wahrnehmung sind die Farben der Blüten und Blütenstände nach dem Farbkreis eingeteilt worden (Blauviolett 400-486 nm; Blaugrün 487-517 nm; Grün 518-560 nm; Gelb 561-640 nm; Rot 641-800 nm, Purpur ab 801 nm). Häufig jedoch ist eine eindeutige Zuordnung zu einer Farbkategorie nicht möglich. Viele Pflanzen benutzen Kontraste als Signal- oder Anlockfarben. Viele Bromelien besitzen z.B. unterschiedlich gefärbte Blüten und Infloreszenzen. Bei Ericaceen hat die Spitze der Kronröhre oft eine andere Farbe als die restliche Kronröhre. Ein großer Teil (43%) der kolibribesuchten Pflanzenarten hat in irgendeiner Form Kontraste als optisches Signal zur Anlockung von Bestäubern. Bei der Zuordnung der Pflanzenarten zu einer Farbkategorie wurde beim Vorkommen mehrerer Farben diejenige Signalfarbe als entscheidend gewertet, welche aus der Ferne für das menschliche Auge die primäre Wirkung erzielt. Stark vertreten ist die Farbe Rot. Dies entspricht der allgemeinen Annahme, daß Kolibris die Farbe Rot bei der Nahrungssuche bevorzugen. Mit roten Blüten, Blütenständen oder Hochblättern locken 50% der Pflanzenarten ihre Besucher an. Die Farbe Weiß war mit 18% vertreten. In einem ähnlichen Verhältnis findet sich Purpur mit 11%. Selten fanden sich die Farben Gelb (9%) und Blauviolett (3%), während die Farbenklassen Grün und Blaugrün ganz fehlten.

4.2.4 Nektarmessungen

An den 72 kolibribesuchten Pflanzenarten konnten insgesamt 1443 Nektarmessungen durchgeführt werden (Tab. 2). Die Nektarmessungen ergaben, daß die aus Volumen und Konzentration berechnete Energieproduktion hochgradig interspezifisch variiert. Der Mittelwert der Energieproduktion liegt bei 103,24 J pro Tag und Blüte mit Extremwerten von 2,46 J und 2502,02 J pro Tag und Blüte. Die Variabilität in der Energieproduktion resultiert hauptsächlich aus den Schwankungen in der Menge des sezernierten Nektars. Die Werte der Zuckerkonzentration des Nektars sind relativ einheitlich, wodurch sie wenig Einfluß auf die Variabilität der Energieproduktion haben. Die durchschnittliche Zuckerkonzentration des Nektars beträgt 18,7% ± 4,41% mit einem Minimum von

5,6% und einem Maximum von 29%. Im Vergleich hierzu ist die interspezifische Variabilität des Nektarvolumens sehr hoch. Mit einem Minimalwert von 0,53 µl, produziert von der kleinblütigen Orchidee *Elleanthus bifarius* und einem Maximalwert von 1253 µl, produziert von der Bombacaceae *Ceiba* cf. *pentandra* mit großer stabiler Blüte, ergibt sich ein sehr großer Unterschied. Jedoch stellt *Ceiba* cf. *pentandra* als chiropterophile Pflanze mit extrem hoher Nektarsekretion eine Ausnahme dar.

Das zweithöchste Nektarvolumen pro Tag liefert *Semiramisia speciosa* mit 187,3 µl, wobei immer noch ein Unterschied um mehr als das Dreihundertfache besteht. Der Mittelwert des pro Tag und Blüte sezernierten Volumens liegt bei 38,54 µl ± 153,5 µl. Bei den am häufigsten vorkommenden Familien zeigen die Ericaceen die höchste mittlere Energieproduktion pro Tag und Blüte mit 116,36 J ± 184,8 J, die Bromelien liegen bei einer mittleren Produktionsrate von 66,29 J ± 69,6 J und die Orchideen bei einer vergleichsweise niedrigen Rate von 14,03 J ± 13,23 J. Auffallend bei der Betrachtung der Energieproduktion der einzelnen Pflanzenfamilien sind die Clusiaceen, welche nur mit einer Baumart vertreten sind. An den großen Tellerblüten suchen die Kolibris nicht nach Nektar, sondern nach den die Blüten bestäubenden Käfern. Die Käfer stellen einen Teil der Proteinnahrung der Kolibris. Aus diesem Grund wurden die Clusiacee bei der Berechnung des Gesamtnektarangebotes unberücksichtigt gelassen, obwohl die Blüten regelmäßig von Kolibris besucht werden.

In der Regel dauert die Anthese der kolibribesuchten Blüten nur wenige Tage. Bei 62,5% der Pflanzenarten dauert die Anthese ein bis zwei Tage. Viele Bromelienblüten zeigen eine Anthesedauer von zwei Tagen, wobei häufig nur am ersten Tag eine Nektarproduktion zu registrieren ist. Mehrtägige Antheseverläufe zeigen die Ericaceen, Lobeliaceen, Alstroemeriaceen, Gentianaceen und Gesneriaceen. Ericaceen produzieren konstant Nektar im Antheseverlauf mit einem geringen Anstieg am zweiten Tag und einem abrupten Abbruch der Nektarproduktion am vierten oder fünften Tag. Mit fortschreitender Anthese geht eine Verfärbung der Blüte, meist ein Eindunkeln der weißen Spitze ins Rötliche, einher. Bei den bis zu acht Tagen blühenden Gesneriaceen konnte eine hohe Nektarproduktion nur in den ersten zwei bis drei Tagen der männlichen Anthesephase gemessen werden. In der nachfolgenden weiblichen Phase sinkt die Produktion auf wenige Mikroliter ab, ohne eine sichtbare äußere Veränderung der Blüte. Bei den Lobeliaceen geht der Antheseverlauf mit einer äußeren morphologischen Veränderung einher, indem die Blüte sich um 90° im Raum nach unten dreht. Die mit Abstand längste Blühphase zeigte die Alstroemeriacee *Bomarea pardina* mit

12 Tagen. Während der gesamten Zeit produziert die Blüte geringe Nektarmengen in speziellen Nektarfeldern an der Basis der inneren Corollablätter.

Die Nektarproduktion im Tagesverlauf konnte nur an einigen kolibribesuchten Pflanzenarten genauer gemessen werden, wobei diese unterschiedliche Muster-aus-prägungen zeigten. Viele Bromelien sezernierten ihren Nektar hauptsächlich in den Vormittagsstunden. Dies ist ein Muster wie es üblicherweise für ornithophile Pflanzenarten skizziert wird (Heß 1990). Jedoch fanden sich auch davon abweichende Muster. Die Ericaceen produzierten im Tagesverlauf konstant Nektar mit nur einem sehr geringen Anstieg am Morgen. Gegen Abend wurde die Produktion mit Einbruch der Dunkelheit eingestellt. Die Rubiaceen zeigten eine durchgehende Nektarproduktion im Tagesverlauf, welche ihren Höchstwert in der Mitte des Vormittags hatte und dann kontinuierlich bis zum Abend abfiel. Zwei Pflanzenarten, *Macrocarpaea harlingii* (Gentianaceae) und *Ceiba* cf. *pentandra* (Bombacaceae), sind aufgrund ihrer Blütenmorphologie, der hohen Nektarsekretion und des Nektarproduktionsmuster als chiropterophil einzuordnen. Die nächtliche Nektarproduktion ist in diesen Fällen um das zwei bis vierfache höher als während des Tages (pers. Mitteilung Matt).

Insgesamt konnten für 29 Pflanzenarten HPLC-Analysen von Mischproben zur Untersuchung der Zuckerzusammensetzung durchgeführt werden. Bei 27 Arten waren Glucose, Fructose und Saccharose nachweisbar, bei 2 Arten lediglich Saccharose. Bei 27 der untersuchten Pflanzenarten findet sich eine Saccharosedominanz. Eine detaillierte Übersicht über die gemessenen Nektarwerte und ihre Schwankungen gibt Tabelle 3, 4.2.4.

Tab. 2 (folgende zwei Seiten): Nektarproduktionsrate ausgewählter kolibriebesuchter Pflanzenarten Mw = Mittelwert, STABW = Standardabweichung, c% = Varianzkoeffizient, Min./ Max.= Minimum Maximum, n = Stichprobenumfang

	Volumen (µl/24h/Blüte)							Nektarkonzentration % (g/100g)							Energiewerte (J/24h/Blüte)						
Art	**Mw**	**STABW**	**cv%**	**Median**	**Min.**	**Max.**	**n**	**Mw**	**STABW**	**cv%**	**Median**	**Min.**	**Max.**	**n**	**Mw**	**STABW**	**cv%**	**Median**	**Min.**	**Max.**	**n**
A1	14,12	7,52	53,26	14,75	2	31	26	12,07	1,82	15,08	12	9	18	27	29,397	15,656	53,26	30,709	4,164	64,54	26
A6	1,98	1,67	84,34	1,5	0,5	6	23	23,65	7,37	31,16	21,25	13	38,6	22	8,4824	7,1543	84,34	6,426	2,142	25,7	23
A7	13,78	7,58	55,01	7	4	28	10	15,17	1,04	6,856	15,5	14	16	10	36,494	20,075	55,01	18,538	10,59	74,15	10
B1	2,67	2,08	77,9	10	1,5	10	10	14,2	4,29	30,21	22	6	23,8	10	6,5919	5,1352	77,9	24,689	3,703	24,69	10
B5	5,56	1,55	27,88	8	3	8	8	22,11	3,1	14,02	21,3	19	29,1	8	22,082	6,1561	27,88	31,773	11,91	31,77	8
B7	10,35	1,92	18,55	10	7,5	13	10	20,58	1,58	7,677	20,85	18,4	22,8	10	37,946	7,0393	18,55	36,663	27,5	47,66	10
B9	77,47	27,56	35,58	82	8	120	15	17,7	2,23	12,6	18	9,8	19	15	242,3	86,197	35,58	256,47	25,02	375,3	15
B10	0,9	0,46	51,11	1	0,5	2	10	24,6	7,5	30,49	29	14	32	10	4,0105	2,0498	51,11	4,4561	2,228	8,912	10
B11	23,5	21,92	93,28	23,5	8	29	2	19,5	2,12	10,87	19,5	18	21	2	81,464	75,987	93,28	81,464	27,73	100,5	2
B12	20,09	6,16	30,66	20	10	28	11	18,35	3,23	17,6	19	11,8	23	11	65,142	19,974	30,66	64,85	32,42	90,79	11
B13	12,58	7,6	60,41	13	3	21,5	6	18,47	2,82	15,27	17,2	14,8	22,4	9	41,205	24,893	60,41	42,58	9,826	70,42	6
B14	32,3	16,22	50,22	27	10	57	10	18,94	2,13	11,25	19,4	14	21,2	10	108,51	54,491	50,22	90,707	33,6	191,5	10
B16	7,15	5,84	81,68	6	0	35	7	18,39	5,02	27,3	17,9	10	27,8	6	23,234	18,977	81,68	19,497	0	113,7	7
B17	84,31	60,08	71,26	70	5	281	35	18,47	1,69	9,15	19	15	22,4	38	275,16	196,08	71,26	228,46	16,32	917,1	35
B18	10,98	6,43	58,56	11	4	35	9	15,9	4,47	28,11	14,2	10	25	8	30,605	17,923	58,56	30,661	11,15	97,56	9
B22	21,85	16,97	77,67	15,5	2	56	50	17,39	0,82	4,715	17,4	13	19	50	66,855	51,924	77,67	47,426	6,119	171,3	50
B23	8,8	2,6	29,55	8	4	16,5	55	23,27	1,92	8,251	23,8	17	26	57	37,094	10,959	29,55	33,722	16,86	69,55	55
B24	6,86	5,39	78,57	5,5	1	15	18	22,34	2,84	12,71	21,25	19	27	19	27,529	21,63	78,57	22,071	4,013	60,19	18
B25	5	0,35	7	5	4,5	5	5	21,9	6,4	29,22	25	14	27,5	5	19,67	1,3769	7	19,67	17,7	19,67	5
B27	25,16	16,79	66,73	19	10	56	6	19,01	6,04	31,77	21,35	7	23,4	6	84,838	56,615	66,73	64,067	33,72	188,8	6
B31	14	-	-	-	-	-	1	20	-	-	-	-	-	1	49,882	-	-	-	-	-	1
B32	10,8	-	-	-	-	-	1	17	-	-	-	-	-	1	32,304	-	-	-	-	-	1
B33	17,5	10,6	60,57	17,5	10	25	2	21	2,82	13,43	21	19	23	2	65,755	39,829	60,57	65,755	37,57	93,94	2
B35	18,6	-	-	-	-	-	1	21	-	-	-	-	-	1	69,888	-	-	-	-	-	1
BO1	1253	411,2	32,82	1440	620	1740	9	11,6	1,6	13,79	11,9	9,5	13,2	9	2502,2	821,29	32,82	2876,1	1238	3475	9
CL1	10,83	5,7	52,63	9,5	5	20	6	13,33	2,58	19,35	13,5	11	17	6	24,38	12,832	52,63	21,386	11,26	45,02	6
E2	19,92	14,19	71,23	21	0	64	169	16,34	2,17	13,28	17	10	24	278	57,061	40,647	71,23	60,154	0	183,3	169
E3	31,65	12,47	39,4	29	16	66	20	14,69	2,62	17,84	14,9	9,7	18,2	24	81,17	31,981	39,4	74,374	41,03	169,3	20
E8	10,74	6,87	63,97	9	2	32	51	18,74	1,73	9,232	19	14	23,8	69	35,564	22,749	63,97	29,803	6,623	106	51
E10	35,9	25,6	71,31	45	3	75	11	18,73	1,95	10,41	19	16	21	11	118,82	84,727	71,31	148,93	9,929	248,2	11
E11	187,3	27,67	14,77	180	141	230	9	19,14	0,65	3,396	19	18	20	9	636,02	93,94	14,77	611,1	478,7	780,8	9
E13	8	5,56	69,5	7	0	26	137	16,3	1,97	12,09	16,5	9	25	165	22,86	15,888	69,5	20,002	0	74,29	137
E15	15,36	11,06	72,01	16	0	60	44	21,43	2,39	11,15	22	14	25	48	59,129	42,576	72,01	61,592	0	231	44
E16	20,96	11,13	53,1	19,5	4,5	46	36	18,35	2,04	11,12	18,8	8,8	22	66	67,963	36,089	53,1	63,229	14,59	149,2	36

	Volumen (µl/24h/Blüte)							Nektarkonzentration % (g/100g)							Energiewerte (J/24h/Blüte)						
Art	**Mw**	**STABW**	**cv%**	**Median**	**Min.**	**Max.**	**n**	**Mw**	**STABW**	**cv%**	**Median**	**Min.**	**Max.**	**n**	**Mw**	**STABW**	**cv%**	**Median**	**Min.**	**Max.**	**n**
E17	7,4	2,63	35,54	7	4	12	10	17,8	1,22	6,854	18	15	18	10	23,275	8,2722	35,54	22,017	12,58	37,74	10
E21	18,7	-	-	-	-	-	1	18,6	-	-	-	-	-	1	61,695	-	-	-	-	-	1
G2	12,92	7,6	58,82	9	5	31	12	21,38	3,23	15,11	21	17	28,8	12	49,62	29,188	58,82	34,565	19,2	119,1	12
G5	15,29	9,55	62,46	14	7	35	7	16,77	5,37	32,02	17	7	24,2	7	45,115	28,179	62,46	41,309	20,65	103,3	7
G6	9,22	10,68	115,8	5	0,5	38	29	19,03	6	31,53	21	7	29,5	27	31,122	36,05	115,8	16,877	1,688	128,3	29
G7	62	26,87	43,34	62	43	81	2	25,7	2,69	10,47	17	23,8	27,6	2	290,97	126,1	43,34	290,97	201,8	380,1	2
G8	57	-	-	-	-	-	1	23,8	-	-	-	-	-	1	245,74	-	-	-	-	-	1
G11	11,2	-	-	-	-	-	1	19,5	-	-	-	-	-	1	38,826	-	-	-	-	-	1
Ge1	70	18,26	26,09	70	50	90	4	20	2,08	10,4	19	18,6	19,5	3	249,41	65,06	26,09	249,41	178,1	320,7	4
Ge3	117,8	33	28,01	110	50	180	18	15,56	1,35	8,676	15,7	13,2	17,4	18	321,51	90,066	28,01	300,22	136,5	491,3	18
Ge5	25,3	-	-	-	-	-	1	21,2	-	-	-	-	-	1	95,063	-	-	-	-	-	1
L3	5,25	4	76,19	6	0,5	11	6	10,83	5,19	47,92	9	5	19	6	9,7704	7,4441	76,19	11,166	0,931	20,47	6
L10	24,41	-	-	-	-	-	1	12,86	-	-	-	-	-	1	54,359	-	-	-	-	-	1
M1	1	-	-	-	-	-	1	18	-	-	-	-	-	1	3,1806	-	-	-	-	-	1
OR4	11,73	6,4	54,56	11	4	24	11	21,19	4,74	22,37	20	14,5	29	21	44,474	24,265	54,56	41,706	15,17	90,99	11
OR6	2,1	2,3	109,5	1	0,5	7	11	8,6	2,64	30,7	9,25	5	12,8	8	3,0708	3,3633	109,5	1,4623	0,731	10,24	11
OR7	1,63	1,6	98,16	1	0,5	7,5	27	13,25	5,49	41,43	16	3,4	20	18	3,74	3,6711	98,16	2,2945	1,147	17,21	27
OR8	7,48	8,23	110	4	1	35	25	20,97	4,77	22,75	19,5	15	29	12	27,972	30,776	110	14,958	3,74	130,9	25
OR11	1,9	0,97	51,05	5	0,5	5	62	23,08	5,9	25,56	23	7	35	47	7,9118	4,0392	51,05	20,821	2,082	20,82	62
OR13	0,53	0,125	23,58	0,5	0,5	1	16	25,43	8,49	33,39	24,5	11	40	14	2,4612	0,5805	23,58	2,3219	2,322	4,644	16
OR14	4,38	2,28	52,05	3,23	2	8	8	5,6	2,27	40,54	5,2	3,1	8	8	4,1231	2,1462	52,05	3,0405	1,883	7,531	8
OR15	8	1,41	17,63	4	2	6	2	20,5	4,95	24,15	20,5	17	24	2	29,216	5,1494	17,63	14,608	7,304	21,91	2
OR21	6,4	-	-	-	-	-	1	21	-	-	-	-	-	1	24,048	-	-	-	-	-	1
OR28	3,2	-	-	-	-	-	1	23	-	-	-	-	-	1	13,279	-	-	-	-	-	1
OR29	1,5	-	-	-	-	-	1	29	-	-	-	-	-	1	8,0464	-	-	-	-	-	1
OR30	1	0,76	76	1	0,5	1,5	2	23	-	-	-	-	-	1	4,1497	3,1537	76	4,1497	2,075	6,224	2
OR31	2,7	3,1	114,8	2,5	1	21,5	15	20,47	3,64	17,78	20	13	27,5	10	9,8461	11,305	114,8	9,1168	3,647	78,4	15
P1	8,2	-	-	-	-	-	1	18	-	-	-	-	-	1	26,081	-	-	-	-	-	1
R3	12,05	3,96	32,86	11	5	12	49	18,29	2,36	12,9	19	13	25	75	38,944	12,798	32,86	35,551	16,16	38,78	49
R5	14,69	10,1	68,75	12	1	38	97	8,85	2,56	28,93	9	4	14	90	22,161	15,237	68,76	18,1	1,508	57,33	97
R6	6,83	3,8	55,64	6	3	13	9	15,12	3,47	22,95	16,4	7	19	9	18,029	10,031	55,64	15,838	7,919	34,32	9
R8	9,14	5,58	61,05	7	1	22	10	18,29	2,37	12,96	18	13	25	10	29,539	18,034	61,05	22,623	3,232	71,1	10
R10	1,7	0,75	44,12	1,5	1	3	7	28,83	4,26	14,78	27,5	25	34	6	9,0261	3,9821	44,12	7,9642	5,309	15,93	7

Tab. 3: Relativer Anteil von Fructose (F), Glucose (G) und Saccharose (S) am Gesamtzuckergehalt des Nektars.

Art	Fructose (%)	Glucose (%)	Saccharose (%)	S/F+G
Bomarea pardina	40,17	4,3	55,53	1,24
Bomarea setacea	19,38	1,82	78,8	3,71
Tillandsia confinis	12,43	10,82	76,75	3,3
Racinaea tetrantha	37,94	38,59	23,47	0,3
Guzmania gloriosa	12,63	13,38	73,99	2,84
Pitcairnia spec. (B17)	14,44	15,23	70,33	2,37
Tillandsia barbeyana	16,36	14,75	68,89	2,21
Tillandsia complanata	15,2	14,11	70,69	2,41
Guzmania conifera	18,96	17,75	63,29	1,72
Ceratostema reginaldii	5,87	3,33	90,8	9,87
Semiramisia speciosa	0	0	100	-
Thibaudia floribunda	3,5	3,47	93,03	13,34
Psammisia guianensis	14,5	11,46	74,04	2,85
Cavendishia bracteata	7,63	7,02	85,35	5,82
Oreanthes hypogaeus	1,37	1,79	96,84	30,64
Orthaea cf. *abbreviata*	7,42	4,39	88,19	7,46
Cavendishia nobilis	3,88	3,34	92,78	12,83
Macleania mollis	4,04	3,6	92,36	12,07
Drymonia urceolata	19,11	8,47	72,42	2,62
Columnea inaequilatera	18,4	6,7	74,9	2,98
Columnea strigosa	14,54	2,24	83,22	4,95
Dalbergaria loxonia	17,35	1,17	81,48	4,39
Macrocarpaea harlingii	38,18	33,03	28,79	0,4
Siphocampylus spec.	34,4	3,57	62,03	1,63
Elleanthus maculatus	2,89	2,59	94,52	17,24
Maxillaria aurea	0	0	100	-
Palicourea luteonivea	20,63	13,99	65,38	1,88
Palicourea sulphurea	30,54	19,8	49,66	0,98
Palicourea angustifolia	16,39	14,66	68,95	2,22

4.3 Trochilidae

In Bezug auf Blütenbesuche waren zwei Vogelfamilien, die Trochilidae (Kolibris) und die Coerebidae (Zuckervögel), entscheidend (Tab. 4). Dabei dominieren die Trochilidae mit 26 Arten, gegenüber den Coerebidae mit zwei Arten.

Der größte Teil der Trochilidae gehört zur Unterfamilie Trochilinae (24 Arten), die Unterfamilie Phaethornithinae ist lediglich mit zwei Arten vertreten. Diese Gewichtung ist durch die Höhenlage des Untersuchungsareals bedingt, da die Vertreter der Phaethornithinae ihren Verbreitungsschwerpunkt im Tiefland haben (del Hoyo et al. 1999).

Tab. 4: Registrierte Trochilidae und Coerebidae im Transektbereich. Schnabelklassen nach FEINSINGER (1990), 1 = >28 mm ; 2 = <28mm. Taxonomie und Gewichtsangaben der Trochilidae nach DEL HOYO et al. (1999). Vorkommen: R = regelmässige Sichtungen (<5); U = unregelmässige Sichtungen (5-2); Sp = sporadische Sichtungen (<2); HS = Hakenschnäbel.

Artname	Schnabel-klasse	Gewicht* (g)	Vor-kommen	Besuchte Pflanzenarten
Trochilidae				
Subfamilie PHAETHORNITHINAE				
Eutoxeres aquila Bourc., 1847	1	8-12,5	Sp	/
Phaethornis syrmatophorus Gould, 1851	1	5,7	Sp	8
Subfamilie TROCHILINAE				
Doryfera ludovicae (Bourc. & Mulsant, 1847)	1	6-6,4	R	10
Colibri thalassinus (Swains., 1827)	2	4,8-5,7	U	11
Colibri coruscans (Gould, 1846)	2	6,7-8,5	U	2
Adelomyia melanogenys (Fras., 1840)	2	4,2-4,9	R	24
Heliodoxa rubinoides (Bourc. & Mulsant, 1846)	2	7,3-8,1	U	2
*Heliodoxa leadbeateri (*Bourc., 1843)	2	7,5-8,5	U	2
Boissonneaua matthewsii (Bourc., 1847)	1	7-7,7	U	3
Lafresnaya lafresnayi (Boissonneau, 1840)	2	4,5-6,3	U	2
Coeligena coeligena (Less., 1833)	1	6,2-7,3	R	16
Coeligena torquata (Boissonneau, 1840)	1	6,6-7,3	R	14
Coeligena lutetiae (Delattre & Bourc., 1846)	1	6,9-7,2	Sp	5
*Ensifera ensifera (*Boissonneau, 1839)	1	12,0-15,0	Sp	/
*Pterophanes cyanopterus (*Fras., 1840)	1	9,1-11,2	Sp	2
*Heliangelus amethysticollis (*D'Orb. & Lafr., 1838)	2	5,0-6,0	R	28
Eriocnemis vestitus (Less., 1838)	1	4,4-5,2	Sp	3
Haplophaedia aureliae (Bourc. & Mulsant, 1846)	2	4,7-6,5	R	10
Urosticte ruficrissa (Lawrence, 1864)	2	4-4,2	R	4
Ocreatus underwoodii peruanus (Gould, 1849)	2	2,6-3,2	R	20
*Metallura tyrianthina (*Loddiges, 1832)	2	3,4-3,6	U	1
*Chalcostigma ruficeps (*Gould, 1846)	2	3,3-3,9	Sp	3
Chalcostigma herrani (Delattre & Bourc., 1846)	2	5,5-6,4	U	1
Aglaiocercus kingi (Less., 1832)	2	4,7-6	U	5
Myrtis fanny (Less., 1838)	2	2,3-2,5	U	3
*Chaetocercus mulsant (*Bourc. 1842)	2	3,8	U	3
Coerebidae				
Diglossa albilatera Lafr., 1843	HS	11,4	R	8
Diglossa cyanea Lafr., 1840	HS	11,25	U	1

Von den 26 registrierten Kolibriarten sind nur 8 Arten regelmäßig im primären Regenwald gesichtet worden. Für *Heliangelus amethysticollis*, *Doryfera ludovicae, Adelomyia melanogenys* und *Coeligena coeligena* liegen die häufigsten Beobachtungen vor. Alle diese Arten wurden zudem in verschiedenen sekundären Vegetationseinheiten (z.B. Rutschungsflächen, Waldrändern u.ä.) gesichtet, d.h. sie sind nicht ausschließlich in geschlossenen Waldbereichen anzutreffen. Sporadisch sind 7 Kolibriarten zu finden, von diesen bevorzugen 4 Arten höhere Lagen (*Coeligena lutetiae*, *Pterophanes cyanopterus*, *Eriocnemis vestitus*, *Chalcostigma herrani*) und 3 Arten sind stark spezialisiert bei ihrer Nahrungssuche (*Eutoxeres aquila*, *Phaethornis syrmatophorus*, *Ensifera ensifera*) (DEL HOYO et al. 1999). Die

Schattenkolibriarten *Phaethornis syrmatophorus* und *Eutoxeres aquila* sind Trapliner, welche meist in bodennahen Vegetationsbereichen nach Nahrung suchen, während der Trapliner *Ensifera ensifera* die mittleren bis oberen Schichten des Waldes bevorzugt. Die restlichen 11 Kolibriarten scheinen das Gebiet nur während kurzer Zeiträume zu nutzen, wohl bedingt durch das Blütenangebot. In diesen Zeiten sind sie häufig zu beobachten, während sie ansonsten im Untersuchungsgebiet fehlen.

Die Coerebidae sind im Untersuchungsgebiet mit den Arten *Diglossa albilatera* und *Diglossa cyanea* vertreten. Beide Arten konnten regelmäßig bei Blütenbesuchen beziehungsweise Blüteneinbrüchen beobachtet werden.

Die beobachtende Erfassungsmethode für blütenbesuchende Vogelarten erlaubt keine statistische Auswertung, welche Rückschlüsse auf die Populationsgrößen einzelner Vogelarten zuließe. Jedoch führen die 255 Einzelbeobachtungen und 41 Netzfänge (Tab. 5) zu der Annahme, daß die Artenzusammensetzung der Kolibrigemeinschaft im Untersuchungsgebiet nicht konstant ist, sondern zeitlich fluktuiert.

Tab. 5: Sichtungen und Netzfänge

Taxonomie der Trochilidae nach DEL HOYO et al. (1999); Stetigkeit = relativer Anteil der Sichtungen der Kolibriarten während 24 Beobachtungskontrollen im Jahresverlauf.

Artname	Anzahl Sichtungen	Anzahl Netzfänge	Stetigkeit %
Trochilidae			
Subfamilie PHAETHORNITHINAE			
Eutoxeres aquila Bourc., 1847	2	1	8,4
Phaethornis syrmatophorus Gould, 1851	3	1	12,5
Subfamilie TROCHILINAE			
Doryfera ludovicae (Bourc. & Mulsant, 1847)	32	10	79,2
Colibri thalassinus (Swains., 1827)	13	1	25
Colibri coruscans (Gould, 1846)	3	/	12,5
Adelomyia melanogenys (Fras., 1840)	28	3	83,4
Heliodoxa rubinoides (Bourc. & Mulsant, 1846)	10	/	20,8
*Heliodoxa leadbeateri (*Bourc., 1843)	8	3	33,4
Boissonneaua matthewsii (Bourc., 1847)	3	/	12,5
Lafresnaya lafresnayi (Boissonneau, 1840)	2	1	8,4
Coeligena coeligena (Less., 1833)	25	8	83,4
Coeligena torquata (Boissonneau, 1840)	21	5	70,8
Coeligena lutetiae (Delattre & Bourc., 1846)	1	/	4,2
*Ensifera ensifera (*Boissonneau, 1839)	1	/	4,2
*Pterophanes cyanopterus (*Fras., 1840)	2	/	8,4
*Heliangelus amethysticollis (*D'Orb. & Lafr., 1838)	37	/	83,4
Eriocnemis vestitus (Less., 1838)	5	/	12,5
Haplophaedia aureliae (Bourc. & Mulsant, 1846)	13	/	54,2
Urosticte ruficrissa (Lawrence, 1864)	13	2	50
Ocreatus underwoodii peruanus (Gould, 1849)	14	/	58,4
*Metallura tyrianthina (*Loddiges, 1832)	5	/	20,8
*Chalcostigma ruficeps (*Gould, 1846)	2	/	8,4
Chalcostigma herrani (Delattre & Bourc., 1846)	4	/	16,7
Aglaiocercus kingi (Less., 1832)	5	1	16,7
Myrtis fanny (Less., 1838)	1	/	4,1
*Chaetocercus mulsant (*Bourc. 1842)	2	/	8,4
Coerebidae			
Diglossa albilatera Lafr., 1843	20	4	62,5
Diglossa cyanea Lafr., 1840	12	1	50

4.3.1 Schnabellänge und Körpermasse

Die Schäbellängen der Kolibris variierten zwischen 13,2 mm (*Aglaiocercus kingi*) und 110,5 mm (*Ensifera ensifera*). Bei der Zuordnung der Arten zu den von FEINSINGER (1990) erstellten Schnabellängenklassen ergibt sich folgendes Bild: 8

Arten (31%) entfallen auf die Gruppe mit langen Schnäbeln (>28 mm) und 18 Arten (69%) auf die Gruppe mit mittleren und kurzen Schnäbeln (<28 mm). Normalerweise wird die Gruppe der langschnäbligen Kolibris von Arten der Unterfamilie Phaethornithinae beherrscht, wogegen die Gruppe hier nur eine Schattenkolibriart enthält. Insgesamt korrespondieren die Größen der beiden Schnabelklassen mit der vorher dargestellten Verteilung der Kronröhrenlängen. Hinsichtlich der Schnabelform haben lediglich zwei Arten eindeutig gekurvte Schnäbel, *Phaethornis syrmatophorus* und *Eutoxeres aquila*. Bei letzterer Art ist der Schnabel mit 90° extrem nach unten gebogen. Die restlichen Kolibriarten zeigen mehr oder weniger gerade Schnäbel.

Beim Vergleich der Körpermasse stehen *Myrtis fanny* und *Ocreatus underwoodii peruanus* mit 2-3 g der mit 12-15 g schwersten Art *Ensifera ensifera* gegenüber. Der Mittelwert der Körpermasse über alle Arten liegt bei 6,2 g ± 2,5 g. Werden nur die Kolibriarten betrachtet, welche während des gesamten Jahres gesichtet wurden, liegt der mittlere Wert der Körpermasse bei 5,31 g ± 1,39 g. Der Mittelwert der Körpermasse korrigiert sich nach unten, da viele der nur sporadisch im Gebiet vertretenen Arten eine große Körpermasse aufweisen.

4.3.2 Nahrungssuchverhalten

Die Beobachtungen während der Untersuchung zeigten ein flexibles Verhalten der Kolibris bei der Nahrungssuche. Es werden verschieden Strategien genutzt und meist können die Arten keiner der nach Feinsinger & Colwell (1978) beschriebenen schematischen Kategorien eindeutig zugeordnet werden.

Rein territoriale Kolibriarten waren im Untersuchungsgebiet nicht zu finden, sondern nur fakultativ territoriale Arten. Nur während weniger kurzer Zeiträume war das Nektarangebot stellenweise so reichhaltig, daß Territorien errichtet wurden. Beobachtet wurden Nahrungsterritorien an vier Ericaceen und einer Rubiaceae. Alle Ericaceen sind Lehnsträucher, die kurzzeitig sehr viele Blüten hervorbringen. *Psammisia guianensis* und *Orthaea* cf. *abbreviata* wurden durch *Doryfera ludovicae* monopolisiert, und *Cavendishia nobilis* wurde von *Coeligena torquata* verteidigt. Die Kolibriart *Haplophaedia aureliae* installierte ein Territorium an *Thibaudia floribunda*. Zwar wurden die Ressourcen meist erfolgreich von den Territorienhaltern gegen andere Kolibris verteidigt, beim Eindringen von *Diglossa albilatera* jedoch unterlagen die im Körpergrößenvergleich kleineren Kolibris. Teilweise waren die Störungen durch das Eindringen von *Diglossa albilatera* so massiv, daß die Territorien aufgegeben wurden. Lediglich zwei Mal trat der Fall auf, daß Territorien gegen andere Kolibriarten nicht verteidigt werden konnten. Bei *Coeligena torquata* drangen *Doryfera ludovicae* und *Heliodoxa*

leadbearteri in das Territorium ein. Beide Eindringlinge verließen nach kurzer Zeit und vielen Angriffen das Gebiet, beuteten jedoch einen Teil der Ressourcen aus. Insgesamt bestanden die Territorien nicht länger als eine Woche, wobei sich der Abbau eines Territoriums durch immer längere Abwesenheitszeiten der Territorienhalter ankündigte. Der Aufbau eines Territoriums an der Rubiaceae *Palicourea luteonivea* (R3) unterschied sich von dem an Ericaceen dadurch, daß nicht einzelne Pflanzenindividuen monpolisiert wurden, sondern mehrere eng zusammenstehende große Bäume. Diese Art von Territorium ist wegen der räumlichen Größe und schlechteren Übersichtlichkeit schwerer zu verteidigen als eine einzelne Pflanze. Als Territoriumsinhaber traten *Haplophaedia aureliae* und *Colibri thalassinus* auf. Da *Palicourea luteonivea* (R3) bis zu drei Monaten blüht, waren die Territorien hier wesentlich langlebiger. An diesen Territorien traten *Adelomyia melanogenys* und *Ocreatus underwoodii peruanus* als kleine Territorienparasiten in den Randbereichen auf.

Dem Typus des *high-reward trapliner* entsprachen *Eutoxeres aquila*, *Ensifera ensifera* und *Phaethornis syrmatophorus*. *Heliangelus amethysticollis* konnte zeitweise als *low-reward trapliner* an *Elleanthus maculatus* beobachtet werden.

Mit Ausnahme der *high-reward trapliner* sind die meisten Kolibriarten im Untersuchungsgebiet als Generalisten zu bezeichnen, welche zwischen verschiedenen Nahrungssuchstrategien wechseln.

4.3.3 Blütenbesuche

Mittels 508 Beobachtungsstunden an verschiedenen Pflanzenindividuen ist untersucht worden, welche Pflanzenart von welchen Trochilidae oder Coerebidae angeflogen wird. Einen Überblick über die Blütenbesuche der Vögel an den jeweiligen Pflanzenarten geben Tabellen 1, 4 und 6. Für 67 der im Untersuchungsgebiet vorkommenden 72 Pflanzenarten konnten Vogelbesuche dokumentiert werden, für die restlichen fünf werden Vogelbesuche aufgrund ihrer Blütenform und Farbe als hochgradig wahrscheinlich angenommen. Da durch einfache Beobachtung nicht entschieden werden kann, ob Blüten bestäubt werden oder nicht, wird ohne weitere Wertung von Blütenbesuchen gesprochen. Der Nutzen eines Blütenbesuches zeichnet sich für den Vogel durch Nektar- bzw. Nahrungsfindung aus, gleichgültig ob dies durch legales Ausbeuten der Blüte oder Einbruch erreicht wird. Die in den Tabellen 1, 4 und 6 aufgeführten Besuche unterschieden nicht die Art und Weise des Besuches.

Tab. 6: Nutzungsspektrum der Trochilidae
Verwendete Kürzel der Pflanzenarten finden sich in Tab. 1, Kap. 4.2.

Pflanzenart	*Eutoxeres aquila*	*Phaethornis syrmatophorus*	*Doryfera ludovicae*	*Colibris thalassinus*	*Colibri coruscans*	*Adelomyia melanogenys*	*Heliodoxa rubinoides*	*Heliodoxa leadbearteri*	*Boissonneaua matthewsii*	*Lafresnaya lafresnayi*	*Coeligena coeligena*	*Coeligena torquata*	*Coeligena lutaetiae*	*Ensifera ensifera*	*Pterophanes cyanopterus*	*Heliangelus amethysticollis*	*Ericnemis vestitus*	*Haplophaedia aureliae*	*Urosticte ruficrissa*	*Ocreatus underwoodii*	*Metallura tyrianthina*	*Chalcostigma ruficeps*	*Chalcostigma herrani*	*Aglaicercus kingi*	*Myrtis fanny*	*Chaetocercus mulsant*	Nicht identifizierte Kolibriart	Total
A1		x	x			x					x																	4
A6													x		x			x										3
A7						x																						1
B1												x																1
B5																x												1
B7						x										x				x								3
B9											x																	1
B10						x														x								2
B11						x										x												2
B12		x									x	x				x												4
B13						x						x				x												3
B14											x																	1
B16																									x			1
B17						x										x												2
B18												x																1
B22												x				x				x								3
B23				x												x		x						x				4
B24									x																			1
B25						x						x				x												3
B27				x								x				x				x						x		5
B31																											x	1
B32																									x			1
B33						x																						1
B35																											x	1
BO1				x		x	x	x	x															x		x		7
CL1					x							x										x	x		x			5
E2			x			x		x			x								x									5
E3			x			x					x	x	x			x			x	x								8
E8						x					x					x			x									4
E10						x					x		x				x			x								5
E11											x																	1
E13			x	x		x						x				x				x								6
E15			x			x					x					x												4
E16											x					x				x								3
E17																x												1
E21																x												1
G2		x										x																2
G5		x																										1
G6		x				x																						2
G7		x																										1
G8		x																										1
G11		x																										1
Ge1							x																					1

Fortsetzung von Tabelle 6 der vorherigen Seite

	Eutoxeres aquila	*Phaethornis symmatophorus*	*Doryfera ludovicae*	*Colibris thalassinus*	*Colibri coruscans*	*Adelomyia melanogenys*	*Heliodoxa rubinoides*	*Heliodoxa leadbearteri*	*Boissonneaua matthewsii*	*Lafresnaya lafresnayi*	*Coeligena coeligena*	*Coeligena torquata*	*Coeligena lutaetiae*	*Ensifera ensifera*	*Pterophanes cyanopterus*	*Heliangelus amethysticollis*	*Ericnemis vestitus*	*Haplophaedia aureliae*	*Urosticte ruficrissa*	*Ocreatus underwoodii peruanus*	*Metallura tyrianthina*	*Chalcostigma ruficeps*	*Chalcostigma herrani*	*Aglaiocercus kingi*	*Myrtis fanny*	*Chaetocercus mulsant*	Nicht identifizierte Kolibriart	Total
Ge3				x								x				x		x										4
Ge5													x															1
L3			x	x	x	x				x	x	x	x		x	x	x	x								x		13
L10										x							x											2
M1				x																								1
OR4			x	x							x	x				x		x		x								7
OR6																				x								1
OR7																				x								1
OR8																x		x		x								3
OR11																				x								1
OR13																				x								1
OR14																x												1
OR15																x												1
OR21			x	x		x					x					x				x								6
OR28																x				x								2
OR29																											x	1
OR30																											x	1
OR31																				x								1
P1									x		x																	2
R3			x	x		x										x		x	x	x		x		x				9
R5				x		x					x							x		x	x			x				7
R6			x			x										x		x		x		x		x				7
R8						x																						1
R10						x										x		x										3
Total	/	8	10	11	2	24	2	2	3	2	16	14	5	/	2	28	3	10	4	20	1	3	1	5	3	3	4	

Arten der Gattung *Diglossa* sind bekannt für Blüteneinbrüche (Hilty & Brown 1986), und so konnte auch in dieser Untersuchung nur in einem Fall ein sachgerechter Besuch von *Diglossa albilatera* an der Orchidee *Elleathus aurantiacus* Rchb. F. beobachtet werden. Selbst Ericaceen, welche durch ihre stabilen langen Röhrenblüten und einen Antherenring die Nektarkammer schützen, sind gefährdet. Die Röhrenblüten werden von den Coerebidae an der Basis mit dem Hakenschnabel angebohrt und ausgebeutet. Neben den *Diglossa*-Arten führen auch viele Kolibriarten Blüteneinbrüche durch. Einige Kolibriarten nutzen dabei die von Zuckervögeln oder Insekten gefressenen Löcher, um ihrerseits die Blüten in unrechtmäßiger Weise zu nutzen. Zum Beispiel wurden die von *Diglossa albilatera* gefertigten Löcher an *Orthaea* cf. *abbreviata* von *Heliodoxa leadbearteri* und *Urosticte ruficrissa* zum sekundären Blüteneinbruch benutzt. Andere Kolibriarten wie *Adelomyia melanogenys* führen Blüteneinbrüche direkt aus. So gelang es dieser Art an den sehr langen, aber fragilen Blüten von *Columnea strigosa* die

Kronröhre an der Basis zu durchbohren. Teilweise wird mit viel Gewalt vorgegangen und dabei die völlige Zerstörung der Blüte bewirkt. So sprang *Adelomya melanogenys* solange auf einer Musaceenblüte herum, bis diese an der Basis abbrach, um so an den auslaufenden Nektar zu kommen. Legal könnte *Adelomyia melanogenys* mit seinem kurzen geraden Schnabel die gebogene Blüte nicht nutzen.

Das Nutzungsspektrum der Kolibriarten im Untersuchungsgebiet war sehr variabel, es schwankte von 1-28 besuchten Pflanzenarten. Das Mittel liegt bei 8 ± 7,6 besuchten Pflanzen je Kolibriart. Die Arten *Eutoxeres aquila* und *Ensifera ensifera* sind in diese Betrachtung nicht mit einbezogen, da im Transektbereich Blütenbesuche durch diese Arten nicht beobachtet wurden. *Eutoxeres aquila* wurde beim Besuch von *Centropogon granulosus* C. PRESL. gesehen. Diese Lobelie, mit ihrer um fast 90° gebogene Blüte, wurde in der unmittelbaren Nähe des Transektes gefunden. Für *Ensifera ensifera* werden Besuche bei den in der nähren Umgebung gefundenen Pflanzenarten *Passiflora cumbalensis* HARMS. und *Datura stramonium* L. aufgrund der Kronenform und Blütenlänge als wahrscheinlich betrachtet. Betrachtet man ausschließlich die regelmäßig im Wald anzutreffenden Kolibriarten, erhöht sich der Durchschnittswert an aufgesuchten Pflanzenarten mit 15,8 ± 8 auf das Doppelte. Die 8 regelmäßig im Untersuchungsgebiet gesichteten Kolibriarten nutzten 74% aller im Gebiet gefundenen kolibribesuchten Pflanzenarten. Allein *Heliangelus amethysticollis* deckt mit dem Maximum von 28 besuchten Arten 39% ab. Bei der Kategorie der nur sporadisch/ unregelmässig im Gebiet auftretenden Kolibriarten ist die Anzahl der durchschnittlich besuchten Pflanzen wesentlich geringer, sie liegt bei 3,5 ± 2,6 Pflanzen pro Kolibriart. Zwar wirkt dieser Wert vergleichsweise niedrig, jedoch sollte beachtet werden, daß die Gruppe der sporadisch vorkommenden Kolibriarten immerhin knapp 45% aller im Gebiet gefundenen kolibribesuchten Pflanzenarten besucht. Grund für diesen hohen Anteil ist sicherlich, daß die Artenzahl dieser Gruppe doppelt so hoch ist, wie die der regelmäßig im Gebiet beobachteten Kolibriarten. Weiterhin finden sich unter diesen Spezialisten, wie z.B. *Phaethornis syrmatophorus*, welche mehrere Pflanzenarten mit geringen Abundanzen nutzen, die aufgrund ihrer Form oder Größe für andere Kolibriarten nur schwer oder nicht zugänglich sind.

4.4 Zeitliche Dynamik des Ressourcenangebots

Wie schon die Korrelation zwischen der Anzahl der blühenden Arten und den Niederschlagsmengen vermuten läßt, zeigt das Angebot an kolibribesuchten Pflan-

zen im Untersuchungsgebiet Schwankungen im zeitlichen Verlauf. Obwohl sich signifikante, teils sogar hochsignifikante positive Korrelationen zwischen Artenzahl, Individuenzahl, Anzahl der offenen Blüten und Energieangebot (Tab.7) finden, korreliert keiner dieser Parameter (außer der Artenzahl) mit dem gemessenen Freilandniederschlag.

Tab. 7: Anzahl der Arten, Individuen, Blüten und Energiemengen im Jahresverlauf. FN = Freilandniederschlag (FN-Daten zur Verfügung gestellt von W. Wilcke, S. Yasin und W. Zech)

Kontrolle	Arten	Individuen	Blüten	Nektar (kJ/ha/t)	FN (mm)
Okt 1	19	174	2069	57,73	47,18
Okt 2	19	212	1507	42,44	85,34
Nov 1	22	222	2343	61,73	44,76
Nov 2	21	206	1321	45,45	75,63
Dez 1	19	175	1075	29,38	0
Dez 2	22	178	719	25,08	162,92
Jan 1	19	220	396	22,71	27,67
Jan 2	18	285	764	42,13	196,8
Feb 1	20	344	633	26,41	54,27
Feb 2	17	484	1175	57,65	85,34
Mar 1	23	540	1220	67,59	71,07
Mar 2	23	530	1937	101,78	125,63
Apr 1	28	1055	9028	461,53	183,2
Apr 2	29	456	1719	101,38	233,3
Mai 1	24	258	767	40,2	160,29
Mai 2	28	389	940	45,7	159,42
Jun 1	23	425	1609	46,96	186,89
Jun 2	25	572	2472	89,71	85,34
Jul 1	28	467	2409	80,57	92,23
Jul 2	28	397	1733	64,35	146,21
Aug 1	24	353	1985	61,85	95,63
Aug 2	23	277	2434	65,43	77,38
Sep 1	22	399	5463	131,04	44,66
Sep 2	26	449	7519	191,23	78,83

Korrelationen	**Spearman R**	**p-Level**
Arten-/Individuenzahlen	0,555	< 0,01
Arten-/Blütenzahlen	0,469	< 0,05
Artenzahlen/Energiewerte	0,585	< 0,01
Artenzahlen/FN	0,483	< 0,05
Blüten-/Individuenzahlen	0,935	< 0,001
Blütenzahlen/Energiewerte	0,439	< 0,05
Blütenzahlen/FN	-0,047	n.s.
Individuenzahlen/Energiewerte	0,67	< 0,001
Individuenzahlen/FN	0,352	n.s.
Energiewerte/FN	0,126	n.s.

Abbildung 17 zeigt die Veränderungen innerhalb eines Jahres, dargestellt anhand der Anzahl der blühenden Arten, Anzahl der blühenden Individuen, Anzahl der offenen Blüten und des Energieangebotes. Bei den Schwankungen finden sich, entsprechend der gewählten Analyseebene, unterschiedliche Ausprägungen. Die Anzahl der blühenden Arten variiert um das 1,7-fache, zwischen 17 und 29 im Jahresverlauf. Das Angebot divergiert bei den Individuen um das 6-fache, bei den offenen Blüten um das 22-fache und bei der daraus resultierenden Energieproduktion um das 20-fache. Klar ist ein ausgeprägter Blühpeak in der ersten Hälfte des Aprils zu erkennen, mit einem Maximum von 28 gleichzeitig blühenden Arten, welche sich auf 1055 Individuen verteilen, mit insgesamt 9028 offenen Blüten und einem Gesamtnektarangebot von 461,53 kJ/ha x t. Im Gegensatz zum Blühmaximum läßt sich der Zeitpunkt für ein Minimum im Angebot nicht einfach festlegen. Ausgehend von den offenen Blüten (396) und dem Gesamtnektarangebot (22,71 kJ/ha x t) liegt das Minimum im Januar. Auf der Analyseebene der Individuenzahl liegt das Minimum dagegen in der ersten Hälfte des Oktobers und bei Betrachtung der Artenzahl in der zweiten Hälfte des Februar. Bedenkt man aber, daß für die Trochilidae die offenen Blüten und der damit angeboten Nektar ausschlaggebend sind, ist das Ressourcenminimum der ersten Hälfte des Januar zuzurechnen. Schon beim Versuch der zeitlichen Bestimmung des Blühmaximum und -minimum ist zu ersehen, welchen Einfluß die gewählte Betrachtungsebene auf die Analyse hat (Abb.17 und Tab.7). Im Mittel blühen 23 (± 3,5) Arten verteilt auf 378 (±191,4) Individuen, welche durchschnittlich 2219 (± 2134,7) offene Blüten anbieten und ein Energieangebot von 81,67 (±89,29) kJ/ha x t zur Verfügung stellen.

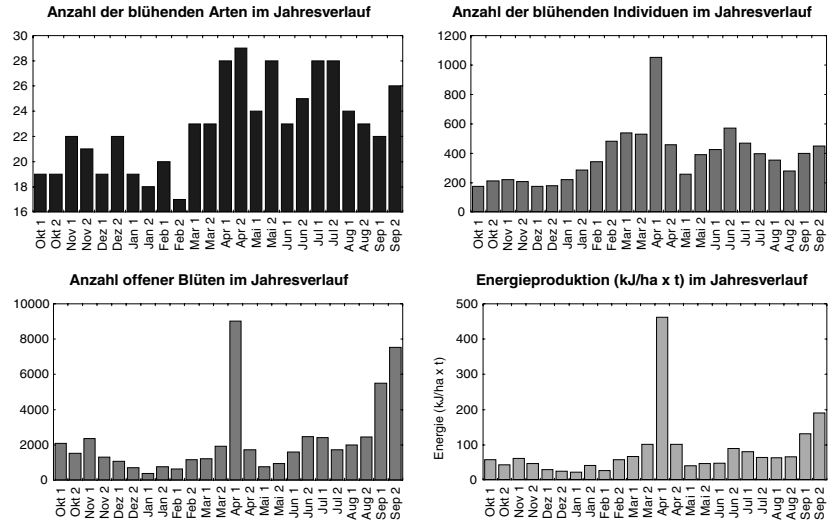


Abb. 17: Zeitlicher Veränderung der Ressourcen, auf der Ebene der gleichzeitig blühenden Arten, Individuen, offenen Blüten und dem daraus resultierenden Energieangebot (kJ/ha x t).

Bei eingehender Betrachtung des Blühmaximums in der ersten Hälfte des Aprils ist zu ersehen, daß die blühenden Pflanzenindividuen, die offenen Blüten und der Analyseebene der Individuen zeigt sich eine klare Dominanz von zwei Pflanzenarten, *Elleanthus maculatus* (OR4) und *Tillandsia confinis* (B12). Beide Arten hatten im April ihre Hauptblühphase, in welcher über 80% ihrer Individuen in Blüte gefunden wurden (Abb. 18). Gemeinsam stellen die beiden Pflanzenarten während des Blühmaximums 62% der blühend vorgefundenen Gesamtindividuen (38% *Elleanthus maculatus*; 24% *Tillandsia confinis*). Der Eindruck verändert sich auf der Betrachtungsebene der offenen Blüten – hier tritt eine dritte Art hervor. Dieser dritte Art ist die Ericacee *Orthaea* cf. *abbreviata*, welche trotz geringer Individuenzahl große Blütenmengen hervorbringt. Zusammen stellen die drei Arten 85% der Gesamtblütenzahl (*Elleanthus maculatus* 56%, *Orthaea* cf. *abbreviata* 17% und *Tillandsia confinis* 12%). Das Bild verändert sich noch einmal deutlich bei der Betrachtung des Nektarangebotes, dargestellt anhand der Energieproduktion aller Blüten einer Art pro Hektar und Tag. Die Gentianacee *Macrocarpaea harlingii* tritt hervor, welche mit wenigen Individuen und Blüten sehr große Nektarmengen sezerniert. *Elleanthus maculatus*, *Orthaea* cf. *abbreviata*, *Tillandsia confinis* und *Macrocarpaea harlingii* lieferten in der ersten Hälfte des April 92% des Energieangebotes von kolibribesuchten Pflanzenarten eines Hektar Bergregenwaldes. Die Nektarproduktion der Ericacee übertraf

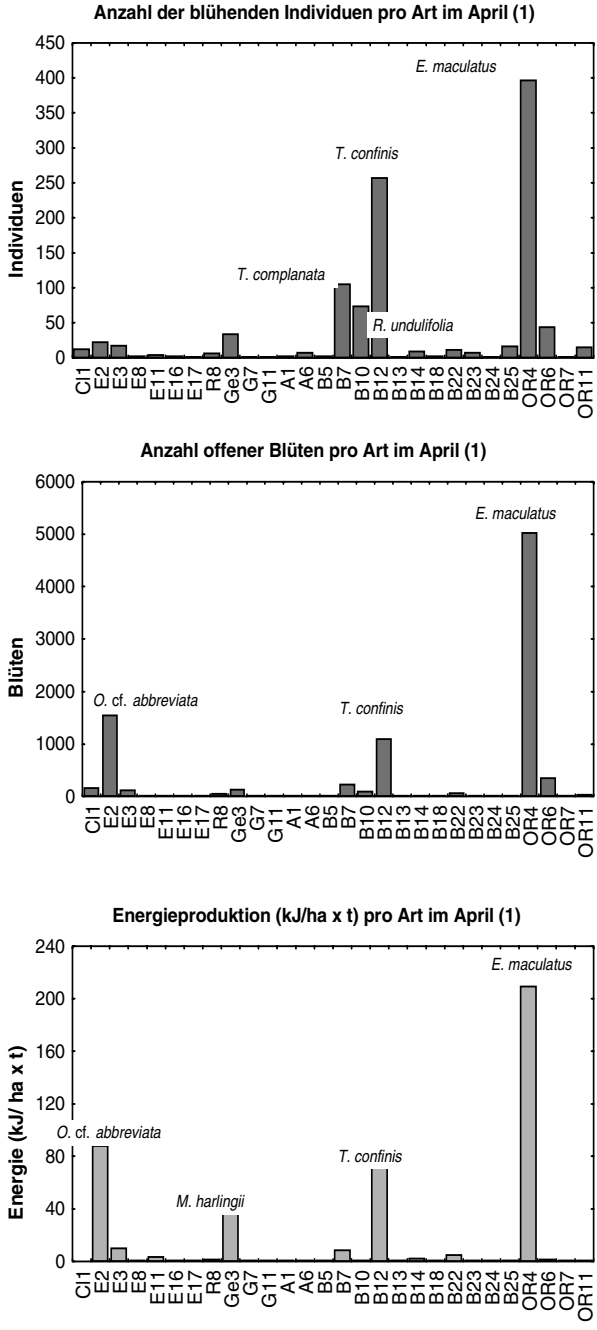
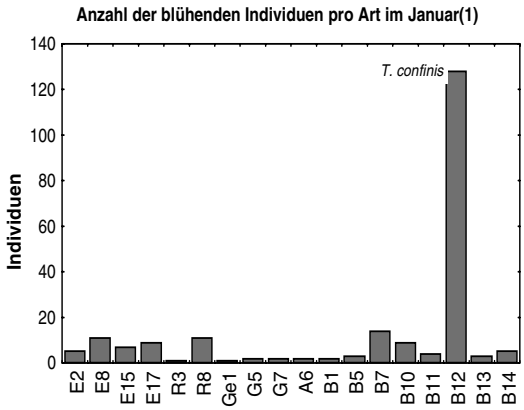
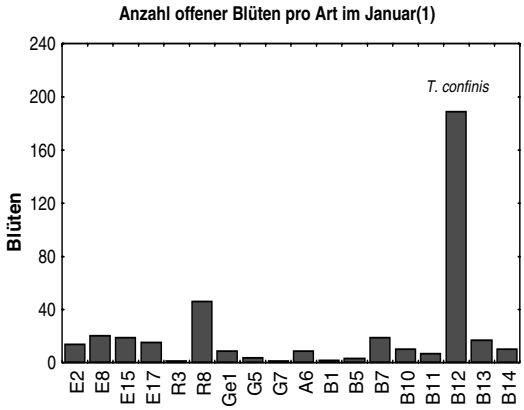


Abb. 18: Angebot an gleichzeitig blühenden Individuen, offenen Blüten und Energieressourcen jeder Art in der ersten April-Hälfte.





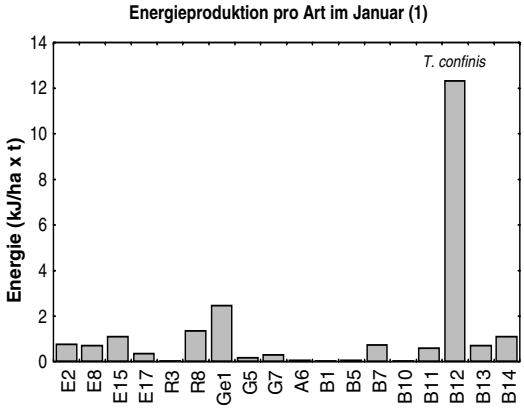


Abb.19: Angebot an gleichzeitig blühenden Individuen, offenen Blüten und Energieressourcen jeder Art in der ersten Januar-Hälfte

dabei die Produktion der Bromelie, obwohl sie mit wesentlich weniger Individuen vertreten ist.

Bei der Untersuchung des Blühminimums im Januar dominiert lediglich eine Art, *Tillandsia confinis*, die Ressourcenlandschaft, sowohl auf dem Niveau der blühenden Individuen, der offenen Blüten und der Energieproduktion (Abb. 19). Jedoch sollte beachtet werden, daß das Gesamtnektarangebot um das 20fache geringer ist als während des Blühmaximums und *Tillandsia confinis* sich zu diesem Zeitpunkt nicht in der Hauptblühphase befindet.

4.4.1 Zusammensetzung des Energieangebotes

Unabhängig von der Höhe des jeweiligen Gesamtnektarangebotes wird ein Großteil der Energieressourcen von einigen wenigen kolibribesuchten Pflanzenarten geliefert, hier beispielhaft dargestellt anhand des Monats April (Abb. 20). Dieses Muster ist durchgehend im gesamten Untersuchungsjahr zu beobachten. Meist bestimmen 1-4 Pflanzenarten das Nektarangebot (Abb. 21). Als ausschlaggebend für die verfügbaren Energieressourcen werden Pflanzenarten angesehen, welche mindestens einmal mit einem Anteil von mehr als 10% am Nektarangebot beteiligt waren. Von den 72 kolibribesuchten Pflanzenarten entsprachen lediglich 13 Arten diesem Kriterium. Der Hauptteil der gefundenen Pflanzenarten, über 82%, überschritt nie die Grenze von 10% am Gesamtenergieangebot.

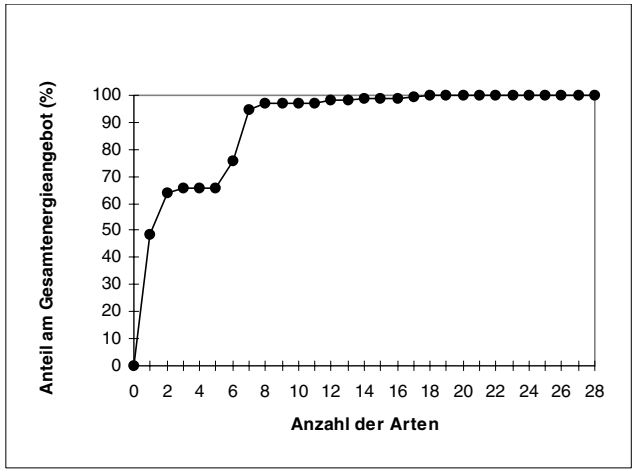


Abb. 20: Zusammensetzung des Energieangebotes am Beispiel des Monats April. Dargestellt ist der relativer Anteil der Arten am Energieangebot.

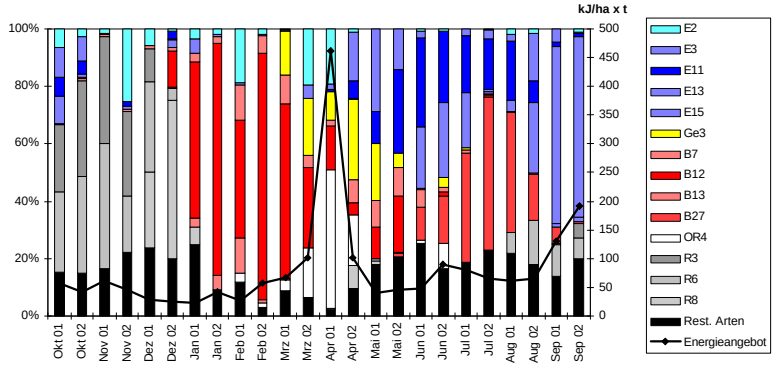


Abb. 21: Relativer Anteil der Arten am Energieangebot. Es sind nur Arten einzeln aufgeführt, welche mit mehr als 10% am jeweiligen Energieangebot beteiligt waren. Arten, welche diesem Kriterium nicht entsprachen, sind in der Klasse „Rest. Arten" zusammengefaßt. Die verwendeten Kürzel für die Pflanzenarten sind in Tabelle 1, Kapitel 4.2 aufgeführt. Auf der Sekundärachse ist zum Vergleich das Gesamtenergieangebot in kJ/ha x t aufgetragen.

Obwohl sich die Ressourcenlandschaft immer wieder stark verändert, können 13 Arten, aus drei Familien, vertreten durch drei Lebensformentypen, als grundlegend für das Energieangebot betrachtet werden (Abb. 21/22 und 23). Von Anfang Oktober bis Ende Dezember dominieren die Rubiaceen das Nektarangebot, nur kurzzeitig unterstützt durch einen Blühpeak von *Orthaea* cf. *abbreviata* (Ericaceae; E2) in der zweiten Hälfte des November. Die drei Rubiaceenarten sind Unterwuchsbäume, d.h. es dominieren in diesem Zeitraum die Phanerophyten, mit 5-10 m Höhe, wodurch das Angebot auf die untere Baumschicht konzentriert ist. Ab Januar bis Ende März werden die Rubiaceen von den Bromelien abgelöst. Teilweise liefert lediglich eine Bromelie, *Tillandsia confinis* (B12), den Hauptteil der Energie, zweimal unterstützt durch einen Blühpeak von *Orthaea* cf. *abbreviata* (E2). In diesem Zeitraum dominieren die Epiphyten. Da diese in allen Waldschichten zu finden sind, verteilt sich die Nektarressource auf einem größeren Raum. Der April ist geprägt durch ein Blühmaximum, verursacht durch die Orchidee *Elleanthus maculatus*, welche als Epiphyt in allen Schichten wächst. Von Mai bis Anfang Juli wird das Nektarangebot von zwei Ericaceen dominiert, *Semiramisia speciosa* (E11) und *Psammisia guianensis* (E15), unterlegt von der abblühenden *Tillandsia confinis* (Bromeliaceae; B12) und der aufkommenden *Vriesea appendiculata* (Bromeliaceae; B27). Während *Semiramisia speciosa* (E11) nur wenige, aber sehr nektarreiche Blüten hervorbringt, blüht

Psammisia guianensis (E15) blütenreich mit wenigen Individuen. Juli bis August ist eine Phase in welcher Ericaceen und Bromelien wechselweise das Energieangebot bestimmen. Im gesamten Zeitraum sind die Lebensformen Epiphyten und Phanerophyten (Strauch) dominierend. Im September liegt der Blühbeginn der Ericaceae *Thibaudia floribunda* (E13), welche das Grundangebot teilweise um bis zu 40% anhebt. Hierdurch wird die Bedeutung anderer Ericaceen und Bromelien für das Nektarangebot reduziert und die Dominanz der Lebensform Phanerophyten (Strauch) verstärkt. Bei *Thibaudia floribunda* (E13) handelt es sich um einen Lehnstrauch, welcher Höhen bis zu 5 m erreicht und sehr viele kauliflore Blüten hervorbringt. Gegen Ende des Untersuchungszeitraumes beginnen die Rubiaceen mit einer erneuten Blühphase.

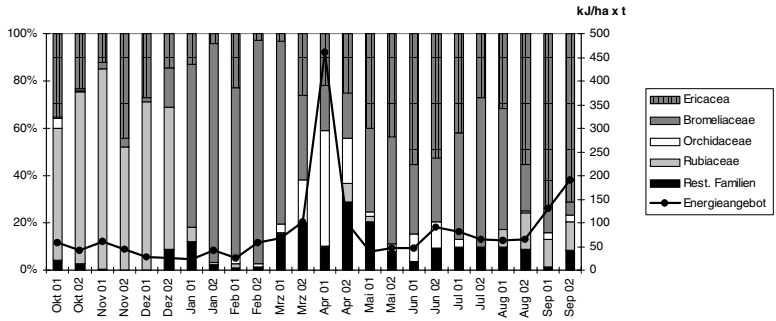


Abb. 22: Relativer Anteil der Familien am Energieangebot. Es wurden nur Familien mit einem Mindestanteil von über 10% am jeweiligen Energieangebot einzeln aufgeführt – die restlichen Familien wurden unter der Rubrik „Rest. Familien" zusammengefaßt. Auf der Sekundärachse ist zum Vergleich das Gesamtenergieangebot (kJ/ha x t) aufgetragen.

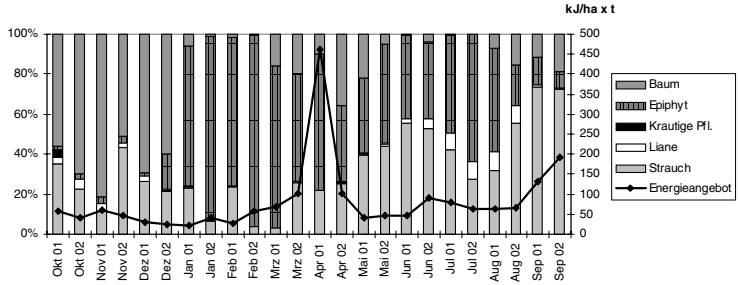


Abb. 23: Relativer Anteil der Lebensformen am Energieangebot. Auf der Sekundärachse ist das Gesamtenergieangebot (kJ/ha x t) zum Vergleich aufgetragen.

4.4.2 Beteiligung der Pflanzenarten am Energieangebot

Bei der Betrachtung der zeitlichen Dynamik des von kolibribesuchten Pflanzen gestellten Nektarangebotes stellt sich nach der Zusammensetzung des Angebotes die Frage nach der Beteiligung der einzelnen Pflanzenarten an der Ressourcenlandschaft im Jahresverlauf. Die Beteiligung am Nektarangebot kann sowohl unter einem zeitlichen Aspekt, als auch unter einem quantitativen Gesichtspunkt betrachtet werden. Pflanzenarten wurden als beständig in der Nektarressource betrachtet, wenn sie entweder während eines Drittel des Untersuchungsjahres (8 Kontrollen) einen Teil zum Gesamtnektarangebot beitrugen oder zu einem Zeitpunkt über 10% des jeweiligen Energieangebotes lieferten. Die Mehrheit der gefundenen kolibribesuchten Pflanzenarten (63%) erfüllt diese Kriterien zur Beständigkeit nicht. Die 27 Arten welche den Kriterien entsprechen, sind in Tabelle 8 aufgeführt, sie verteilen sich auf 6 Familien, mit Schwerpunkt auf den Familien Bromeliaceae und Ericaceae.

Tab. 8: Beteiligung der Pflanzenarten am Gesamtnektarangebot. Von den gefunden Pflanzenarten sind nur diejenigen in der Tabelle aufgeführt, welche entweder zu einem Drittel des Untersuchungsjahres (8 Kontrollen) einen Teil des Nektarangebotes lieferten oder zu einem Zeitpunkt mit über 10% am jeweiligen Nektarangebot beteiligt waren. Gesamt = Beteiligung der Arten am Nektarangebot während 24 Kontrollen im Jahresverlauf. Die Kürzel der Pflanzennamen finden sich in Kapitel 4.2, Tabelle 1.

		Beteiligungen am Nektarangebot mit über							
Art	**Gesamt**	**10%**	**20%**	**30%**	**40%**	**50%**	**60%**	**70%**	**80%**
B7	23	1							
E2	20	4	2						
B1	20								
E16	19								
B5	19								
A6	17								
E3	16	4	1						
E11	16	7	4	1					
E15	16	3	2						
E8	14								
B1	13								
B12	13	10	6	5	5	4	3	2	2
B22	13								
B25	12								
R6	12	7	4	3	1				
E13	11	3	3	2	2	2	2		
B23	11								
R3	10	5	4	2					
Ge3	9	4	1						
OR4	9	3	1	1	1				
E10	9								
OR7	9								
B13	8	1							
B14	8								
OR11	8								
B27	8	6	3	3	2	1			
R8	6	2	2	1	1	1			

Die in Tabelle 8 aufgeführten Arten lassen zwei grundlegende Angebotsmuster in ihrer Beteiligung am Ressourcenangebot erkennen. Die Muster unterscheiden sich hauptsächlich in der Betonung der Dauer oder der Höhe der Beteiligung am Energieangebot. Das erste Angebotsmuster, welchem 13 der 27 Arten

entsprechen, gewichtet die zeitliche Beständigkeit am Energieangebot. Arten, welche diesem Angebotsmuster entsprechen, sind zwar zu mindestens einem Drittel des Jahres am Nektarangebot beteiligt, überschreitet jedoch nie einen Anteil von 10% des jeweiligen Energieangebotes. Die restlichen 14 Arten können dem zweiten Angebotsmuster zugeordnet werden, daß neben der zeitlichen Komponente auch eine Beteiligung über 10% am Nektarangebot zeigt. Aufgrund der Höhe der Beteiligung lassen sich bei diesem Angebotsmuster nochmals zwei Gruppen unterscheiden. Bei der ersten Gruppe findet sich nur eine kurzzeitige Beteiligung von über 10% am Nektarangebot – meist sind dies Arten, welche wie z.B. *Elleanthus maculatus* (OR4) oder *Orthaea* cf. *abbreviata* (E2) kurzzeitig mit sehr vielen Individuen oder Blüten auftreten. Es kann sich aber auch um Arten handeln, mit mittleren bis wenigen Blüten und Individuen, welche aufgrund eines allgemeinen Rückgangs des Energieangebotes plötzlich in eine gewichtigere Position gehoben werden. Die zweite Gruppe ist geprägt durch eine langfristige Beteiligung mit über 10% am Nektarangebot. Pflanzenarten dieser Gruppe stellen mindestens während der Hälfte ihrer gesamten Blühzeit einen Anteil von über 10% am Gesamtnektarangebot. Dieser Gruppe gehören 4 Arten aus den Familien der Bromeliaceen und Rubiaceen an, welche lange Blühperioden mit hohen Individuenzahlen aufweisen. Auffallend in dieser Gruppe ist *Tillandsia confinis* (B12), welche zu einem Viertel ihrer Blühperiode mit über 30% am Energieangebot beteiligt ist und teilweise sogar einen Anteil von über 80% des Gesamtnektarangebotes erbringt.

4.4.3 Farbausprägung

Nach allgemeiner Annahme, bevorzugen Kolibris die Farbe Rot bei der Nahrungssuche. Rote Blüten, Blütenstände oder Hochblätter besitzen 50% der kolibribesuchten Pflanzenarten im Untersuchungsgebiet (s. Tab. 1, Kapitel 4.2.). Aus diesem Grund wäre anzunehmen, daß Rot das gesamte Jahr in der Farbpalette der Blüten präsent ist, wahrscheinlich sogar in dominanter Ausprägung. Abbildung 24 zeigt den zeitlichen Verlauf der gefundenen Farbklassen, erstellt auf der Basis der Anzahl der offenen Blüten. Rot ist während der gesamten Untersuchungszeit im Farbenspektrum des Blütenangebotes vertreten, jedoch mit stark variierendem Anteil.

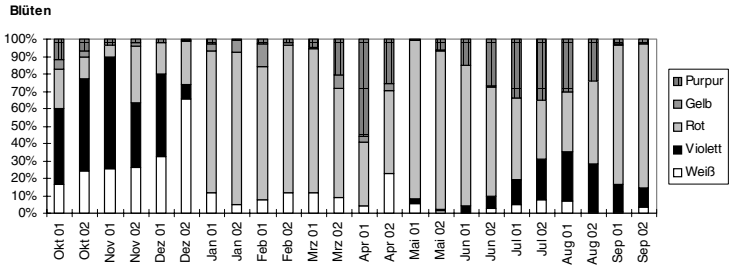


Abb. 24: Verteilung der Blütenfarben auf das Gesamtblütenangebot.

Deutlich ist ein starker Rückgang von Rot im Farbenspektrum von Oktober bis Dezember zu beobachten, in diesem Zeitraum überwiegen die Farben Weiß und Violett. Zurückzuführen ist die Veränderung im Farbenspektrum auf die Hauptblühphase der Rubiaceen, welche als Unterwuchsbäume während dieser drei Monate das Blütenangebot bestimmen.

4.5 Räumliche Verteilung der kolibribesuchten Pflanzen

Aufgrund der verschiedenen Struktureinheiten, welche für die Untersuchungsfläche in Kapitel 4 beschrieben wurde, ist anzunehmen, daß die kolibribesuchten Pflanzen nicht gleichmäßig über die Transektfläche verteilt sind. Vielmehr ist anzunehmen, daß das Vorkommen und die Häufigkeit der Pflanzen an einzelne Struktureinheiten gebunden sind. Dies sollte mittels α- unad β-Diversität untersucht werden.

4.5.1 α- und β-Diversität der Vegetationseinheiten

Die α-Diversität der Vegetationseinheiten wurde nach William´s α kalkuliert. Berechnet wurde die α- Diversiät jeweils für 1300 m² jeder der 6 Struktureinheiten, welche im Laufe des Untersuchungsjahres 24 mal kontrolliert wurden. Alle Struktureinheiten zeigen eine ähnlich hohe α-Diversität (Abb. 25). Lediglich die Struktureinheit „Melastomataceen Wald mit vielen Bodenbromelien" unterscheidet sich in ihrer α-Diversität geringfügig von den Struktureinheiten „Schluchtwald" und „Melastomataceen-Wald". Die einzelnen Werte der α-Diversität wurden einem Chi-Quadrat-Test unterzogen, um die erwartete Häufigkeitsverteilung der Arten des mathematischen William´s α Modell mit der realen Häufigkeitsverteilung zu vergleichen. Es konnten keine signifikanten

Unterschiede gefunden werden. Einen Überblick über die genauen α-Werte und das Ergebnis der Signifikanztests gibt Tabelle 9.

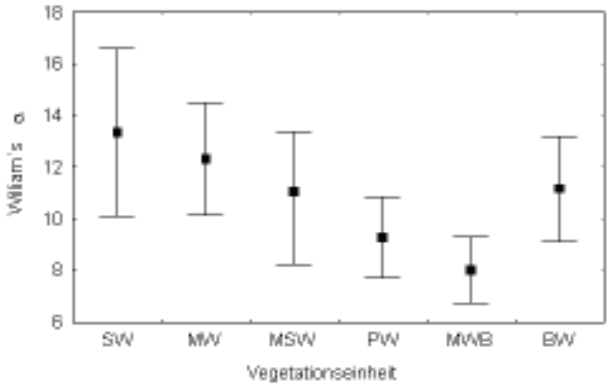


Abb. 25: William's α (± 95% Vertrauensintervall) für die verschiedenen Struktureinheiten. SW = Schluchtwald; MSW = Mesophyller Schluchtwald; MW (B)= Melastomataceen-Wald (mit vielen Bodenbromelien); PW = Palmen-Bergregenwald; BW = Bambus-Bergwald.

Tab. 9: Werte für William´s α (± 95% Vertrauensintervall, CI). Ergebnisse des Chi-Quadrat-Tests zum Vergleich der erwarteten Häufigkeitsverteilung der Arten nach William´s a und der beobachteten Häufigkeitsverteilung. Angaben zu den Arten- und Individuenzahlen beziehen sich auf einen Flächenausschnitt von je 1300 m² der entsprechenden Struktureinheit. SW = Schluchtwald; MSW = Mesophyller Schluchtwald; MW (B)= Melastomataceen-Wald (mit vielen Bodenbromelien); PW = Palmen-Bergregenwald; BW = Bambus-Bergwald.

	SW	MSW	MW	PW	MWB	BW
Artenzahl	35	30	43	38	36	40
Individuenzahl	170	156	391	548	707	390
William´s α ± 95% CI	13,34 ± 3,24	11,04 ± 2,82	12,32 ± 2,19	9,27 ± 1,56	8,01 ± 1,3	11,16 ± 2,02
var α	2,733	2,075	1,258	0,64	0,442	1,069
Chi-Quadrat	2,608	4,37	6,499	10,225	8,096	11,117
p-Level	0,856	0,626	0,369	0,115	0,231	0,08

Beim Vergleich der Artenzusammensetzung der einzelnen Struktureinheiten wurde als Maß für die β-Diversität der SPATZ-Index gewählt. Tabelle 10 gibt im Überblick die resultierenden Werte beim Vergleich der 6 Struktureinheiten wieder. Die geringsten Gemeinsamkeiten in der Artenzusammensetzung zeigen sich zwischen dem „Melastomataceen-Wald mit vielen Bodenbromelien“ und den Einheiten „Schluchtwald“ und „Mesophyller Schluchtwald“. Auch gegenüber den restlichen Struktureinheiten zeigen „Schluchtwald“ und „Mesophyller Schluchtwald“ kaum Gemeinsamkeiten. Die größte Ähnlichkeit findet sich zwischen dem Palmen-Bergregenwald und dem „Melastomataceen-Wald”, sowie zwischen dem „Melastomataceen-Wald mit vielen Bodenbromelien“ und dem „Palmen-Bergregenwald“. Der Bambus-Bergwald zeigt gegenüber den Einheiten PW, MW und MWB ein ähnliches Maß an Gemeinsamkeiten mit Werten für den SPATZ-Index zwischen 30-42. Für einen besseren Überblick beim Vergleich der einzelnen SPATZ-Koeffizienten wurden diese mittels Multidimensionaler Skalierung (MDS) graphisch dargestellt (Abb. 26).

Tab. 10: SPATZ-Koeffizienten der 6 Struktureinheiten (nach Rang sortiert). SW = Schluchtwald; MSW = Mesophyller Schluchtwald; MW (B)= Melastomataceen-Wald (mit vielen Boden-bromelien); PW = Palmen-Bergregenwald; BW = Bambus-Bergwald.

Verglichene Struktureinheiten	IS_{SP}
MSW/MWB	8,37
SW/MWB	8,74
MW/MSW	14,24
PW/MSW	14,39
SW/PW	17,3
B/MSW	18,13
SW/MW	18,25
B/MWB	30,4
SW/B	33,03
SW/MSW	36,14
MW/MWB	39,54
MW/B	41,77
PW/B	42,85
PW/MWB	43,96
MW/PW	44,4

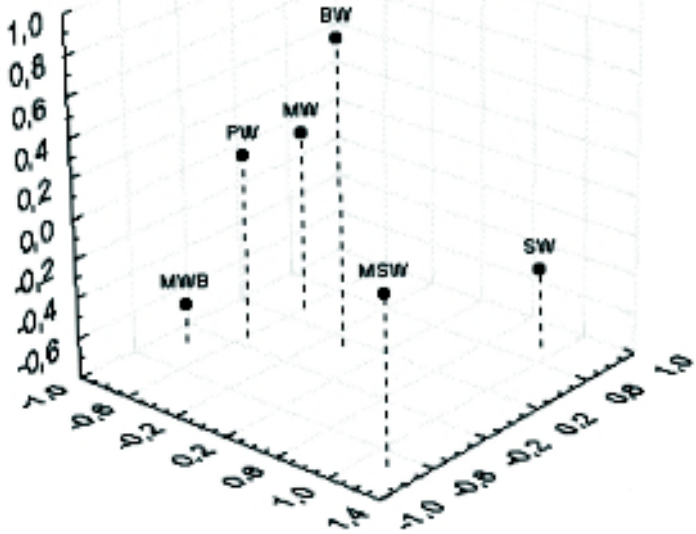


Abb. 26: Dreidimensionale Darstellung der SPATZ-Koeffizienten mittels MDS, Anzahl der Dimensionen: 3; Startkonfiguration Guttman-Lingoer; Stress = 0. SW = Schluchtwald; MSW = Mesophyller Schluchtwald; MW (B) = Melastomataceen-Wald (mit vielen Bodenbromelien); PW = Palmen-Bergregenwald; BW = Bambus-Bergwald.

4.5.2 Diskriminanzanalyse - Unterscheidung der Struktureinheiten aufgrund der Artenzusammensetzung kolibribesuchter Pflanzenarten

Ein Wert zur Beurteilung der Qualität der Gesamtauftrennung der einzelnen Gruppen durch die Diskriminanzanalyse ist Wilks´ Lambda. Mit einem Wert von ca. 0,002 für das Gesamtmodell läßt dieser auf eine gute Trennung der sechs verschiedenen Strukturgruppen voneinander schließen (Tab. 11). Der Partielle Wilks´ Lambda Wert verdeutlicht, daß die Arten *Guzmania paniculata* (B25), *Elleanthus maculatus* (OR4), *Tillandsia* spec. (B5), *Tillandsia confinis* (B12) und *Palicourea luteonivea* (R3) den größten Anteil bei der Auftrennung der Gruppen haben. Hingegen kommt den Arten *Maxillaria aurea* (OR6), *Guzmania* aff. *killipiana* (B33) und *Elleanthus* spec. (OR21) der geringste Anteil an der Diskriminierung der Gruppen zu.

Eine Übersicht der Durchschnittswerte der kanonischen Variablen (Tab. 12) zeigt, daß durch den Diskriminanzfaktor 1 (DF1) eine klare Trennung der Strukturgruppen „Melastomataceen-Wald mit vielen Bodenbromelien“ und „Palmen-Bergregenwald“ von den Strukturgruppen „Mesophyller Schluchtwald“ und „Schluchtwald”, sowie vom „Melastomataceen-Wald“ erfolgt. Dagegen gliedert der Diskriminanzfaktor 2 (DF 2) stärker den „Bambus-Bergwald“ von allen anderen Gruppen ab. Diskriminanzfaktor 3 (DF 3) ist verantwortlich für eine Trennung des „Palmen-Bergregenwaldes“ von den restlichen Gruppen, während Diskriminanzfaktor 4 (DF 4) den „Melastomataceen-Wald“ von den andern Gruppen separiert. Erst mit dem letzten Diskriminanzfaktor 5 (DF 5) findet eine Aufteilung des „Mesophyllen Schluchtwaldes“ vom „Schluchtwald“ statt.

Tab. 11 (folgende Seite): Statistische Kenngrößen der Diskriminanzanalyse. Als Merkmale wurden die absoluten Frequenzen von 42 kolibribesuchten Pflanzenartenarten in 100 Subplots verwendet (Wilks´ Lambda 0,002 ; approx. F (210,268) = 3,173; $p < 0,001$). Grau unterlegt sind die kolibribesuchten Pflanzenarten, welche den größten diskriminatorischen Anteil am Gesamtmodell haben. p-Level = Signifikanzlevel, Toler. = Toleranzwert. Die verwendeten Kürzel der Pflanzenarten sind in Tabelle 1, Kap. 4.2 angegeben.

Merkmale	Wilks´ Lambda	Partial Lambda	F-Wert	p-level	Toler.	1-Toler. (R-Quad.)
CL1	0,00233	0,87305	1,54138	0,19289	0,42919	0,57081
E2	0,00225	0,90282	1,14094	0,35049	0,66068	0,33932
E3	0,00229	0,88979	1,31288	0,27273	0,57601	0,42399
E8	0,00239	0,85283	1,82921	0,12296	0,40601	0,59399
E10	0,00222	0,91711	0,95816	0,45177	0,46579	0,53421
E11	0,00224	0,90659	1,09214	0,37562	0,43515	0,56485
E13	0,00241	0,84327	1,97013	0,09825	0,57905	0,42095
E15	0,00226	0,90148	1,15846	0,34181	0,54758	0,45242
E16	0,00236	0,86184	1,69933	0,15089	0,57635	0,42365
E17	0,00225	0,90517	1,11049	0,36601	0,51226	0,48774
R3	0,00275	0,74111	3,70296	0,00601	0,35695	0,64305
R6	0,00212	0,96099	0,43033	0,82545	0,50589	0,49411
R8	0,00221	0,92275	0,88736	0,49619	0,50972	0,49028
R10	0,00219	0,93101	0,78544	0,56478	0,31027	0,68973
GE3	0,00234	0,87054	1,57639	0,18275	0,51259	0,48741
GE5	0,00215	0,94793	0,58221	0,71341	0,68816	0,31184
A6	0,00226	0,90019	1,17527	0,33364	0,26055	0,73945
A7	0,00271	0,74991	3,53506	0,00785	0,42378	0,57622
B1	0,00209	0,97308	0,29322	0,91461	0,60656	0,39344
B5	0,00313	0,64905	5,73165	0,00027	0,68439	0,31561
B7	0,00247	0,82294	2,28069	0,05962	0,42545	0,57455
B10	0,00235	0,86512	1,65266	0,16232	0,43428	0,56572
B11	0,00239	0,84914	1,88321	0,11285	0,49557	0,50443
B12	0,00297	0,68408	4,89516	0,00094	0,34674	0,65326
B13	0,00221	0,91856	0,93985	0,46299	0,36225	0,63775
B14	0,00247	0,82506	2,24757	0,06289	0,56543	0,43457
B16	0,00221	0,92088	0,91073	0,48122	0,63615	0,36385
B18	0,00243	0,83754	2,05612	0,08561	0,80557	0,19443
B22	0,00219	0,92943	0,80483	0,55135	0,42447	0,57553
B23	0,00237	0,85829	1,75003	0,13934	0,71128	0,28872
B24	0,00237	0,86019	1,72275	0,14545	0,42521	0,57479
B25	0,00323	0,63041	6,21438	0,00013	0,39326	0,60674
B27	0,00226	0,89966	1,18219	0,33033	0,49732	0,50268
B33	0,00208	0,97915	0,22574	0,94976	0,54693	0,45307
OR4	0,00327	0,62128	6,46161	0,00009	0,46746	0,53254
OR6	0,00205	0,99341	0,07033	0,99635	0,53373	0,46627
OR7	0,00219	0,93008	0,79688	0,55683	0,60415	0,39585
OR11	0,00214	0,95068	0,54997	0,73759	0,52312	0,47688
OR13	0,00228	0,89409	1,25551	0,29687	0,43915	0,56085
OR15	0,00219	0,93028	0,79446	0,55851	0,70717	0,29283
OR21	0,00209	0,97339	0,28982	0,91655	0,63166	0,36834
L3	0,00215	0,94761	0,58614	0,71046	0,47715	0,52285

Tab. 12 : Durchschnittswerte der kanonischen Variablen für die Diskriminanzanalyse. SW = Schluchtwald; MSW = Mesophyller Schluchtwald; MW (B)= Melastomataceen-Wald (mit vielen Bodenbromelien); PW = Palmen-Bergregenwald; BW = Bambus-Bergwald.

Gruppe	Diskriminanz Faktor 1	Diskriminanz Faktor 2	Diskriminanz Faktor 3	Diskriminanz Faktor 4	Diskriminanz Faktor 5
SW	2,476	-1,2129	-0,4051	-0,4208	-1,0764
MW	-0,3114	-1,4449	0,5701	2,8865	0,1944
PW	-2,8944	0,5673	-3,3791	-0,0885	0,1144
MWB	-4,8562	-0,9045	2,1819	-1,0302	-0,1229
MSW	2,9239	-1,9456	-0,1067	-1,1789	1,1201
BW	1,2174	2,5951	0,7928	0,0417	0,0849

Wie aus den Eigenwerten der Diskriminanzfaktoren in Tabelle 14 zu ersehen, sind die einzelnen Diskriminanzfaktoren nicht gleichmäßig an der Auftrennung der Gruppen beteiligt. Die Gesamtauftrennung der Gruppen erfolgt zu 49% durch den DF 1, zu 20% durch DF 2 und zu weiteren 18% durch DF 3 (Abb.27). Die Diskriminanzfaktoren 4 und 5 dagegen weisen nur eine geringe Gewichtung mit 10% und 3% an der Gesamtauftrennung der Gruppen auf. Mittels des Chi-Quadrat-Test konnte nachgewiesen werden, daß die ersten drei Diskriminanzfaktoren höchst signifikant sind, wohingegen DF 4 und DF 5 nicht signifikant sind (Tab. 13).

Die Berechnung der standardisierten Koeffizienten für die Diskriminanzfaktoren ergab (Tab. 14), daß *Tillandsia confinis* den größten Anteil an DF 1 hat, während *Tillandsia* spec. (B5) die größte Gewichtung für DF 2 hat und *Elleanthus maculatus* für DF 3 am stärksten trennend wirkt.

Tab. 13: Chi-Quadrat Werte für die Diskriminanzfaktoren. In der ersten Zeile sind alle Ergebnisse unter Berücksichtigung aller Faktoren enthalten, die zweite Zeile enthält die Ergebnisse der verbleibenden Faktoren nach Entfernen des DF1. Die dritte Zeile stellt die Ergebnisse aller verbleibenden Faktoren da, nach Entfernen von DF1 und DF2 usw. ADF = Anzahl der entfernten Diskriminanzfaktoren; df = Anzahl der Freiheitsgrade, p-Level = Signifikanzlevel, Kanonische F = Werte der kanonischen Faktoren.

ADF	Eigenwert	Kanonische F	Wilks´Lambda	Chi-Quadrat	df	p-Level
0	7,6447	0,9404	0,002	464,817	210	< 0,001
1	3,2015	0,8729	0,0176	303,045	164	< 0,001
2	2,7896	0,8581	0,0739	195,388	120	< 0,001
3	1,5382	0,7785	0,28	95,467	78	= 0,0875
4	0,4069	0,5378	0,7107	25,608	38	= 0,9376

Tab. 14: Standardisierte Koeffizienten der Diskriminanzfaktoren (DF). Mit * sind die höchsten Werte der einzelnen Diskriminanzfaktoren gekennzeichnet. Grau unterlegt sind jeweils die fünf höchsten Werte der einzelnen Diskriminanzfaktoren. Die verwendeten Kürzel für die Arten (Variablen) finden sich in Tab. 1 auf Kap. 4.2.

Variable	DF 1	DF 2	DF 3	DF 4	DF 5
CL1	0,2658	0,3683	-0,3819	-0,1083	-0,2314
E2	-0,0046	0,4019	0,1339	-0,1313	-0,0342
E3	-0,2994	0,3505	-0,0204	0,1002	0,2044
E8	-0,1311	0,2428	0,6068	0,2209	-0,0779
E10	0,3448	0,1405	-0,1932	-0,2167	0,0804
E11	0,2112	0,0666	0,0361	0,3629	-0,5611
E13	-0,3815	0,0958	0,1198	0,4341	0,1878
E15	0,2344	-0,0628	-0,1604	-0,3409	0,3671
E16	0,4364	-0,2484	-0,1438	-0,1212	0,0212
E17	0,0539	0,2539	-0,2986	-0,3343	0,0121
R3	0,5431	-0,0146	0,6779	-0,1402	*0,6281
R6	-0,039	-0,3094	-0,0339	0,0152	0,0795
R8	0,3171	0,1162	-0,1547	0,1529	0,2667
R10	-0,1134	0,3619	-0,3031	0,2263	-0,2075
GE3	-0,4082	0,1161	-0,3093	0,1723	0,1501
GE5	0,0685	-0,0918	0,0934	0,0776	-0,4362
A6	0,5659	0,3217	0,0122	-0,1752	0,0886
A7	-0,6541	-0,1356	0,4957	-0,0961	0,1981
B1	-0,0386	-0,2124	0,0315	0,0971	-0,0881
B5	0,2687	*0,6922	0,2472	-0,2386	-0,1223
B7	-0,1778	-0,2333	-0,3132	*0,6715	0,0676
B10	-0,2025	0,2224	0,4282	-0,3951	-0,1559
B11	-0,2649	-0,3173	0,4426	-0,0166	-0,2709
B12	*-0,8181	-0,1233	-0,5626	-0,2871	-0,2925
B13	0,3839	0,0602	0,3252	0,0682	0,1957
B14	-0,4155	-0,2019	0,3029	0,2211	0,3139
B16	0,3264	0,0505	0,0377	0,1947	0,1202
B18	0,2127	-0,2154	-0,0705	-0,1921	0,5889
B22	-0,1639	-0,1316	-0,2545	0,0249	0,5299
B23	0,2966	-0,3467	-0,1835	-0,0866	0,0426
B24	0,1698	0,4982	0,2682	0,2045	0,3521
B25	-0,7083	-0,4033	0,6399	-0,3292	-0,1341
B27	-0,2611	-0,0559	0,2033	0,4188	-0,0911
B33	0,0973	-0,0827	0,1808	-0,0048	0,0407
OR4	-0,1472	0,4132	*-0,9321	-0,0116	0,2712
OR6	-0,1136	0,0019	-0,0342	-0,0092	-0,0076
OR7	-0,2141	0,2379	-0,2081	0,0172	0,0021
OR11	0,1038	0,2028	0,2051	-0,0694	0,2601
OR13	-0,1503	-0,1605	0,4866	-0,0237	0,3051
OR15	0,2428	0,1673	-0,0443	0,1414	-0,2001
OR21	0,0538	-0,1597	0,1125	-0,0661	0,1681
L3	-0,3048	0,0072	0,1515	0,1039	0,1201
Eigenwert	7,6447	3,2015	2,7896	1,5382	0,4069
Kumul. Anteil	0,4906	0,6961	0,8752	0,9739	1

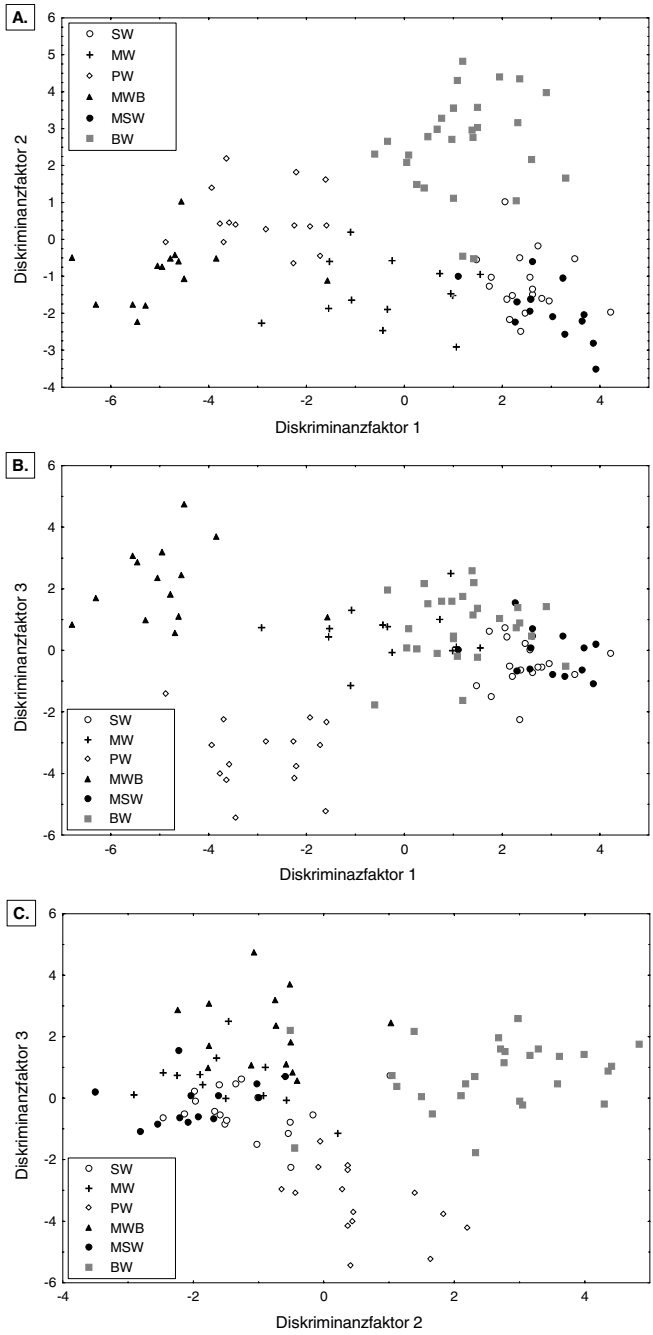

A.
SW
MW
PW
MWB
MSW
BW
Diskriminanzfaktor 2
Diskriminanzfaktor 1
B.
SW
MW
PW
MWB
MSW
BW
Diskriminanzfaktor 3
Diskriminazfaktor 1
C.
SW
MW
PW
MWB
MSW
BW
Diskriminanzfaktor 3
Diskriminanzfaktor 2

Abb. 27 (vorherige Seite): Auftrennung der Struktureinheiten SW, MSW, MW, PW, BW und MWB durch die Diskriminanzfaktoren 1-3. A: DF1 gegen DF 2; B: DF 1 gegen DF 3; C: DF 2 gegen DF3.

Die a priori vorgenommenen Klassifikationen der Subplots zu den verschiedenen Struktureinheiten können anhand der Berechnung der Quadratischen Mahalanobis-Abstände (QMA) überprüft werden (Tab.15). Von den 100 aufgenommenen Subplots zeigen lediglich 7 Subplots keine Übereinstimmung zwischen der a priori vorgenommenen Klassifizierung und der mittels des Modells errechneten QMA. Die Diskrepanzen treten überwiegend bei der Klassifizierung der Struktureinheiten „Schluchtwald“ und „Mesophyller Schluchtwald“ auf. Es ist zu beachten, daß diese Gruppen durch den Diskriminanzfaktor 5 (DF 5) getrennt werden, welcher nicht signifikant ist und nur 3% Anteil an der Gesamttrennung hat. Weitere Unterschiede ergeben sich bei der Zuordnung der Gruppe des „Bambus-Bergwaldes”, welche nach den QMA eher dem „Schluchtwald“ zuzurechnen ist. Auffallend dabei ist, daß diese Subplots im Übergangsbereich vom „Schluchtwald“ zum „Bambus-Bergwald“ liegen.

Tab. 15 (folgende Seiten): Quadratische Mahalanobis-Abstände (QMA) der Subplots zu den Mittelpunktswerten (Gruppen-Zentroide) der 6 Strukturklassen. Je kleiner der Wert ist, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, daß die Art der jeweiligen Gruppe angehört. Mit * versehene Werte kennzeichnen Subplots bei welchen keine Übereinstimmung zwischen der a priori festgelegten Klassifizierung und den QMA vorhanden ist. p = relativer Anteil der Struktureinheit.

Plot	Klassifikation	SW	MW	PW	MWB	MSW	BW
		p = 0,18	p = 0,13	p = 0,15	p = 0,14	p = 0,13	p = 0,27
1.0	SW	10,755	31,473	59,119	68,784	13,323	28,091
2.0*	SW	37,823	71,584	102,159	121,485	36,725	65,376
3.0	SW	28,315	43,096	69,659	87,430	35,092	53,505
4.0	SW	21,676	53,335	71,984	100,535	30,887	40,795
5.0	SW	41,356	75,914	73,757	112,776	56,307	63,969
6.0	SW	38,502	45,270	83,356	105,148	50,145	67,006
7.0	SW	12,943	31,019	51,242	74,229	21,145	34,915
8.0	SW	23,482	48,578	72,008	91,532	26,497	46,740
9.0	MW	39,008	31,896	72,354	80,677	45,482	62,581
10.	MW	40,059	37,419	66,072	78,084	45,066	52,448
11.	MW	38,736	24,385	56,288	51,044	40,091	51,277
12.	MW	43,653	28,134	44,951	41,300	53,799	42,419
13.	MW	61,357	23,281	59,974	61,510	67,415	64,135
14.	MW	60,775	41,183	87,909	93,472	72,535	64,852
15.	MW	81,876	47,175	72,806	61,793	92,343	87,799
16.	MW	51,309	38,190	58,039	69,778	55,560	51,435
17.	MW	61,304	49,946	87,572	105,683	62,341	66,103
18.	MW	122,558	86,769	136,404	140,218	129,791	128,044
19.	MW	83,986	61,028	122,421	110,809	90,006	87,461
20.	MW	99,854	63,938	88,604	117,100	116,485	93,573
21.	MW	74,439	48,310	85,511	77,018	82,030	78,097
22.	PW	62,419	52,049	35,625	64,976	68,271	57,030
23.	PW	85,855	84,389	47,677	78,270	92,946	83,585
24.	PW	96,934	89,091	57,983	76,532	110,655	96,175
25.	PW	128,937	120,579	77,581	115,373	139,205	125,008
26.	PW	91,007	86,473	47,374	96,323	99,770	78,163
27.	PW	91,429	74,038	46,337	98,391	95,210	86,350
28.	PW	100,822	88,015	40,090	100,061	114,584	100,784
29.	PW	82,832	64,442	26,687	60,964	94,829	67,803
30.	PW	36,987	34,963	18,009	49,165	51,485	37,682
31.	PW	50,191	48,783	25,210	61,030	56,657	55,549
32.	PW	76,831	78,322	33,156	100,317	89,233	71,927
33.	PW	53,716	39,905	24,491	59,248	65,105	58,858
34.	PW	89,652	76,233	34,510	76,143	102,195	85,752
35.	PW	110,717	113,974	50,897	96,272	122,430	96,215
36.	PW	98,637	97,553	55,586	56,406	114,791	96,952
37.	MWB	106,565	94,280	80,598	45,461	111,521	96,238
38.	MWB	86,041	70,385	59,415	34,598	97,027	79,390
39.	MWB	139,743	112,031	112,936	58,974	135,838	129,379
40.	MWB	116,942	88,770	97,755	49,491	125,428	103,620
41.	MWB	142,521	110,931	120,358	69,344	147,119	139,126
42.	MWB	121,127	99,403	93,249	59,156	126,233	95,164
43.	MWB	47,197	47,815	55,413	41,546	56,024	52,734
44.	MWB	118,863	90,423	91,764	52,896	124,599	105,583
45.	MWB	96,361	57,430	87,427	43,002	102,288	78,687
46.	MWB	92,844	75,601	59,102	40,813	99,978	83,654
47.	MWB	132,692	101,656	93,441	52,679	139,829	127,091

Plot	Klassifikation	SW p = 0,18	MW p = 0,13	PW p = 0,15	MWB p = 0,14	MSW p = 0,13	BW p = 0,27
48.	MWB	90,852	74,663	59,235	28,400	96,168	90,896
49.	MWB	147,406	119,955	94,933	64,668	159,647	134,679
50.	MWB	113,133	89,128	111,404	45,627	122,850	102,033
51.	MSW	20,082	37,306	62,002	75,512	12,841	35,545
52.	MSW	25,007	53,992	81,500	96,606	16,989	48,156
53.*	MSW	34,014	65,359	92,735	119,821	35,838	70,310
54.	MSW	19,609	39,298	60,455	80,301	16,931	41,155
55.*	MSW	10,438	22,454	39,996	49,991	18,473	23,385
56.	MSW	20,806	47,619	71,262	82,980	13,776	34,123
57.	MSW	23,868	54,994	75,524	97,131	21,522	54,957
58.	MSW	15,764	36,279	60,790	69,802	14,445	24,788
59.	MSW	47,590	43,584	93,127	91,569	37,376	59,008
60.	MSW	58,329	85,037	119,254	129,888	39,661	89,108
61.	MSW	17,939	43,579	55,842	74,199	14,805	38,466
62.	MSW	81,529	104,285	119,635	142,181	61,312	99,226
63.	MSW	49,415	80,962	101,339	122,954	39,492	74,935
64.	SW	15,277	35,075	63,345	73,070	18,149	37,898
65.*	SW	18,761	33,876	60,039	67,537	17,315	34,539
66.	SW	36,540	56,197	78,828	94,311	36,428	50,513
67.	SW	8,490	35,664	50,129	71,347	9,372	29,907
68.	SW	88,778	120,550	141,606	161,053	105,448	118,305
69.	SW	41,288	60,257	84,268	110,797	56,441	55,261
70.	SW	10,605	29,515	34,679	59,633	16,618	23,186
71.	SW	7,792	24,106	33,497	63,422	12,303	24,182
72.*	SW	21,543	40,289	57,410	68,597	28,570	19,164
73.	SW	22,957	34,985	62,704	68,160	28,175	37,016
74.*	BW	21,373	31,242	38,337	70,119	29,774	32,310
75.	BW	57,281	77,037	93,541	104,802	69,168	38,638
76.	BW	29,805	62,049	66,761	83,577	35,433	21,781
77.*	BW	27,346	35,408	68,657	57,505	28,859	29,632
78.	BW	77,574	83,139	81,304	111,299	85,318	45,239
79.	BW	37,226	61,089	74,662	107,657	42,164	33,959
80.	BW	63,545	64,771	85,682	98,485	72,469	41,715
81.	BW	40,976	44,272	46,903	70,378	50,146	18,658
82.	BW	80,201	89,286	92,459	120,283	84,624	58,489
83.	BW	31,850	41,466	55,006	67,497	44,299	27,649
84.	BW	53,351	54,259	61,018	76,647	60,249	41,174
85.	BW	60,770	69,033	83,642	104,037	74,104	29,622
86.	BW	75,758	94,121	114,522	131,588	88,676	51,161
87.	BW	39,916	40,350	75,546	93,184	49,466	34,458
88.	BW	85,590	87,888	105,251	116,535	105,170	49,632
89.	BW	87,168	103,116	113,302	135,251	96,616	57,646
90.	BW	82,140	101,919	100,630	101,014	87,506	57,005
91.	BW	78,764	79,846	90,846	84,632	91,920	55,106
92.	BW	93,663	94,858	121,636	118,150	97,183	65,399
93.	BW	73,767	79,911	80,347	99,321	72,162	42,620
94.	BW	83,568	82,962	98,115	102,109	91,985	58,807
95.	BW	65,053	61,039	66,688	83,731	70,248	45,690
96.	BW	76,186	75,843	99,790	91,350	83,411	61,332
97.	BW	76,109	78,766	83,362	92,380	83,199	56,315
98.	BW	54,127	66,271	73,770	75,335	54,716	30,467
99.	BW	75,374	69,694	58,057	94,488	83,410	57,001
100	BW	114,874	122,449	136,213	147,755	122,158	86,627

4.5.3 Lebensformenspektren der kolibribesuchten Arten in den Struktureinheiten

Die Lebensformenspektren der verschiedenen Struktureinheiten zeigen sowohl auf Art- als auch auf Individuenniveau keine grundlegenden Unterschiede (Tab.16). Vielmehr spiegeln die jeweiligen Struktureinheiten die Verteilung der Lebensformen auf der Gesamtfläche wieder (Abb.: 28 / Tab. 16). Epiphyten sind stets die dominante Gruppe, mit Werten zwischen 48% - 78,8%, gefolgt von den Phanerophyten. Die Lebensformen der Lianen und der Chamaephyten sind mit vergleichsweise geringen Individuenzahlen vertreten.

Tab. 16: Individuenzahl der Lebensformen der kolibribesuchten Arten in den jeweiligen Struktureinheiten, zum Vergleich standardisiert auf eine Fläche von 100 m². Relativer Anteil der Lebensformen am Lebensformenspektrum der verschiedenen Struktureinheiten. SW = Schluchtwald; MSW = Mesophyller Schluchtwald; MW (B)= Melastomataceen-Wald (mit vielen Bodenbromelien); PW = Palmen-Bergregenwald; BW = Bambus-Bergwald.

Klasse	Individuenzahl der Lebensformen in der jeweiligen Struktureinheit					Relativer Anteil der Lebensformen am Lebensformenspektrum				
	Bäume	Sträucher	Lianen	Krautige	Epiphyten	Bäume	Sträucher	Lianen	Krautige	Epiphyten
SW	1,2	3,8	0,3	0,2	7	9,3	30,5	2,1	1,2	56,9
MSW	2	3,9	0,2	0	5,8	17,3	32,8	1,9	0	48
MW	4,4	5,1	1,2	0	19,1	14,7	17,2	4,1	0	64
MWB	5,6	4,1	2,8	0,07	43,1	10	7,5	5,2	0,1	77,2
PW	3,5	4,5	1,3	0,3	35,9	7,8	10	2,8	0,6	78,8
BW	4,9	5	2,1	0	23,1	13,9	14,4	6,1	0	65,6

Die kolibribesuchten Pflanzenindividuen sind nicht gleichmäßig über die verschiedenen Struktureinheiten verteilt. Beim Vergleich von 100 m² jeder Struktureinheit findet sich die höchste Individuendichte von kolibribesuchten Pflanzen im „Melastomataceen-Wald mit vielen Bodenbromelien“ (ca. 55 Individuen), gefolgt vom „Palmen-Bergregenwald“ (ca. 45 Individuen). Eine geringere Dichte an kolibribesuchten Pflanzen zeigen der „Bambus- Bergwald“ (ca. 35 Individuen) und der „Melastomataceen-Wald“ (ca. 30 Individuen). Die mit Abstand geringsten Abundanzen zeigen der „Schluchtwald“ und der „Mesophylle Schluchtwald“ (je ca. 12 Individuen). Die beschriebenen Abundanzverhältnisse lassen sich auch bei der Betrachtung der Verteilung der Lebensformen wiederfinden (Abb. 28). Mit einer Ausnahme besitzen der „Melastomataceen-Wald mit vielen Bodenbromelien“ und der „Palmen-Bergregenwald“ immer die höchsten Abun-

danzen bei den jeweiligen Lebensformen, gefolgt von „Bambus-Bergwald“ und „Melastomataceen-Wald“. „Schluchtwald“ und „Mesophyller Schluchtwald“ zeigen immer sehr geringe Abundanzen. Lediglich bei der Gruppe der Sträucher verändert sich das Bild, hier zeigt der „Melastomataceen-Wald“ eine höhere Dichte an Sträuchern als der „Palmen-Bergregenwald“ und der „Bambus-Bergwald“.

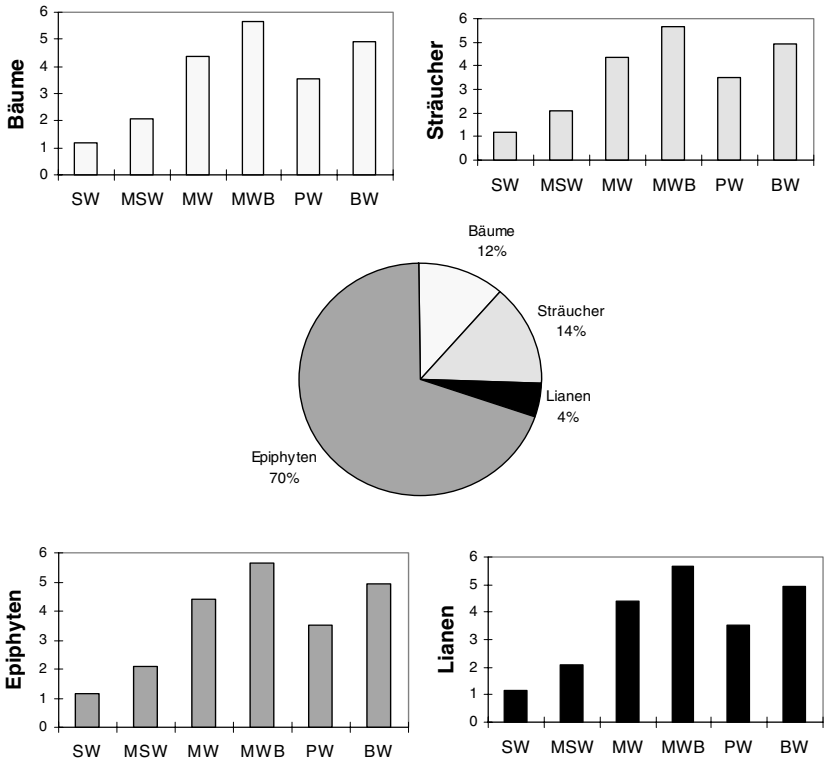


Abb. 28: Verteilung der 3186 gefundenen kolibribesuchten Pflanzenindividuen auf die Lebensformen (zentrales Kreisdiagramm). Nicht aufgeführt sind die Chamaephyten (krautige Pflanzen) aufgrund ihres Anteils von nur 0,25%. Abundanz der Lebensformen in den jeweiligen Struktureinheiten, zum Vergleich standardisiert auf eine 100 m² Fläche (Säulendiagramme). SW = Schluchtwald; MSW = Mesophyller Schluchtwald; MW (B)= Melastomataceen-Wald (mit vielen Bodenbromelien); PW = Palmen-Bergregenwald; BW = Bambus-Bergwald.

4.5.4 Ressourcenangebot der Struktureinheiten

Das Ressourcenangebot zeigt neben seiner zeitlichen auch eine räumliche Dynamik (Abb. 29). Die Höhe der Energieproduktion unterscheidet sich in den einzelnen Struktur-einheiten. Beim Vergleich der Energieproduktion im Jahresverlauf auf standardisierten Flächen der verschiedenen Struktureinheiten ist zu ersehen, daß die Energieproduktion der Einheiten „Schluchtwald“ und „Mesophyller Schluchtwald“ durchgehend sehr niedrig ist. Der „Schluchtwald“ weist zwei moderate Peaks im März und Juni auf. Diese werden verursacht durch die Ericaceae *Psammisia guianensis*, welche in hohen Dichten im „Schluchtwald“ gefunden wurde. *Psammisia guianensis* blüht unregelmässig, mit geringen Individuenzahlen, aber großen Blütendichten. Die restlichen Struktureinheiten zeigen wesentlich höhere Energieproduktionen, wobei alle einen deutlichen Peak im April besitzen. Dieser wird wie schon in Kapitel 4.4 besprochen durch die Arten *Tillandsia confinis*, *Elleanthus maculatus* und *Orthaea* cf. *abbreviata* verursacht. Die beiden erstgenannten gehören zu den Epiphyten, so daß es nicht verwunderlich ist, daß der Anstieg im April in den Struktureinheiten mit hohen Epiphytendichten, wie MWB, PW und BW, besonders ausgeprägt ist. Der „Melastomataceen-Wald“ mit einer wesentlich geringeren Epiphytendichte bei den kolibribesuchten Pflanzen, zeigt dagegen einen vergleichsweise niedrigen Peak. Am Ende des Beobachtungszeitraumes ist ein Anstieg in allen Struktureinheiten zu verzeichnen. Dieser wird hervorgerufen durch eine strauchige Ericaceae (*Thibaudia floribunda*) und einen Unterwuchsbaum (*Palicourea luteonivea*). Während die Ericacee ausschließlich in den Struktureinheiten MWB, PW, MW und BW zu finden ist, ist der Unterwuchsbaum aus der Familie der Rubiaceae in allen Vegetationseinheiten anzutreffen. Die unterschiedliche Höhe im Anstieg läßt sich so nicht nur auf die unterschiedlichen Individuendichten der kolibribesuchten Pflanzen in den einzelnen Struktureinheiten zurückführen, sondern auch auf die Artenzusammensetzung.

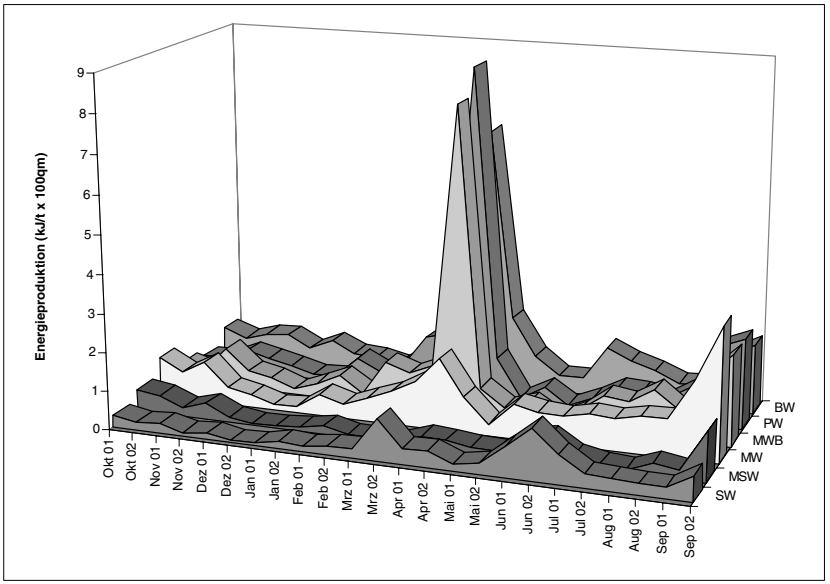


Abb. 29: Verlauf der Energieproduktion der kolibribesuchten Pflanzen in den einzelnen Struktureinheiten. Berechnet jeweils für eine Fläche von 100 m². SW = Schluchtwald; MSW = Mesophyller Schluchtwald; MW (B) = Melastomataceen-Wald (mit vielen Bodenbromelien); PW = Palmen-Bergregenwald; BW = Bambus-Bergwald.

5 Diskussion

5.1 Diversität der Trochilidae und kolibribesuchten Pflanzen

Bei einer ersten Betrachtung der Kolibrigemeinschaft im primären Bergwald Ecuadors erweist sich diese mit insgesamt 26 registrierten Kolibriarten als sehr artenreich im Vergleich mit anderen Untersuchungen. Im primären Tieflandregenwald in Bajo Calima in der Chocó-Region Kolumbiens und im Bergregenwald des Nationalparkes Farallones de Cali wurden jeweils nur 13 Arten nachgewiesen (Kraemer 1998, Schmitt 2000), im amazonischen Tieflandregenwald Amacayacu wurden 16 Arten (Cotton 1998a) und in La Selva in Costa Rica 22 Kolibriarten registriert (Stiles 1979). Obwohl die Studie in La Selva (Stiles 1979) eine ähnlich hohe Artenzahl der Kolibris aufzeigte wie im Bergregenwald Ecuadors, sollte beachtet werden, daß Stiles (1979) trotz seines Untersuchungsschwerpunktes auf dem karibischen Tieflandregenwald auch verschiedene Sekundärflächen einbezog. Ohne diese Sekundärflächen wäre die von Stiles (1979) nachgewiesene Artenzahl vermutlich geringer gewesen. Eine vergleichbar hohe Artenzahl der Kolibrigemeinschaft wie in der vorliegenden Studie wurde in einem Bergregenwald mit ähnlicher Höhenstufe und Vegetationseinheit nordwestlich von Quito gefunden (23 Arten; pers. Mitt. Brieschke). Die hohe Zahl von 26 Arten bei der Gesamtbetrachtung ist sicherlich mit der Höhenlage des Gebietes korreliert, welches mit 1900-2000 m N.N. in einer mittleren Höhenstufe liegt. Obwohl Terborgh (1977) bei Untersuchungen in Peru grundsätzlich eine Abnahme der Artenzahl von Vögeln mit zunehmender Höhenlage fand, nahm in mittleren Höhenstufen die Diversität und Biomasse der Avifauna sprunghaft zu. Als Erklärung hierfür wird gewöhnlich die inverse Relation von Temperatur und Höhe angeführt. Förderlich für die hohe Artenzahl der Kolibrigemeinschaft wirkt sich sicherlich auch die große Heterogenität des Geländes aus. Der Primärwald des Untersuchungsgebietes zeigt ein kleinräumiges Mosaik der Vegetationsstruktur und Reliefausprägung und überdies liegen verschiedene Sekundärflächen in unmittelbarer Nähe.

Werden nur die regelmäßig ganzjährig anzutreffenden Kolibriarten verglichen, so ändert sich das Bild, und die Ergebnisse entsprechen durchaus den Artenzahlen der anderen Studien. Mit 8 registrierten, regelmäßig im Primärwald anzutreffenden Kolibriarten wird im primären Bergwald Ecuadors ein mittlerer Wert erreicht. Dieser steht 6 Kolibriarten in Farallones de Cali, 7 Arten in Bajo Calima, 9 Arten in Amacayacu und 12 Arten in La Selva gegenüber. Ein direkter Ver-

gleich der vorkommenden Kolibriarten mit den anderen Studien zur Betrachtung von Artüberschneidungen ist aufgrund der Unterschiede in der Höhenlage und des zoogeographischen Avifaunengebietes nicht möglich. Das Untersuchungsareal in Ecuador gehört nicht mehr zur avifaunistischen Einheit der anderen Studien, welche sich nach LEVEY & STILES (1994) vom südlichen Mexiko bis ins westliche Ecuador erstreckt.

Die Flora des im Süden Ecuadors gelegenen Bergregenwaldes wird nicht nur als sehr reich an Arten und Endemiten charakterisiert (HARLING 1986, MADSEN 1989, MADSEN & ØLLGAARD 1994, BORCHSENIUS 1997), sondern fällt auch durch ein kleinräumiges Standortmosaik der Vegetationsstruktur auf (pers. Mitteilung PAULSCH 2000). Nach BARTHLOTT et al. (1996) gehört die Region zu einem *hot spot* der globalen Diversität. Entsprechend den bisherigen Beschreibungen des Gebietes zeigt der untersuchte primäre Bergregenwald mit 72 gefundenen kolibribesuchten Pflanzenarten auf einem Hektar eine sehr hohe Diversität. Gemäß der Darstellung von Bergwäldern nach GRUBB et al. (1963) und ELLENBERG (1975), welche eine hohe Abundanz an Epiphyten beschreibt, ist diese Lebensform unter den gefundenen kolibribesuchten Pflanzenarten ebenfalls dominant. Das Vorherrschen der Epiphyten ist sicherlich stark beeinflußt durch die hohe Abundanz der Pflanzenfamilie der Bromeliaceae unter den kolibribesuchten Pflanzen. Bei Untersuchungen über Bestäubungssyndrome von Bromeliengemeinschaften in Wäldern der bolivianischen Anden konnten KESSLER & KRÖMER (2000) Ornithophilie als vorherrschendes Bestäubungssyndrom in niederschlagsreichen Regionen der höheren Lagen nachweisen. Ebenso dominierte in den Studien von SAZIMA et al. (1996) in Bergwäldern Südostbrasiliens die epiphytische Lebensform und die Pflanzenfamilie der Bromeliaceen. Ein Vergleich mit ähnlichen Studien in Primärwäldern (COTTON 1998a, KRAEMER 1998, SCHMITT 2000) bestätigt den enormen Artenreichtum des Untersuchungsgebietes in Ecuador. Obwohl diese Studien auf ungefähr doppelt so großen Flächen durchgeführt wurden, waren die registrierten Artenzahlen stets geringer. Insgesamt wurden im primären terra firme Tieflandregenwald in Amazonien in Matamatá im Nationalpark Amacayacu (Kolumbien) 31 Pflanzenarten beschrieben (COTTON 1998a), welche regelmäßig von Trochilidae besucht werden. In Bajo Calima in der Chocó-Region Kolumbiens fand KRAEMER (1998) im primären Tieflandregenwald 54 kolibribesuchte Pflanzenarten, und SCHMITT (2000) konnte im kolumbianischen Bergregenwald des Nationalparkes Farallones de Cali auf einer Höhenstufe von 2200-2400 m N.N. 59 kolibribesuchte Pflanzenarten nachweisen.

Die hohe Artenzahl im Untersuchungsgebiet lässt sich durch mehrere Faktoren erklären. Besondere Beachtung als diversitätsförderndem Faktor ist sicherlich der Höhenlage des Untersuchungsgebietes zuzumessen. Allgemein scheint die Rate an endemischen Pflanzen in den Anden höher als im Tiefland, da schon geringere Klimaschwankungen zu einer vertikalen Ausdehnung oder Einengung der montanen Zonen führten (HAFFER 1969). Speziell in den südlichen Anden von Ecuador scheint dieser Faktor stark ausgeprägt, bedingt durch den Einfluß des transandinen Girón-Cuenca-Paute Tals. Nach JØRGENSEN & ULLOA-ULLOA (1994) hat das Girón-Cuenca-Paute Tal in glacialen und interglacialen Zeiträumen als Migrationsbarriere für den überwiegenden Teil der Regenwald- und Paramopflanzen gewirkt und somit die Artbildung gefördert.

Ein anderer Aspekt der Höhenlage ist das daraus resultierende Klima. Größere Meereshöhen favorisieren durch ihre Klimabedingungen Ornithophilie, da homoiotherme Kolibris als Bestäuber in kühlen, regnerischen Regionen zuverlässiger sind als Insekten (BLEIWEISS 1998b). Ein weiterer diversitätsfördernder Faktor ist die hohe Habitatheterogenität im Untersuchungsgebiet. Sie ergibt sich nicht nur durch die wesentlich größere strukturelle Vielfalt der Vegetation in den Tropen, sowohl in vertikaler als auch in horizontaler Ausrichtung (MACARTHUR & MACARTHUR 1961, MACARTHUR et al. 1966), sondern auch durch zufallsbedingte Störungen des Habitats, die zu einem Mosaikmuster des Waldes aus verschiedenen Sukzessionsstadien führen. Diesem Moment kommt im Untersuchungsgebiet mit seinem extrem steilen Relief und hoher Hangrutschungsdynamik (STOYAN 2000) eine wesentlich größere Rolle zu als in tropischen Tieflandgebieten.

Zusätzlich zu den bisher genannten Faktoren könnte die Nähe des Untersuchungsgebietes zum Napo-Refugium die hohen Artenzahlen erklären. Nach HAFFER (1969) ist die Bildung von Waldrefugien im Pleistozän und Spätpleistozän, die aufgrund von klimatischen Trockenperioden entstanden, ein bedeutender Vikarianzmechanismus. Zur Lokalisierung dieser Refugien nutzte HAFFER (1969) Niederschlagsdaten und Informationen zur Verbreitung von Vogelgemeinschaften. Das größte und ökologisch vielfältigste Waldrefugium war danach das Napo-Refugium, welches von den Anden bis zum Rio Marañon reichte. Folgt man nun der Argumentation von BLEIWEISS (1998b), daß die älteste Trochilidenfauna mit kolibribesuchten Pflanzen im Tiefland zu finden ist und es mehrere unabhängige Kolonialisierungsbewegungen vom Tiefland zu den Anden gab, so ist anzunehmen, daß die Besiedlung des Untersuchungsgebietes wahrscheinlich vom Napo-Refugium aus erfolgte. Durch seine Größe und ökologische Vielfalt dürf-

te es eine sehr artenreiche Quelle für die Kolonialisierung in bezug auf kolibribesuchte Pflanzen und Kolibriarten gewesen sein.

5.2 Die Pflanzen-Kolibrigemeinschaft

Berücksichtigt man die hohe Gesamtartenzahl (26 Arten), erscheint die regelmäßig im Primärwald anzutreffende Kolibriartenzahl (8 Arten) auf den ersten Blick relativ niedrig. Das Verhältnis der kolibribesuchten Pflanzenarten zu regelmäßig ganzjährig anzutreffenden Kolibriarten ist hierdurch jedoch weitaus höher als in den anderen Untersuchungen (Stiles 1979, Cotton 1998a, Kraemer 1998, Schmitt 2000). Auffallend ist das weite Nutzungsspektrum der regelmäßig im Gebiet vorkommenden Kolibriarten. Es kommen durchschnittlich 15,8 Pflanzenarten auf jede regelmäßig im Primärwald vorkommende Kolibriart. Dieses weite Nutzungsspektrum läßt auf eine starke Variation in der Höhe und Zusammensetzung des Ressourcenangebots schließen. Diese Hypothese wird durch die signifikant positive Korrelation zwischen der Häufigkeit der Kolibriarten und der Anzahl der von ihnen genutzten Pflanzenarten gestützt (Spearman $r=0{,}633$, $p<0{,}001$). Da bei Beobachtungen naturgemäß seltene oder scheue Kolibriarten an selten vorkommenden Pflanzenarten weniger häufig gesichtet werden, kann die Korrelation die tatsächlichen Verhältnisse überbewerten. Ein eingehender Vergleich des Nutzungsspektrums der regelmäßig im Gebiet vorkommenden Kolibriarten mit anderen Studien muß aufgrund von methodischen Unterschieden unterbleiben. Die wenigen Studien zu Nutzungsspektren (Snow & Snow 1972, Stiles 1978, Stiles 1985, Cotton 1998a, Kraemer 1998) unterscheiden sich sowohl in der Methodik, als auch im Flächenbezug und den untersuchten Vegetationseinheiten.

Die Einnischungsfähigkeit einzelner Kolibriarten in Nahrungsgilden ist sowohl von Schnabellänge und Körpermasse abhängig, als auch vom Nahrungssuchverhalten (Feinsinger & Colwell 1978, Feinsinger 1990). Entscheidend ist das Verhalten der Vögel bei ihrer Nektarsuche durch seinen direkten Einfluß auf den Energiehaushalt der Tiere. Nach Auffassung von Wolf (1970) und Wolf et al. (1975) haben sich unterschiedliche Strategien zur Nahrungsfindung und die solitäre Lebensweise der Kolibris aufgrund von interspezifischer Konkurrenz entwickelt. Dabei sind Strategien zur Nahrungssuche abhängig von der Beständigkeit der Energieressource. Theoretisch wären hierdurch bei bekannter Artenzusammensetzung der Kolibrigemeinschaft eines Gebietes und des Nahrungssuchverhaltens der einzelnen Arten Rückschlüsse auf die Stetigkeit der Nahrungs-

ressource des Gebiets möglich. Der größte Teil der Kolibriarten im Untersuchungsgebiet ist den Generalisten zuzuordnen, welche zwischen verschiedenen Nahrungsstrategien wechseln. Wie schon die Betrachtung des Nutzungsspektrums nahe legt, spricht auch der hohe Anteil an Generalisten für eine große Flexibilität der Trochilidae aufgrund eines variierenden Ressourcenangebotes. Ein ähnliches Bild bietet die Studie von SCHMITT (2000) im Bergregenwald Kolumbiens, auch hier ist die Kolibrigemeinschaft durch einen hohen Generalistenanteil charakterisiert. Bei einem Vergleich mit anderen untersuchten Kolibri-Pflanzengemeinschaften (KRAEMER 1998, SCHMITT 2000) fällt jedoch auf, daß dort eine ausgeprägte Nahrungsterritorialität im Primärwald fehlt. Zwar konnten im eigenen Untersuchungsgebiet keine rein territorialen Kolibriarten gefunden werden, jedoch war über kurze Zeiträume das Nahrungsangebot stellenweise so hoch, daß fakultativ territoriale Arten Territorien an vier verschieden Ericaceen und einer Rubiaceae errichten konnten. Eventuell hängt diese Abweichung mit dem allgemein höheren Ressourcenangebot pro Hektar im Untersuchungsgebiet zusammen. Schon aus statistischer Sicht steigt so die Wahrscheinlichkeit, die notwendige Grenze zur Errichtung eines Nahrungsterritoriums zu überschreiten. Generell sollte bei der Einteilung des Nahrungssuchverhaltens von Kolibris nach FEINSINGER & COLWELL (1978) beachtet werden, daß neuere Studien (SAZIMA et al. 1994, SCHMITT 2000) wiederholt betont haben, daß eine klare Klassenzuteilung der Kolibriarten zu distinkten Nahrungsstrategien in der Realität kaum anzutreffen ist.

Anders als in vergleichbaren Studien zeigt die Struktur der Pflanzen-Kolibri-Gemeinschaft im untersuchten Bergregenwald keine Untergliederungsmöglichkeit aufgrund von Strata. Von SNOW & SNOW (1972), STILES (1975), FEINSINGER & COLWELL (1978), NEILL (1987), COTTON (1998a) und KRAEMER (1998) wird beschrieben, daß sich in tropischen Wäldern meist zwei gut voneinander trennbare Pflanzen-Kolibri-Gemeinschaften finden, die des Unterwuchses und die der höheren Strata. Für die Pflanzen-Kolibri-Gemeinschaft des Unterwuchs bestimmend sind nektarreiche und zerstreut stehende Pflanzen (z.B. Heliconien), welche vorwiegend von spezialisierten *high-reward-traplinern* (häufig Arten der Gattung *Phaethornis*) genutzt werden und weniger nektarreiche und zerstreut stehende Pflanzen, welche von *fakultativen traplinern* und *Generalisten* genutzt werden. Wohl aufgrund von methodischen Schwierigkeiten liegen für die höheren Staten bisher nur wenige Erkenntnisse vor, doch werden sowohl *high-reward-traplining* (SNOW & SNOW 1972, NEILL 1987) als auch Territorialität an nektarreichen, geklumpt stehenden Ressourcen beschrieben (FEINSINGER & COLWELL 1978, KRAEMER 1998). Die beschriebene Untergliederung ist im Untersuchungs-

gebiet nicht vorzufinden. Dies entspricht der Darstellung der Kolibri-Pflanzengemeinschaft des Bergregenwaldes von SCHMITT (2000), welche ebenfalls auf die Abwesenheit einer Untergliederung der Nektarressourcen anhand von Strata hinweist. Eventuell ist das Fehlen einer Untergliederung im Untersuchungsareal bedingt durch den hohen Anteil an Epiphyten bei den kolibribesuchten Pflanzen. Diese Lebensforme ist in allen Strata anzutreffen, sogar direkt im Unterwuchs, wenn es die Lichtverhältnisse gestatten. Auch nektarreiche, geklumpt auftretende Ericacaeen, wie von FEINSINGER & COLWELL (1978) für die höheren Strata beschrieben, treten hier in allen Schichten auf. Die in anderen Studien als typisch für den Unterwuchs beschriebenen Heliconien (SNOW & SNOW 1972, STILES 1975) fehlen auf der Untersuchungsfläche. Dafür treten nektarreiche und zerstreut stehende Gesneriaceen und Ericaceen auf. Jedoch zeigen sowohl die Gesneriaceen als auch die Ericaceen dabei eine fakultative epiphytische Lebensweise und verteilen sich somit über verschiedene Strata.

Im Unterwuchs abundant anzutreffen sind mehrere Arten von weniger nektarreichen Rubiaceen. Diese zeigen aber nicht immer eine zerstreute räumliche Verteilung, sondern partiell so hohe Dichten, daß sie die Basis für mögliche Nahrungsterritorien bieten. Entsprechend dem Fehlen einer Untergliederung nach Strata finden sich in der Kolibrigemeinschaft des Bergregenwaldes wenige spezialisierte Arten. Von den insgesamt 26 vorkommenden Trochilidae können lediglich drei Arten, *Eutoxeres aquila*, *Ensifera ensifera* und *Phaethornis syrmatophorus* als *high-reward-trapliner* klassifiziert werden, während die restlichen Arten zu den Generalisten zählen. Die *high-reward-trapliner* und die von ihnen besuchten Pflanzen bilden jedoch kein abgrenzbares Subsystem, welches charakterisiert wäre durch eine Zuordnung zu bestimmten Strata oder einer exklusiven Nutzung einer Pflanzenart durch eine Kolibriart. So sind die 8 von *Phaethornis syrmatophorus* genutzten Pflanzenarten über verschiedene Strata verteilt, und für die Hälfte der Arten ist eine Nutzung durch andere langschnäblige Kolibriarten wie z.B. *Coeligena coeligena* und *Doryfera ludovicae* nachgewiesen.

5.3 Blühphänologie

Die Blühphänologie der 72 kolibribesuchten Pflanzen im Untersuchungsgebiet ist signifikant positiv mit den Niederschlägen korreliert. In den regenreicheren Monaten sind im Durchschnitt mehr blühende kolibribesuchte Pflanzenarten anzutreffen als in den trockeneren Monaten. Jedoch muß mit der Korrelation zwischen Blühzeiten und Niederschlägen nicht gleichzeitig ein jahreszeitliches

Muster im Ressourcenangebot einhergehen. Bei einem deutlichen jahreszeitlichen Muster des Ressourcenangebotes sollten vor allem die Anzahl der blühenden Individuen und damit das Ausmaß der Blüten- und Energiemenge beeinflußt werden. Ein Vergleich der Individuenzahl, Blüten- und Energiemengen mit den Niederschlagswerten ergab keine signifikanten Korrelationen, obwohl die Anzahl der blühenden Arten signifikant positiv mit den Niederschlagsmengen korreliert ist. Da jedoch für das Untersuchungsgebiet eine spezielle Klimakonstellation mit einer Niederschlagsspitze im Juni/Juli ohne deutlich ausgebildete Trockenzeit festgestellt wurde (BENDIX & LAUER 1992), besitzt der Klimafaktor Niederschlag keine sehr markante Ausprägung. Diese Tatsache und die teilweise niedrigen Signifikanzniveaus bei den Korrelationen zwischen Artenzahl und Individuenzahl, Anzahl offener Blüten und Energiemengen lassen bei einem direkten Vergleich dieser Parameter mit den Niederschlagsmengen keinen signifikanten Zusammenhang erwarten. Zusätzlich erschwerend für das Finden jahreszeitlicher Muster wirkt sich aus, daß die Blütenzahl pro Individuum und die Energiemenge pro Blüte interspezifisch variieren, sowie von Individuengröße und -alter abhängig sind.

Die Blütezeit von Pflanzen kann neben abiotischen auch von biotischen Faktoren beeinflußt werden (RATHCKE & LACEY 1985, VAN SCHAIK et al. 1993). Beide Faktoren können entweder zu einem zeitlichen Auseinanderstreben oder zu einer zeitlichen Aggregation des Blütenaustriebes einzelner Arten führen. Ein häufig diskutierter biologischer Faktor ist die Konkurrenz um Bestäuber, welche bei syntopen Arten zu einer Divergenz der Blütezeiten führen soll (STILES 1977, WASER 1978, JANZEN 1991, STRUCK 1994, FARNBERGER & PAULUS 1996). Ausgelöst wurde diese Diskussion durch Arbeiten von STILES (1977) und POOLE & RATHCKE (1979), welche eine Staffelung der Blühzeiten voraussagten. Die Hypothese wird vor allem für tropische Bereiche beschrieben (STILES 1977, JANZEN 1991, STRUCK 1994, SAZIMA et al. 1995), weil das Klima in den Tropen meist als relativ konstant angenommen wird, und somit biologische Faktoren dort stärker und klarer ausgeprägt sein sollten. Kolibri-Pflanzengemeinschaften werden zur Untersuchung dieses Aspektes häufig herangezogen, da Trochilidae im Gegensatz zu den Nektarivoren der Paläeotropen als stärker spezialisiert gelten (STILES 1981).

Aufbauend auf den Ergebnissen von STILES (1977) entwickelten POOLE & RATHCKE (1979) einen statistischen Test zur Examinierung der Zufallsverteilung von Blütezeiten. Bei einer Staffelung der Blütezeiten dürften diese keine Zufallsverteilung aufweisen. Obwohl die graphische Darstellung der Blütezeiten der untersuchten kolibribesuchten Pflanzen den Eindruck einer sequentiellen Blüte

nahelegt, ist aufgrund von theoretischen und methodischen Problemen eine Examinierung zur Staffelung der Blütezeiten nicht sinnvoll. Theoretische Voraussetzung für eine Staffelung der Blütezeiten wären homogene Konkurrenzverhältnisse zwischen den Pflanzenarten. Aber selbst bei nah verwandten Pflanzenarten ist eine eindeutige Definition der Konkurrenzverhältnisse äußerst schwierig und mit intensiven Untersuchungen verbunden, welche z.B. Differenzen in der Blütenmorphologie, dem Bestäuberspektrum, der Nektarproduktion, des Reproduktionssystems, der räumlichen Verteilung und ähnlichem eingehend betrachten müßten. Die Gesamtbetrachtung der kolibribesuchten Pflanzengemeinschaft gibt jedoch keine detaillierten Informationen über die Art der Konkurrenzverhältnisse der einzelnen Pflanzenarten zueinander, was eine eindeutige Gruppierung der Pflanzen zur Staffelungsberechnung nicht gestattet. Vergleichbare Studien in tropischen Bereichen kommen zu ähnlichen Resultaten und Interpretationen (MURRAY et al. 1987, COTTON 1998a, KRAEMER 1998). Obwohl diese Studien teilweise in der Lage waren, Sub-Gilden auf Basis des Nahrungssuchverhaltens der Trochilidae, der Zuordnung von Pflanzenarten zu bestimmten Waldstrata oder enger Verwandtschaftsverhältnisse abzugrenzen, konnte keine sequentielle Blüte nachgewiesen werden, welche sich signifikant von einer Zufallsverteilung unterschied. Vermutlich ist es im Rahmen solcher Studien nicht möglich, alle auf die Blühphänologie einwirkenden Faktoren detailliert genug zu erfassen, um zu entscheiden, ob und in welchem Konkurrenzverhältnis die Pflanzenarten zueinander stehen.

Weitere methodische Schwierigkeiten treten vor allem bei der Datenaufbereitung zur Staffelungsberechnung auf. Um eine Staffelung von Blütezeiten berechnen zu können, ist es notwendig, Hauptblühphasen einzugrenzen. Zu diesem Zweck ist es unumgänglich, individuelle Phänologiedaten mittels statistischer Verfahren zu Populationstrends zusammenzufassen und Hauptblühphasen zu definieren. Die hierbei auftretenden methodischen Unterschiede sind zahlreich, seien es die gewählten statistischen Verfahren, die Wahl der Betrachtungsebene für die Berechnung (auf Grundlage von Individuenzahl oder Blütenmenge) oder die jeweilige Definition der Hauptblühphase. Keineswegs unproblematisch gestaltet sich auch die Bewertung der notwendigen Grundgesamtheit der erfaßten Pflanzen und der Phänologietypen der verschiedenen Pflanzenarten (NEWSTROM & FRANKIE 1994). Es ist allgemein bekannt, daß die Tropen eine hohe Artenvielfalt und geringe Individuendichte aufweisen. Bei dieser Untersuchung sind 72 kolibribesuchte Pflanzenarten registriert worden, jedoch 19 Arten sind nur einmal oder mit Individuenzahlen unter 10 vertreten – es ist fraglich, ob diese Grundgesamtheit ausreichend ist, um sinnvolle Aussagen über artspezifische

Hauptblühzeiten machen zu können. Weiterhin erschwerend für die Definition von Hauptblühzeiten wirkt sich aus, daß in den Tropen zahlreichere und andere Phänologietypen vorkommen als in den gemäßigten Breiten (GENTRY 1974). Es ist sowohl ungeklärt, ob alle Phänologietypen gleich gut mit einer Aufnahmemethode erfaßt werden können, als auch, ob mittels einer einzigen Definition für Hauptblühphasen die wirklichen Blühmaxima der verschiedenen Phänologietypen wiedergegeben werden können. Die gefundenen kolibribesuchten Pflanzenarten verteilen sich mit unterschiedlicher Gewichtung auf 4 verschiedene Phänologietypen, wobei die größte Gruppe zu einem in sich sehr heterogenen Typus gehört – dem modifizierten Steady-State Blüher (GENTRY 1974). Ferner ist anzumerken, daß nicht alle in den Tropen auftretenden Phänologietypen einer jährlichen Rhythmik folgen, wodurch die Wahl der Zeiträume zur Staffelungsberechnung von Blütezeiten erschwert wird. Neben den angesprochenen methodischen Schwierigkeiten für die Definition von Hauptblühphasen läßt die beobachtete zeitliche Dynamik der Nektarverfügbarkeit (siehe Kapitel 5.6.) Zweifel aufkommen, ob Staffelungsmuster lediglich anhand von Hauptblühphasen untersucht werden können. Einen besonderen Widerspruch zur Staffelungshypothese bildet die Tatsache, daß *Tillandsia confinis* während des Blühminimums im Januar der Haupt-Nektaranbieter war, obwohl sie sich zu diesem Zeitpunkt nicht in ihrer Hauptblühphase befand.

Insgesamt wird die Hypothese über Bestäuberkonkurrenz und Staffelung von Blütezeiten in der Literatur sehr kontrovers diskutiert (FEINSINGER 1990, PLEASANTS 1990, OLLERTON & LACK 1992). Die am häufigsten genannten Kritikpunkte, wie z.B. Bedenken bei der Definition von Hauptblühzeiten, homogener Konkurrenzverhältnisse und mathematischer Grundgesamtheiten für die Berechnung, sind anhand der vorliegenden Studie nachvollziehbar und unterstützen damit eine kontroverse Sichtweise der Hypothese. OLLERTON & LACK (1992) gehen in ihrer Argumentation sogar soweit zu behaupten, daß die Rolle von Phänologie für die natürliche Selektion überbewertet ist und sich für die Betrachtung evolutiver Vorgänge nicht eignet. Diese Einwände treffen sicherlich auf die untersuchte Pflanzen-Kolibri-Gemeinschaft in Ecuador zu, welche sich durch eine hohe Flexibilität seitens der Trochilidae auszeichnet.

5.4 Das Nektarangebot

Allgemein wird Nektar von Pflanzenarten mit einer Spezialisierung auf Kolibribestäubung mit niedrigen Zuckerkonzentrationen, von ca. 20%, beschrieben

(BAKER 1975). Vermutet wird, daß der für Trochilidae dargebotene Nektar vergleichsweise niedrige Konzentrationen zeigt, da dieselbe die Viskosität des Nektars beeinflußt. Mit steigender Viskosität wird die Nektarentnahme für die mit einem spezialisierten Zungenapparat (Kapillarzunge) ausgestatteten Trochilidae schwieriger, bzw. zeitaufwendiger, wodurch die Energiekosten für die Nektarentnahme im Schwirrflug drastisch steigen (BAKER 1975). Hingegen weisen BOLTEN & FEINSINGER (1978) darauf hin, daß eventuell der dünnflüssige Nektar die Blüte in ihrer Attraktivität für andere Blütenbesucher einschränkt und somit zur Konkurrenzvermeidung beiträgt.

Der in der Untersuchung gefundene Durchschnittswert für die Zuckerkonzentration der kolibribesuchten Pflanzen von 18,8% ± 4,4% korrespondiert mit den Werten von BAKER (1975) und läßt vermuten, daß der überwiegende Teil der gefundenen kolibribesuchten Pflanzen im Untersuchungsgebiet tatsächlich ornithophil ist. Da die Viskosität des Nektars nicht nur von der Zuckerkonzentration, sondern auch von der Umgebungstemperatur abhängig ist, gehen einige Autoren von der Annahme aus, daß auf Kolibribesuche spezialisierte Pflanzen in höheren Lagen eine niedrigere Nektarkonzentration aufweisen als solche in tieferen Lagen (HAINSWORTH & WOLF 1972, CRUDEN et al. 1983, FREEMAN & HEAD 1990). Der in dieser Untersuchung ermittelte Durchschnittswert der Nektarkonzentration unterstützt diese These, indem er sich sehr gut in eine Reihenfolge von Durchschnittswerten aus anderen Studien einfügt. Für höhere Lagen im Paramo fanden KRAEMER & SCHMITT (1991) eine durchschnittliche Konzentration des Nektars von 14,5% und SCHMITT (2000) in einer Höhenlage von 2200-2400 m N.N. einen Mittelwert von 16,3%. Bei Studien im Tiefland ergaben sich höhere durchschnittliche Nektarkonzentrationen; COTTON (1998a) registrierte einen Wert von 19,8% und KRAEMER (1998) ermittelte einen Durchschnittswert von 23,5%.

Auch wenn Nektar eine große Spannweite an verschiedenen chemischen Komponenten enthält (BAKER 1975), so dominieren doch meist die Zucker Saccharose, Fructose und Glucose (BAKER & BAKER 1979, STILES & FREEMAN 1993). Generell ist die Zuckerzusammensetzung einer Pflanzenart recht konstant und variiert nur geringfügig durch Umwelteinflüsse (FREEMAN & HEAD 1990, VILLARREAL & FREEMAN 1990). Insgesamt konnten 29 kolibribesuchte Pflanzenarten mittels HPLC-Analyse auf ihre Nektarzusammensetzung untersucht werden. Bei 27 Arten konnte eine eindeutige Saccharosedominanz festgestellt werden. Dies deckt sich mit anderen Untersuchungen, welche eine Saccharosedominanz bei von Trochiliden bevorzugtem Nektar belegen (BAKER & BAKER 1990, STILES & FREEMAN 1993).

Die Bevorzugung des Disaccharids Saccharose durch Kolibris ist nach Annahme von RIO (1990) und RIO et al. (1992) auf das spezialisierte Verdauungssystem der Trochiliden zurückzuführen. Dieses ermöglicht den Kolibris, Saccharose mit der gleichen Effizienz zu metabolisieren wie Hexosegemische. STROMBERG & JOHNSEN (1990) vermuten, daß chemosensorische Fähigkeiten es den Trochiliden ermöglichen, den Saccharosegehalt des Nektars einzuschätzen. Da aber die bevorzugte Nahrungsressource nicht immer in ausreichendem Maße vorhanden ist oder durch Konkurrenzsituationen schlecht zugänglich sein kann, weichen Kolibris durchaus auch auf Blüten mit anderer Nektarzusammensetzung aus (BAKER & BAKER 1990). Verdeutlicht wird dies in der vorliegenden Untersuchung durch Beobachtung von Kolibribesuchen an einer Bromeliaceae und Gentianaceae, welche aufgrund ihrer Nektarzusammensetzung und Blütenmorphologie andere Bestäuber/Besucher als Trochilidae erwarten lassen. Beide Pflanzenarten liegen ganz oder teilweise mit ihren Blütezeiten in der Periode des Ressourcenminimums kolibribesuchter Pflanzen. Es ist anzunehmen, daß Trochilidae nicht nur flexibel in ihrem Nahrungssuchverhalten sind, sondern auch in der Wahl der Nektarzusammensetzung, wodurch sie sich ein viel weiteres Ressourcenspektrum eröffnen würden. Nach STILES & FREEMAN (1993) könnte die Saccharosedominanz im Nektar auch dazu dienen, die Attraktivität der Ressource für andere potentielle Besucher der Blüte zu reduzieren. Bei kolibribesuchten Pflanzen sind dies vor allem Besuche durch andere Sperlingsvögel (Passeriformes). Passeriformes bevorzugen hauptsächlich Nektar mit Hexosedominanz (BAKER & BAKER 1983), da ihnen ein Enzym zur Saccharoseverwertung fehlt (MARTINEZ DEL RIO 1990). Lediglich spezialisierte Nektarräuber unter den Sperlingsvögeln, wie z.B. Arten der Gattung *Diglossa*, scheinen ein solches Saccharose hydrolisierendes Enzym entwickelt zu haben (STILES & FREEMAN 1993).

Im Untersuchungsgebiet wurden zwei *Diglossa*-Arten (Coerebidae) registriert, *Diglossa cyanea* und *Dyglossa albilatera*. Obwohl beide Arten im Sinne von INOUYE (1983) als primäre Nektarräuber beschrieben werden, konnte für *Diglossa albilatera* mehrmals ein legitimer Besuch an der Orchidee *Elleanthus aurantiacus* REICHB. F. außerhalb des Transektbereiches beobachtet werden. Insgesamt werden 8 Pflanzenarten im Untersuchungsgebiet von *Diglossa albilatera* auf räuberische Weise besucht, meist handelt es sich dabei um Pflanzenarten die pro Individuum viele gleichzeitig öffnende Blüten hervorbringen wie z.B. *Thibaudia floribunda* oder um Pflanzenarten welche lokal eine hohe Blühdichte erreichen wie z.B. *Elleanthus maculatus*. Die vorliegenden Beobachtungen unterstützen die Vermutung von STILES & FREEMAN (1993), daß Saccharosedominanz die Attraktivität der Blüte für *Diglossa*-Arten nicht herabsetzt, da diese Saccharose verwerten können. *Diglossa albilatera* stellt damit ei-

nen Nahrungskonkurrenten zu den Trochilidae dar, welcher sicherlich einen nicht zu verkennenden Einfluß auf das real zur Verfügung stehende Ressourcenangebot hat.

Der Konkurrenzdruck verstärkt sich für einzelne Kolibriarten nochmals, wenn man bedenkt, daß von *Diglossa*-Arten an den Blüten stammende Öffnungen wiederum von sekundären Nektarräubern wie z.B. den Kolibriarten *Adelomyia melanogenys* oder *Urosticte ruficrissa* genutzt werden können. Für *Diglossa cyanea* liegen weniger Gesamtbeobachtungen und lediglich eine Beobachtung von einem räuberischen Blütenbesuch an der Ericaceae *Psammisia guianensis* vor. Die fehlenden Beobachtungen an Pflanzen könnten mit dem allgemeinen Nahrungsverhalten von *Diglossa cyanea* zusammenhängen. Im Vergleich zu anderen Diglossa-Arten wird für *Diglossa cyanea* von HILTY & BROWN (1986) eine verstärkte Frugivorie beschrieben. Auch wenn *Diglossa*-Arten nur zum Teil eine nektarivore Ernährungsweise zeigen, stellen sie dennoch einen Faktor für die Verfügbarkeit des Ressourcenangebotes der Trochilidae dar, der im Rahmen dieser Untersuchung jedoch nicht genauer quantifiziert werden kann.

Auch wenn Nektarmessungen und die daraus gewonnenen Energiewerte nicht die Gesamtheit aller Faktoren berücksichtigen, welche das Ressourcenangebot beschreiben, so ermöglichen Nektaruntersuchungen kombiniert mit Informationen über das Blütenangebot dennoch einen guten Einblick in die Dynamik eines Kolibri-Pflanzensystems.

5.5 Blütenfarben, Blütengestalt und Kronröhrenlänge

Nach SCOGIN (1983) gehören Blütenfarben zu den Attraktanzien, welche Blütenbesucher über große Distanzen anlocken. Rot wird als charakteristische Farbe für die Blüten von vogelbesuchten Pflanzen angegeben (STILES 1981, BAUMBERGER 1987, HEß 1990, WESTERKAMP 1999). Nach BAUMBERGER (1987) zeigen über 90% der vogelbesuchten Pflanzen weltweit eine starke Farbigkeit der Blüten, wobei von der Blüte reflektierte Wellenlängen im roten Endbereich des sichtbaren Lichtes dominieren. Die Beobachtung, daß 50% der während der eigenen Untersuchung gefundenen kolibribesuchten Pflanzen als primäre Lockfarbe Rot zeigen, unterstützt diese Aussage über die Dominanz der Farbe Rot bei Blüten von vogelbesuchten Pflanzen. Jedoch wurden auch andere Blütenfarben gefunden, wie z.B. Weiß, Purpur, Gelb und Blauviolett und ein nicht unwesentlicher Teil der Blüten wies deutliche Farbkontraste (43%) auf. Die Mehrzahl der Kontraste wird aus zwei Farben gebildet, höchst selten fanden sich drei Farben als Kontrastfarben.

Bei den gefundenen Kontrasten ist die primäre Blütenfarbe in der Regel Rot und die sekundäre kontrastierende Farbe meist Weiß, Purpur oder Gelb. Bei vielen Pflanzenarten ließ die Kontrastwirkung gegen Ende der Anthese nach, indem sich z.B. weiße Ericaceenblüten rosa bis rot einfärbten. Eventuell dient das Umfärben der Blüten zum Erhalt der Fernanlockung, während bei Annäherung der verringerte Kontrast die Attraktivität der Blüte für die Vögel reduziert und damit sich die Besuchswahrscheinlichkeit für noch jüngere in der Anthese befindlichen Blüten derselben Pflanze erhöht. BENE (1941) und GRANT (1966) argumentieren, daß die von Kolibris häufig besuchten roten Blüten nicht unbedingt eine Bevorzugung dieser Blütenfarbe durch Kolibris bedeuten. Nach Annahme von GRANT (1966) handelt es sich um eine erlernte Präferenz, meist assoziiert mit migrierenden Trochilidaearten, welche regelmäßig neue Nahrungsquellen finden müssen. Zwar scheinen Kolibris bei ihrer Nahrungssuche die Farbe Rot zu bevorzugen, sie sind jedoch auch in der Lage andere Farben mit Nektarressourcen zu assoziieren (POLEY 1994). Die Fähigkeit zur Selbstdressur auf verschiedenfarbige Nektarquellen gestattet standorttreuen Trochilidae damit eine optimale Ausnutzung der vorhandenen Energieressourcen. Bei der Betrachtung des Blütenangebotes im Untersuchungsgebiet über den Jahresverlauf ist deutlich ein starker Rückgang von Rot im Farbenspektrum der Gesamtblüten von Oktober bis Dezember zu registrieren. In diesem Zeitraum, der mit dem Nektar-Ressourcenminimum zusammenfällt, überwiegen die Farben Weiß und Violett. Zurückzuführen ist die Veränderung im Farbenspektrum auf die Hauptblühphase zweier Rubiaceen, welche als Unterwuchsbäume während dieser drei Monate das Blütenangebot bestimmen. Da die Dominanz der Farben Weiß und Violett in die Zeitspanne einer Ressourcenverknappung fällt, ist es nicht verwunderlich, daß das Besucherspektrum bei beiden Rubiaceen zu über 70% aus residenten Kolibriarten des Gebietes besteht. Dieses Ergebnis würde den vorangehend vorgestellten Thesen entsprechen, jedoch darauf hinweisen, daß nicht nur standorttreue Kolibris sich durch Selbstdressur an bestimmte Blütenfarben binden. Neben der Diskussion über die Bedeutung der Farbe Rot für Trochilidae, sollte nicht unbeachtet bleiben, daß die Farbe Rot nicht nur der Anlockung der visuell orientierten Trochilidae dient, sondern vielmehr als Ausschlußmechanismus für die in der Mehrzahl „rotblinden" Insekten fungiert (STILES 1981, FEINSINGER 1987, SCOGIN 1983, WESTERKAMP 1999).

Entsprechend den Angaben zur Blütengestalt von vogelbesuchten Pflanzen (STILES 1980, 1981, FEINSINGER 1987, FEINSINGER 1990, HEß 1990, WESTERKAMP 1999) fanden sich bei dem überwiegenden Teil der kolibribesuchten Pflanzen funktionelle oder echte Röhrenblüten und Glockenblüten. STILES (1980) setzt Röhrenblüten bei vogelbesuchten Pflanzen mit einer stärkeren Spezialisierung

auf bestimmte Bestäuber gleich. Demnach wäre bei diesen Pflanzenarten eine geringere Bestäuberdiversität und eine hohe Spezifität der Pollenablage zu erwarten. Als Gegensatz hierzu werden z.B. Pinselblüten gesehen, welche meist ein großes Besucherspektrum und eine fehlende Differenzierung bei der Pollenablagerung besitzen (STILES 1980). Der große Anteil der Röhren- und Glockenblüten in der vorliegenden Studie ist sicherlich bedingt durch die geographische Lage des Untersuchungsgebietes. Nicht nur haben Kolibris in den Neotropen in Äquatornähe ihren Verbreitungsschwerpunkt (DEL HOYO et. al 1999), sondern Trochilidae werden im Vergleich mit anderen nektarivoren Vogelgemeinschaften als stark spezialisierte und strukturierte Gruppe in ihrer nektarivoren Lebensweise beschrieben (STILES 1981, FEINSINGER 1987). Jedoch läßt die Einteilung nach Blütengestalttypen keine weitergehenden Schlußfolgerungen auf die Anzahl der besuchenden Kolibriarten und auf den Grad der Spezialisierung auf eine bestimmte Kolibriart bei der Bestäubung zu.

Bei den morphologischen Parametern der kolibribesuchten Pflanzen und den Trochilidae wurde eine sehr große Variationsbreite sowohl der Längen der Kronröhren (6,1-71 mm), als auch der Schnabellängen (13,2-110,5 mm) gefunden. Dies entspricht der Auffassung von BAUMBERGER (1987), daß die Diversität nektarivorer Vögel und vogelbesuchter Blüten geographisch korreliert sind. BAUMBERGER (1987) gibt die höchste Variationsbreite von Schnabellängen nektarivorer Vögel und Kronröhrenlängen von vogelbesuchten Pflanzen für die Tropen an. Eine Gegenüberstellung der Klassen der Kronröhrenlängen der kolibribesuchten Pflanzen und der Schnabellängen der registrierten Kolibris zeigt eine weitgehende Übereinstimmung dieser Parameter in ihrer Verteilung. Die gemessenen Kronröhrenlängen haben mit 67% ihren Schwerpunkt in der Klasse der kurzen-mittellangen Kronröhren; entsprechend ist die Verteilung bei den Schnabellängen der Trochilidae (69% kurze-mittellange Schnabellängen). Die starke Gewichtung der Subfamilie Trochilinae in der Klasse der langschnäbligen Kolibris ist durch die Höhenlage des Untersuchungsgebietes bedingt, da die Vertreter der Subfamilie Phaethornithinae ihren Verbreitungsschwerpunkt im Tiefland haben (DEL HOYO et al. 1999). Schon FEINSINGER (1990) wies darauf hin, daß die Klasse der langschnäbligen Kolibris in höheren Lagen zunehmend durch Arten der Subfamilie Trochilinae präsentiert wird. Allgemein sind nach WOLF et al. (1976) in Hochlandgemeinschaften langröhrige kolibribesuchte Blüten mit einer geringeren Bestäuberdiversität assoziiert als kurzröhrige Blüten. Kolibribesuchte Pflanzenarten mit kurzer Kronröhre sind häufig nicht exklusiv von einer Kolibriart oder nicht mal ausschließlich durch Trochilidae bestäubt (GRANT & GRANT 1968). Dementsprechend würden die gefundenen Klassenverhältnisse

bei den Kronröhrenlängen auf eine opportunistisch geprägte Pflanzen-Kolibrigemeinschaft hindeuten. Die schon zuvor besprochene hohe Flexibilität im Nahrungssuchverhalten, das weite Nahrungsspektrum und ein variierendes Ressourcenangebot würden diese Annahme unterstützen. DARWIN (1862) gehörte zu den ersten Autoren, welche die große Diversität von floralen Strukturen und die Entsprechung zur Bestäubermorphologie dokumentierten. Die Analogie zwischen Schnabellängen von Trochilidae und Kronröhrenlängen bzw. Form der besuchten Blüten wird oft als ein Exempel für Spezialisierung und Koadaptation gewertet (STILES 1981, FEINSINGER 1990, HEß 1990). Zwar entsprechen diesen Annahmen die gefundenen Übereinstimmungen der Klassenverhältnisse bei Kronröhrenlängen und Schnabellängen, jedoch stehen die vorliegenden Beobachtungen über Blütenbesuche dieser These entgegen. Häufig wurde beobachtet, daß Kolibris Blüten besuchten, welche kürzer oder länger als ihre Schnäbel waren. Auch andere Autoren haben dieses Verhalten schon dokumentiert (FEINSINGER 1976, SNOW & SNOW 1980, ARIZMENDI & ORNELAS 1990). Langschnäblige Trochilidae können sowohl von Blüten mit langer Kronröhre als auch von Blüten mit kurzer Kronröhre trinken, wobei in diesem Fall kein Unterschied in der Effizienz der Nektarentnahme zu Kolibris mit kurzen Schnäbeln besteht (TEMELES 1996). Theoretisch kann eine langröhrige Blüte auch von einem Kolibri mit kurzem Schnabel besucht werden, denn die Zunge kann weit über die Schnabelspitze herausgestreckt werden. Jedoch sollte beachtet werden, daß die Effizienz der Nektaraufnahme höher ist, je näher die Schnabelspitze am Nektarresservoir liegt, da in diesem Fall der Schluckzyklus kürzer ist (EWALD & WILLIAMS 1982). Andererseits haben Kolibris mit kurzen Schnäbeln weniger Schwierigkeiten, den Schnabel in enge Blütenröhren einzuführen (TEMELES 1996). Neben der Kronröhrenlänge haben sicherlich noch andere morphologische Blütencharakteristika wie z.B. der Querschnitt (TEMELES 1996) oder die Krümmung der Kronröhre (FEINSINGER 1990) Einfluß auf das Besucherspektrum. Wahrscheinlich ist die Beziehung zwischen Blüten und Kolibrischnäbeln wesentlich komplexer als bisher angenommen und kann nicht anhand einiger weniger Parameter wie z.B. Gestalt oder Corollalänge ausreichend beschrieben werden.

Entsprechend den bisherigen Ergebnissen unterstützt der große prozentuale Anteil der kurzen-mittellangen Kronröhrenklasse bei den untersuchten kolibribesuchten Pflanzen sowie das Fehlen einer zeitlichen Konstanz in der Dominanz der Blütenfarbe Rot die Vermutung, daß die Pflanzen-Kolibrigemeinschaft in Ecuador im wesentlichen opportunistisch geprägt ist.

5.6 Ressourcenverfügbarkeit

5.6.1 Zeitliche Dynamik

Obwohl in den tropischen Gebieten eine klimatische Saisonalität weit weniger deutlich ausgeprägt ist als in den gemäßigten Breiten, konnten Studien der letzten Jahre belegen, daß sogar in asaisonalen Tieflandregenwäldern zeitliche Rhythmen bei Pflanzen und Tieren existieren (Wolf 1970, Stiles 1985, Van Schaik et al. 1993, Szarzynski et al. 2000). Es wird angenommen, daß diese Saisonalitätsmuster durch Niederschlag, Sonneneinstrahlung oder Phänomene wie „El Niño" beeinflußt werden. Konsequenterweise wäre eine gewisse Dynamik der Verfügbarkeit an kolibribesuchten Pflanzen auch für den montanen Bergregenwald in Ecuador zu erwarten, eventuell mit einer mäßigen Ausprägung, da die Trocken- und Regenzeiten im Untersuchungsgebiet nicht sehr markant ausgebildet sind. Nach Wolf (1970) sind Trochilidae als eine Gruppe zu betrachten, welche sehr eng mit der Reproduktionsphase der von ihnen besuchten Pflanzen verbunden ist, da sie den größten Teil ihres Energiebedarfs durch die Aufnahme von floralen Nektar decken. Hierdurch ist die Verfügbarkeit von Nahrungsressourcen für Kolibris auf der Grundlage von Nektaruntersuchungen relativ einfach zu quantifizieren und ermöglicht nicht nur Aussagen über die Variabilität der Ressourcen, sondern auch dafür, wann die Konkurrenz um eine gegebene Ressource am intensivsten sein sollte. Ausgehend von der Anzahl blühender Arten im Jahresverlauf entsteht das Bild eines dynamischen Ressourcenangebotes, welches im Jahresverlauf moderate Wechsel zeigt. Dieser Eindruck verstärkt sich, wenn das Ressourcenangebot nicht nur auf Artebene, sondern auf der letztendlich für Trochilidae entscheidenden Ebene der Individuen, Blüten und der Energie betrachtet wird. Hier sind die Schwankungen in der Ressourcenverfügbarkeit wesentlich deutlicher zu erkennen. Somit steht zwar ganzjährig ein Angebot an kolibribesuchten Pflanzen zur Verfügung, jedoch ist es starken Schwankungen unterworfen. Ausgehend von der Betrachtungsebene der Blüten und der Energie findet sich das Maximum der Ressourcenverfügbarkeit im April, einem der regenreicheren Monate und das Minimum im Januar, einem der regenärmeren Monate. Zwar entspricht dies anderen Studien (Schmitt 2000), welche eine ähnliche Verteilung des Maximums und Minimums beschreiben, jedoch ist eine signifikante Korrelation zwischen Niederschlagswerten und Blüten- bzw. Energieangebot nicht nachweisbar. Der Niederschlag scheint daher nicht der entscheidende Faktor für die gefundene Dynamik zu sein. Bei den starken Schwankungen im Ressourcenangebot ist auffallend, daß diese Wechsel sich teilweise in relativ kurzen Zeiträumen vollziehen. Ein extremes Beispiel hierfür bietet der

Anstieg des Ressourcenangebotes um mehr als das Vierfache innerhalb von nur zwei Wochen im April, hervorgerufen durch den Big-Bang Blüher *Elleanthus maculatus.* Weitere abrupte Erhöhungen des Nektarangebotes werden vornehmlich durch das unstete Blühverhalten einiger Ericaceenarten verursacht. Nach Auffassung von STILES (1980) und SNOW (1981) sollten energiezehrende Vorgänge wie Mauser, Fortpflanzung oder Migration bei Trochiliden mit dem Nahrungsangebot synchronisiert sein. Bei der hier beobachteten Ressourcendynamik scheint der Anstieg aber manchmal so kurzfristig zu sein, daß es unwahrscheinlich ist, daß die Kolibris genügend Zeit haben, um in adäquater Weise zu reagieren. Zu einer vergleichbaren Schlußfolgerung kommen auch MONTGOMERIE & GASS (1981) bei ihren Untersuchungen über Pflanzen-Kolibrigemeinschaften gemäßigter und tropischer Zonen. Aufgrund der kurzfristigen Veränderungen im Ressourcenangebot, kombiniert mit dem unsteten Blühverhalten einiger kolibribesuchter Pflanzenarten, wird die Vorhersagbarkeit des Ressourcenangebotes stark eingeschränkt.

Nicht nur die Höhe des Nektarangebotes variiert, sondern auch seine Zusammensetzung. Der Anteil der einzelnen kolibribesuchten Pflanzenarten an der Ressourcenlandschaft ist nicht stetig, sondern schwankt im Jahresverlauf. Unabhängig von der Höhe des jeweiligen Gesamtnektarangebotes wird ein Großteil der Energieressource von einigen wenigen Arten geliefert. Das gesamte Untersuchungsjahr hindurch bestimmten 1-4 Pflanzenarten das Nektarangebot. Ein Gesamtüberblick über die Beteiligung der einzelnen kolibribesuchten Pflanzenarten an der Ressourcenlandschaft ergibt, daß von den 72 gefundenen Arten lediglich 14 Arten als wesentlich für die Charakterisierung des Nektarangebotes eingestuft werden können. Diese 14 Pflanzenarten erscheinen grundlegend für das Nektarangebot, da sie wenigstens zu einem Drittel des Untersuchungsjahres am Nektarangebot beteiligt waren und hierbei mindestens einmal einen Anteil von 10% oder mehr zum Ressourcenangebot beitrugen. Innerhalb dieser Pflanzengruppe, welche sich auf die Familien Bromeliaceae, Ericaceae und Rubiaceae konzentriert, lassen sich zwei unterschiedliche Angebotsmuster erkennen. Das erste Muster ist geprägt durch eine nur kurzfristige Beteiligung von über 10% am Gesamtnektarangebot. Die überwiegende Zahl der Ericaceaen im Untersuchungsgebiet folgt diesem Muster, indem sie in unregelmäßigen Abständen immer wieder kurzzeitig mit wenigen Individuen, aber vielen Blüten auftreten. Meist resultiert daraus eine abrupte Erhöhung des Ressourcenangebots, welche aber nur von kurzer Dauer ist. Das zweite Angebotsmuster ist gekennzeichnet durch eine größere Beständigkeit des Nektarangebots. Pflanzenarten, welche diesem Muster folgen, sind wenigstens die Hälfte ihrer

Gesamtblühdauer mit über 10% am jeweiligen Ressourcenangebot beteiligt. Sie bilden die Grundlage für ein zuverlässiges Nektarangebot über längere Perioden. Diese Gruppe wird von wenigen Pflanzenarten aus den Familien Bromeliaceae und Rubiaceae gebildet, welche lange Blühperioden und hohe Individuenzahlen aufweisen. Die Bedeutung dieser Pflanzenarten innerhalb der Pflanzen-Kolibri-Gemeinschaft wird überdies durch ihr weites Besucherspektrum unterstrichen. Letzteres setzt sich vornehmlich aus im Untersuchungsgebiet residenten Kolibriarten zusammen. Gemäß der hohen Dynamik des Angebotes an kolibribesuchten Pflanzen ist jedoch zu vermuten, daß einzelne Kolibriarten der Trochilidengemeinschaft im Bergregenwald von Ecuador großen Fluktuationen in ihrem Nahrungsangebot ausgesetzt sind. Diesbezüglich sollten diese Trochilidae eine gewisse Flexibilität in ihrem Nahrungsverhalten und im Management ihres Energiebudgets besitzen (TIEBOUT 1991).

Bei der Betrachtung des Lebensformenspektrums des Ressourcenangebotes ist der geringe Anteil von großen Bäumen hervorstechend. Übereinstimmend mit den Angaben für neotropische Wälder von STILES (1981) finden sich Epiphyten, Sträucher, kleine Bäume im Unterwuchs, Kletterpflanzen und krautige Pflanzen. Das fast völlige Fehlen von Bäumen des Kronenbereiches bei ornithophilen Pflanzen der Neotropen wird auf das Sozialverhalten der Trochilidae zurückgeführt (STILES 1981). Im Gegensatz zu nektarivoren Vögeln der Paläotropis sind Trochilidae extreme Einzelgänger, welche dementsprechend auch alleine auf Nahrungssuche gehen. Nektarivore der Paläotropis suchen häufig in gemischten Gruppen nach Nahrung und leeren so schnell das Nektarangebot großer Bäume und ziehen weiter. Kolibris hingegen neigen dazu, Territorien an ergiebigen Nektarquellen zu errichten, und würden somit einer Fremdbestäubung entgegenwirken. Von den drei gefunden kolibribesuchten Baumarten des Kronenbereiches kann lediglich die Rubiaceae *Palicourea sulphurea* als ornithophil betrachtet werden. Die Bombacaceae und die Clusiaceae sind aufgrund ihrer Blütencharakteristika eher als chiropterophil und cantharophil einzustufen und werden in opportunistischer Weise von Kolibris genutzt. Bei der Gesamtbetrachtung des Lebensformenspektrums sind die Epiphyten, wie nicht anders zu erwarten in einem Berglandregenwald, die vorherrschende Gruppe. Jedoch ist diese Dominanz nicht zeitlich konstant. Während der trockeneren Monate zwischen September und Dezember sind die Phanerophyten, repräsentiert durch drei Rubiaceenarten und die Ericaceae *Thibaudia floribunda*, im Unterwuchs die vorherrschende Lebensform bei den kolibribesuchten Pflanzen. Vermutlich ist dieser Wechsel in der erhöhten Sonneneinstrahlung und den geringen Niederschlägen begründet. Während die Trockenperiode für die Phanerophyten im

Unterwuchs einen größeren Lichtgenuß ermöglicht, verursacht sie gleichzeitig für die an exponierten Orten wachsenden Epiphyten einen erhöhten Wasserstreß.

Insgesamt unterliegt das Ressourcenangebot im Bergregenwald Ecuadors einer hohen zeitlichen Dynamik. Charakteristisch sind hierbei kurzfristige Wechsel in der Höhe und Zusammensetzung des Nektarangebotes. Die in dieser Untersuchung beobachtete zeitliche Dynamik läßt vermuten, daß die Ressourcenlandschaft sich von Jahr zu Jahr verändert, ähnlich den jährlich veränderten Blühfolgen, welche STILES (1977) bei seinen Untersuchungen an von Schattenkolibris besuchten Pflanzen im Tieflandregenwald in Costa Rica feststellen konnte. Grundlegend für die Variabilität des Ressourcenangebotes dürfte die Pflanzengruppe sein, welche abrupte und kurzfristige Veränderungen des Nektarangebotes verursacht. Da die Pflanzenarten dieser Gruppe häufig unregelmäßige Blühzyklen zeigen, sind nicht nur die Zeitpunkte für eine Erhöhung variabel, sondern es ergeben sich zugleich immer wieder Neukombinationen in der Zusammensetzung des Nektarangebotes. Hierdurch ist eine eindeutige Voraussage über Zeitpunkte und Zusammensetzung von Extremen im Ressourcenangebot nicht mehr realisierbar. Erschwert wird eine Prognose der Ressourcenlandschaft zusätzlich von der Tatsache, daß in tropischen Bereichen nicht alle Pflanzenarten einem jährlichen Blührhythmus folgen. So ist für die in dieser Studie dominante Pflanzenfamilie der Bromeliaceae bekannt, daß die meisten Vertreter dieser Familie nur einmal am Ende ihres Lebenszyklus blühen. Um daher eventuell langfristige Muster in der Ressourcendynamik von kolibribesuchten Pflanzen in tropischen Vegetationseinheiten erkennen zu können, sollten saisonale Veränderungen über größere Zeitskalen untersucht werden.

5.6.2 Räumliche Verteilung

Aufgrund ihrer geringen Körpergröße und ihres Schwirrfluges während der Nahrungsaufnahme sind Kolibris von einer häufigen Energiezufuhr abhängig (GASS 1978, HAINSWORTH & WOLF 1972). Neben der Deckung des momentanen Energiebedarfs bei jeder Nektaraufnahme müssen Trochilidae mit ihrer täglichen Nahrungsaufnahme gleichzeitig noch zusätzliche Energiereserven für die nächtliche Hungerperiode bilden (HAINSWORTH 1981). Die Verteilung der Nektarressourcen im Raum ist neben der kontinuierlichen Verfügbarkeit der Energieressourcen ein wichtiger Faktor für Trochiliden. Die Vegetation des Transektbereiches ist nicht homogen. Mittels des Systems nach PAULSCH (pers. Mitteilung) konnten sechs verschiedene Struktureinheiten der Vegetation unterschieden werden. Dies legt die Annahme nahe, daß die kolibribesuchten

Pflanzen des Gebietes nicht nur einer zeitlichen Dynamik unterliegen, sondern gleichfalls eine räumliche Variabilität aufweisen. Entsprechend dieser Annahme zeigen die kolibribesuchten Pflanzen keine gleichmäßige räumliche Verteilung über die Untersuchungsfläche von einem Hektar. Vielmehr korrespondieren Vorkommen und Abundanz der Pflanzen mit den auf der Transektfläche gefundenen Struktureinheiten der Vegetation. Anhand der α-Diversität lassen sich die gefundenen Unterschiede nicht erklären, da die Werte für die α-Diversität der sechs Struktureinheiten sich kaum voneinander unterscheiden. Lediglich die Struktureinheit „Melastomataceen-Wald mit vielen Bodenbromelien" grenzt sich durch ihre geringfügig niedrigere α-Diversität von anderen Einheiten ab. Diese Differenz dürfte aus der größeren Artenzahl und Häufigkeit der Bodenbromelien in der Einheit „Melastomataceen-Wald mit vielen Bodenbromelien" resultieren.

Auch eine Betrachtung des Lebensformenspektrum der einzelnen Struktureinheiten, sowohl auf Art- als auch auf Individuenniveau, liefert keinen Erklärungsansatz für die Unterschiede zwischen den sechs Vegetationseinheiten. Vielmehr entsprechen die Verteilungen der Lebensformen in den einzelnen Struktureinheiten immer der Verteilung der Lebensformen auf der Gesamtfläche. Stets sind Epiphyten die dominierende Gruppe, gefolgt von den Phanerophyten. Wahrscheinlich ist, daß die Unterschiede zwischen den Struktureinheiten in ihrer Artenzusammensetzung begründet sind, worauf die mittels SPATZ-Koeffizienten berechnete β-Diversität schließen läßt. Ausgehend von den Werten der β-Diversität bestehen die geringsten Gemeinsamkeiten zwischen der Einheit „Melastomataceen-Wald mit vielen Bodenbromelien" und den Einheiten „Schluchtwald" und „Mesophyller Schluchtwald". Diese Einheiten zeigen gleichzeitig die größten Differenzen in der Vegetationsstruktur und der räumlichen Entfernung zueinander.

Mittels Diskriminanzanalyse konnte bestätigt werden, daß Unterschiede in der Artenzusammensetzung und Verteilung der kolibribesuchten Pflanzen zwischen den Struktureinheiten existieren. In der Gesamtauftrennung der Diskriminanzanalyse sind die Struktureinheiten mit einem Wilks´ Lambda von ca. 0,002 klar voneinander getrennt. Bei der Betrachtung des Partiellen Wilks´ Lambda wird deutlich, daß die Auftrennung der einzelnen Struktureinheiten vorwiegend auf fünf Arten beruht (*Elleanthus maculatus*, *Guzmania paniculata*, *Tillandsia* spec. (B5) *Tillandsia confinis*, *Palicourea luteonivea*). Drei dieser Arten (*Elleanthus maculatus*, *Tillandsia confinis*, *Palicourea luteonivea*) fielen schon in der Diskussion über die zeitliche Dynamik durch ihre besondere Stellung im Ressourcenangebot auf, indem sie zeitweise bestimmend für das Nektarangebot waren. Mittels der fünf Arten lassen sich die Struktureinheiten gut charakterisie-

ren und voneinander trennen. Besonders deutlich sind die Einheiten „Melastomataceen-Wald mit vielen Bodenbromelien“ und „Palmen-Bergregenwald“ von den anderen Struktureinheiten abgegrenzt. Beide zeigen eine sehr hohe Abundanz der Epiphyten *Elleanthus maculatus* und *Tillandsia confinis* gegenüber den restlichen Struktureinheiten. Dies bedeutete, daß in Zeiträumen, in welchen das Ressourcenangebot von *Elleanthus maculatus* und *Tillandsia confinis* bestimmt war, sich das Ressourcenangebot hauptsächlich in diesen beiden Struktureinheiten konzentrierte. Ein solches Blühangebot dürfte hinsichtlich seiner zeitlichen und räumlichen Konzentration sehr attraktiv für Trochilidae sein, da Kolibris aufgrund ihrer Energielimitierung Blütenanhäufungen mit hohem Nektarangebot bevorzugen (Wolf et al. 1975, Gass & Sutherland 1985).

Guzmania paniculata hingegen ist eine typische Bodenbromelie, welche fast ausschließlich im „Melastomataceen-Wald mit vielen Bodenbromelien“ vorkommt. In den anderen Einheiten fehlt sie oder kommt, wie im „Palmen-Bergregenwald“ nur stark vereinzelt vor. Es ist zu vermuten, daß der Faktor Licht in diesem Fall eine entscheidende Rolle spielt. Sowohl die Einheit „Melastomataceen-Wald mit vielen Bodenbromelien“ als auch der „Palmen-Bergregenwald“ sind lichter im Vergleich zu den anderen Einheiten. Jedoch scheinen die Lichtverhältnisse am Boden des „Palmen-Bergregenwaldes“ nicht ausreichend für ein abundantes Vorkommen von *Guzmania paniculata*. Da *Elleanthus maculatus* und *Tillandsia confinis* jedoch Epiphyten sind, treten diese im „Palmen-Bergregenwald“ in höheren Strata auf als im „Melastomataceen-Wald mit vielen Bodenbromelien“. Diese Strata des „Palmen-Bergregenwaldes“ sind aufgrund der gefiederten megaphyllen Blätter der häufig vorkommenden Palmen lichter als die der anderen Einheiten. Zwischen Oktober und Anfang Dezember war die Rubiaceae *Palicourea luteonivea* maßgeblich am Energieangebot beteiligt. Da *Palicourea luteonivea* in hoher Abundanz im Unterwuchs des „Bambus-Bergwaldes“ und im „Melastomataceen-Wald mit vielen Bodenbromelien“ vorkommt, war während dieses Zeitraumes ein Großteil des von *Palicourea luteonivea* gelieferten Ressourcenangebotes in diesen beiden Einheiten lokalisiert. Ferner unterscheidet sich der „Bambus-Bergwald“ von den anderen Struktureinheiten durch ein hohes Vorkommen der Bromelienarten *Tillandsia* spec. (B5) und *Vriesea incurva*. Die Bromelie *Tillandsia* spec. (B5) ist ein typischer Steady-State Blüher, welcher über lange Zeiträume und an immer gleicher Stelle im „Bambus Bergwald“ blühte. Hierdurch stellt die Art für einzelne Kolibriarten über längere Zeit eine sehr verläßliche Nektarquelle dar.

Obwohl die Einheiten „Schluchtwald“ und „Mesophyller Schluchtwald“ sich eindeutig von den restlichen vier Einheiten durch eine extrem niedrige Abun-

danz an kolibribesuchten Pflanzen abgrenzen, ist eine signifikante Unterscheidung der beiden Einheiten voneinander mit Hilfe der Diskriminanzanalyse nicht möglich. Wahrscheinlich hat das entscheidende Merkmal (unterschiedliche Blattgrößen der oberen Baumschicht), welches die beiden Struktureinheiten voneinander trennt, keinen Einfluß auf die Abundanz und Artenzusammensetzung der kolibribesuchten Pflanzengemeinschaft. Daher sollten der „Schluchtwald" und der „Mesophylle Schluchtwald" als eine Struktureinheit betrachtet werden. Diese Struktureinheit bietet im Vergleich mit den anderen Einheiten den Trochiliden das geringste Energieangebot, welches aufgrund der geringen Abundanz der kolibribesuchten Pflanzenarten auch noch weiträumiger verteilt ist. Ein höheres Energieangebot wird nur sehr kurzfristig und lokal begrenzt durch einzelne Ericaceenarten wie *Psammisia guianensis* erreicht.

Bedingt durch die Heterogenität der Vegetationsstruktur des untersuchten Bergregenwaldes in Ecuador unterliegt das Ressourcenangebot neben einer zeitlichen Dynamik in der Höhe und Zusammensetzung gleichzeitig einer räumlichen Variabilität, welche durch kurzfristige Standortwechsel der Ressource gekennzeichnet ist. Somit wird jegliche Vorhersage des Ressourcenangebotes aufgrund der ständigen kurzfristigen zeitlichen und räumlichen Wechsel stark eingeschränkt.

Insgesamt betrachtet zeigt die Pflanzen-Kolibri-Gemeinschaft des Bergregenwaldes in Südecuador eine hohe Diversität. Charakteristisch für die Organisation der Kolibrigemeinschaft sind wenige Spezialisten und ein hoher Anteil an Generalisten mit weitem Nutzungsspektrum. Dies läßt auf eine große Flexibilität der Kolibrigemeinschaft schließen, welche in Anbetracht der hohen zeitlichen und räumlichen Dynamik in der Höhe und Zusammensetzung des Ressourcenangebotes nur zum Vorteil gereichen kann.

Generell weißt die Pflanzen-Kolibri-Gemeinschaft in Ecuador größere Ähnlichkeit mit Pflanzen-Kolibri-Gemeinschaften der gemäßigten Breiten auf, welche durch Konvergenz und eine nichtspezifische Pflanzen-Bestäuber Assoziation geprägt sind (Brown & Kodric-Brown 1979), als mit tropischen Pflanzen-Kolibri-Gemeinschaften, welche sich gemeinhin durch einen hohen Spezialisierungsgrad auszeichnen (Snow & Snow 1972, Stiles 1975, Feinsinger & Colwell 1978).

6 Zusammenfassung

6.1 Zusammenfassung

Im Rahmen des DFG-Projekts „Ökosystemare Kenngrößen tropischer Bergregenwälder“ wurde die Artenzusammensetzung und Dynamik der Pflanzen-Kolibri-Gemeinschaft eines primären tropischen Bergregenwaldes (1900-2100 m N.N.) untersucht. Die Freilandarbeiten wurden auf einer ein Hektar großen Fläche im Süden Ecuadors (Provinz Zamora-Chinchipe) durchgeführt und umfassen einen vollständigen Jahreszyklus (Oktober 1998 bis Oktober 1999). In einem Rhythmus von 14 Tagen wurde die Anzahl der blühenden Individuen, der offenen Blüten, Knospen, die Artzugehörigkeit, die Lebensform und der Wuchsort der kolibribesuchten Pflanzen quantitativ erfaßt. Zur Abschätzung des Energieangebotes wurden an ausgewählten Pflanzenarten Nektaruntersuchungen (Konzentration, Zusammensetzung; Tagesproduktion) vorgenommen. Die nektarivore Avifauna wurde mittels Beobachtungen und Netzfängen erfaßt.

Im primären Bergregenwald im südlichen Ecuador werden 67 Pflanzenarten nachweislich von Trochilidae besucht, für weitere 5 Arten sind Kolibribesuche aufgrund der Blütenfarbe und -morphologie als höchst wahrscheinlich anzunehmen. Auf der Fläche von einem Hektar wurden insgesamt 3186 blühende Einzelindividuen kolibribesuchter Pflanzen aus 12 Familien gefunden. Dominierend ist die Pflanzenfamilie der Bromeliaceae mit 21 verschiedenen Arten, gefolgt von den Orchidaceae mit 18 Arten und den Ericaceae mit 10 Arten. Die Mehrheit der Pflanzenarten ist mit sehr niedrigen Individuenzahlen vertreten, lediglich einzelne Pflanzenarten der Familien Bromeliaceae und Orchidaeace traten mit höheren Abundanzen auf. Im Lebensformenspektrum der kolibribesuchten Pflanzenarten herrschen die Epiphyten (59%) vor, gefolgt von den Phanerophyten (29%), Lianen (8%) und den Chamaephyten (4%). Der überwiegende Teil der kolibribesuchten Pflanzen wies kurze-mittellange Kronröhren auf (< 28 mm) und besaß funktionelle oder echte Röhrenblüten und Glockenblüten. Als primäre Lockfarbe fand sich bei 50% der Pflanzen die Farbe Rot, und ein nicht unwesentlicher Anteil der Blüten wies Farbkontraste (43%) als Attraktanzien auf. Die interspezifische Variabilität des Nektarvolumens war sehr hoch, der Mittelwert des pro Tag und Blüte sezernierten Volumens lag bei 38,6 µl ± 153,5 µl. Die Nektaruntersuchungen ergaben eine durchschnittliche Zuckerkonzentration von 18,8% ± 4,4%, sowie eine Saccharosedominanz bei der Zucker-

zusammensetzung. Dies läßt vermuten, daß der überwiegende Teil der gefunden kolibribesuchten Pflanzen tatsächlich ornithophil ist.

Das Angebot an kolibribesuchten Pflanzenarten wird von 26 verschiedenen Trochiliden und zwei Coerebiden (Zuckervögel) genutzt. Lediglich 8 Kolibriarten sind regelmäßig im primären Bergregenwald anzutreffen, die restlichen Arten nutzen das Gebiet nur über kurze Zeiträume. Die 8 residenten Kolibriarten nutzen insgesamt 74% aller im Gebiet gefundenen kolibribesuchten Pflanzenarten. Charakteristisch für die Organisation der Kolibrigemeinschaft sind wenige Spezialisten und ein hoher Anteil an Generalisten mit weitem Nutzungsspektrum. Nahrungsterritorien sind selten, da das Nektarangebot nur gelegentlich über kurze Zeiträume und lokal begrenzt entsprechend dicht und reichhaltig ist.

Insgesamt unterliegt das Ressourcenangebot an kolibribesuchten Pflanzen im Bergregenwald Ecuadors einer hohen zeitlichen und räumlichen Dynamik. Charakteristisch sind hierbei kurzfristige Wechsel in der Höhe und Zusammensetzung des Nektarangebots. Ausgehend von der Betrachtungsebene der Blüten und Energie findet sich das Maximum der Ressourcenverfügbarkeit in einem regenreicheren Monat (April) und das Minimum in einem trockeneren Monat (Januar). Jedoch ist eine signifikante Korrelation zwischen Niederschlagswerten und Blüten/Energie nicht nachweisbar. Auf der Untersuchungsfläche konnten sechs Einheiten nach Merkmalen der Vegetationsstruktur ausgewiesenen werden. Diese glichen sich hinsichtlich ihrer β-Diversität, jedoch konnten fünf der Einheiten anhand ihrer Artenzusammensetzung an kolibribesuchten Pflanzen (β-Diversität) unterschieden werden.

Generell weist die untersuchte Pflanzen-Kolibri-Gemeinschaft im Bergregenwald Ecuador größere Ähnlichkeit mit Pflanzen-Kolibri-Gemeinschaften der gemäßigten Breiten auf, welche durch Konvergenz und eine nichtspezifische Pflanzen-Bestäuber Assoziation geprägt sind (Brown & Kodric-Brown 1979), als mit tropischen Gemeinschaften, welche sich gemeinhin durch einen hohen Spezialisierungsgrad auszeichnen (Snow & Snow 1972, Stiles 1975, Feinsinger & Colwell 1978).

6.2 Summary

Conducted under the auspices of the DFG Project „Ecosystematic Indices of Tropical Mountain Rainforests," this project examined the species composition and dynamics of the plant-hummingbird community of a primary tropical mountain rainforest by means of field research carried out over the course of a

full year (October 1998 to October 1999) on one hectare in southern Ecuador. At 14-day intervals, the number of flowers and buds belonging to visited plants was registrated, their spatial distribution was mapped, and species and lifeform was identified. Nectar concentration, nectar composition, and daily nectar production of selected species were measured in order to determine the energy supply. The nectarivorous avifauna was studied by means of observation and mist netting.

In the primary mountain rainforest of southern Ecuador, 67 plant species were verified to be visited by Trochilidae; given evidence from flower colors and morphology, it is highly likely that another five species should be included in this count. On the hectare-sized area under investigation, a total of 3186 flowering plants were found that belonged to hummingbird-visited species, representing altogether 12 different families. Dominant among these was the plant family Bromeliaceae with 21 distinct species, followed by Orchidaceae with 18 species, and Ericaceae with 10 species. The majority of the plant species was represented by very few individuals, and only a few species of the families Bromeliaceae and Orchidaceae appeared in larger numbers. In the spectrum of lifeforms of hummingbird-visited plant species, epiphytes was dominant (59%), followed by the phanerophytes (29%), lianas (8%), and chamaephytes (4%). The majority of the hummingbird-visited plants had short-to-mid-length flower tubes and possessed either functional or real tubiform or campanulate flowers. The primary attractant color of 50% of the plant species was red, and a significant number (43%) of the flowering species did show color contrasts as an attraction. The interspecific variability of nectar volume was very high, and the mean value of the volume of nectar produced per day and per flower was 38,6µl ± 153,5µl. Analysis of nectar sugar content revealed an average sugar concentration of 18.8% ± 4.4%, and a preponderance of sucrose among the sugars. This data suggests that the majority of plants found to be visited by hummingbirds are, in fact, ornithophile.

Hummingbird visited plant species in the area received visits from 26 species of Trochilidae and two species of Coerebidae. Merely eight species of hummingbirds are regularly found in the mountain rain forest; the remaining species would appear to visit the area only for short periods of time. The eight resident species of hummingbirds use a total of 74% of all hummingbird visited species found in the area. Characteristic of the organization of the hummingbird community are the small number of specialists and the considerable preponderance of generalists. Food territories are rare, since the nectar supply is only sufficiently high over short periods and in very limited areas.

As a whole, the supply of resources provided by hummingbird-visited plants in the mountain rainforest of Ecuador is subject to a high degree of temporal and spatial dynamism. Characteristic of this dynamics are shortterm changes in the quantity and composition of the nectar supply. Considered in terms of an analysis of the flowers and of energy available, resource levels attained their maximum in a rainy month (April) and were at a minimum in a more dry month (January). Nonetheless, it is not possible to show a significant correlation between measured precipitation and the number of flowers or the amount of energy available. In the area in which the present field research was carried out, PAULSCH (unpubl.) has identified six distinct regions, differentiated according to characteristics of vegetation structure. Although these were similar to each other in terms of their alpha-diversity, five of the units could be distinguished also on the basis of the species composition of hummingbird-visited plants (beta-diversity).

In general, the studied plant-hummingbird community of Ecuador displays more similarities with plant-hummingbird communities in temperate regions, which are characterized by convergence and a non-specific association between plants and pollinators, than they do with tropical communities, which classically show a high degree of specialization.

6.3 Resumen

En marco del proyecto de la DFG „Parámetros ecosistemáticos de bosques tropicales montañosos perturbados y no perturbados“ fueron investigados la composición de especies y la dinámica de una comunidad de plantas y colibris de un bosque tropical montano primario (1900-2100 msnm). El trabajo de campo fue realizado en una parcela de un hectarea en el sur del Ecuador (provincia de Zamora-Chinchipe) y comprendió un ciclo completo de un año (octubre de 1998 a octubre de 1999). Para cada especie de plantas visitadas por colibris, se registraron la forma de vida y el lugar de crecimiento y, en un rítmo de 14 dias, el número de individuos en flor así como el número de flores y botones. Para evaluar la disponibilidad de energía, se hizo análisis de néctar (concentración, composición, producción diaria) en plantas seleccionadas. La avifauna nectarívora se registró mediante observaciones y capturas de red.

En el bosque montano primario del sur del Ecuador, al menos 67 especies de plantas son visitadas por colibris de la familia Trochilidae, y lo mismo se puede asumir para cinco especies más las cuales comparten el color y la morfología floral. Dentro de un área de un hectarea, se encontró un total de 3186 individuos

en flor de plantas visitadas por colibris, representando 12 familias. Dominan las bromeliaceas con 21 especies, seguidas por las orquídeas con 18 especies y las ericaceas con 10 especies. La mayoría de las especies están representadas por pocos individuos, y solamente algunas bromeliaceas y orquídeas demostraron abundancias más altas. Las formas de vida son dominadas por epífitas (59%), seguidos por las fanerófitas (29%), las lianas (8%) y las caméfitas (4%). La mayoría de las plantas tenían corolas cortas hasta medianas (< 28 mm) y flores tubulosas y flores campánulosas, funcionales o verdaderas. Alrededor de 50% de las plantas tenían rojo como principal color atrayente, y una parte significante (43%) de las flores tenía contrastes de color. La variabilidad entre especies del volumen de néctar fue muy alta, siendo 38,6 ± 153,5 µl por día y flor en promedio. El análisis del néctar resultó en una concentración de azucar de 18,8% ± 4,4%, con una dominancia de sacarosa. Esto permite la conclusión que la mayoría de las plantas visitadas por colibris realmente son ornitófilas.

La oferta de plantas visitadas por colibris es aprovechada por 26 especies de Trochilidae y dos de Coerebidae. Solamente ocho especies de colibris se encuentran con regularidad en el bosque montano primario, mientras que las restantes aprovechan el área por poco tiempo. Las ocho especies residentes en total visitan al 74% de las plantas que son visitadas por colibris en el área. La organización de la comunidad de colibris es caracterizada por pocos especialistas y un alto porcentaje de generalistas con un amplio espectro de aprovechamiento. Son raros los territorios de nutrición ya que una abundante disponibilidad de néctar solo ocurre durante poco tiempo y en áreas localmente restringidas.

En total, la disponibilidad de plantas visitadas por colibris en el bosque montano del Ecuador está sujeto a una alta dinámica temporal y espacial, la cual se caracteriza por cambios abruptos en la cantidad y la composicion de néctar. Desde el punto de vista de las flores y energía, la disponibilidad máxima de recursos ocurre durante un mes de alta precipitación (abril), mientras que el mínimo se encuentra en un mes de baja precipitación (enero). Sin embargo, no se puede comprobar una correlación significativa entre la precipitación y el ofrecimiento de flores y energía. En un trabajo paralelo realizado por Axel Paulsch, dentro del área de estudio se encontraron seis unidades distinctas según la estructura de la vegetación. Estos no demostraron diferencias en su diversidad alfa, sin embargo, cinco unidades podían ser diferenciados por su composición de plantas visitadas por colibris, o sea en su diversidad beta.

En general, la comunidad de plantas y colibris en el área de estudio en Ecuador demuestra más similaridades con comunidades pertenecentes a zonas templadas, las cuales son marcadas por un alto nivel de convergencia y por asociaciones no

específicas entre plantas y polinizadores, mientras que existen menos similaridades con comunidades tropicales caracterizadas por un alto grado de especialización.

7 Literatur

ARIZMENDI, M.C. & ORNELAS, J.F. (1990): Hummingbirds and their flower ressources in a tropical dry forest in Mexico. - Biotropica 22: 172-180.

BACKHAUS, K., ERICHSON, E., PLINKE W. & WEIBER, R. (1996): Multivariate Analysemethoden - Eine anwendungsorientierte Einführung. - 6. Aufl., Springer, Berlin.

BAKER, H.G. (1975): Sugar concentration in nectars from hummingbird flowers. – Biotropica 7: 37-41.

BAKER, H.G. & BAKER, I. (1979): Sugar ratios in nectar. - Phytochem. Bull. 12: 43-45.

BAKER, H.G. & BAKER, I. (1983): Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. - JONES, C.E. & LITTLE, R.J. (eds.): Handbook of Experimental Pollination Biology, pp 111-141, Van Nostrand Reinhold, New York.

BAKER, H.G. & BAKER, I. (1990): The predictive value of nectar chemistry to the recognition of pollinator types. - Israel J. Bot. 39: 157-166.

BALSLEV, H. (1988): Distribution patterns of Ecuadorean plant species. - Taxon 37: 567-677.

BARTLHOTT, W.; LAUER, W. & PLACKE, A. (1996): Global distribution of species diversity in vascular plants: towards a world map of phytodiversity. - Erdkunde 50: 317-327.

BAUMBERGER, R. (1987): Floral Structure, Coloration, and Evolution of Bird-Pollinated Plants; Correlation with Function Traits in Nectarivorous Birds. - Dissertation, ADAG Adminstration & Druck AG, Zürich.

BAWA, K.S. (1979): Breeding systems of trees in a tropical wet forest. - N Z J Bot. 17: 521-524.

BAWA, K.S. (1990): Plant-pollinators interactions in tropical rain forests. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 21: 399-422.

BENDIX, J. & LAUER, W. (1992): Die Niederschlagsjahreszeiten in Ecuador und ihre klimadynamische Interpretation. - Erdkunde 46: 118-134.

BENE, F. (1941): Experiments on the colour preference of black-chinned hummingbird. - Condor 43: 237-242.

BLEIWEISS, R. (1998a): Tempo and mode of hummingbird evolution. - Biol. J. of Linnean Soc. 65: 63-76.

BLEIWEISS, R. (1998b): Origin of hummingbird faunas. - Biol. J. Linnean Soc. 65: 77-97.

BOLTEN, A.B. & FEINSINGER, P. (1978): Why do hummingbird flowers secrete dilute nectar? - Biotropica 10: 307-309.

BOLTEN, A.B., FEINSINGER, P., BAKER, H.G. & BAKER, I. (1979): On the calculation of sugar concentration in flower nectar. - Oecologia 41: 301-304.

BORCHSENIUS, F. (1997): Patterns of plant species endemism in Ecuador. - Biodiversity and Conservation 6: 379-99.

BORTZ, J. (1989): Statistik für Sozialwissenschaftler. - 3. Aufl., Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

BROWN, J.H. & BOWERS, M.A. (1985): Community organisation in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. - Auk. 102: 251-269.

BROWN, J.H. & KODRIC-BROWN, A. (1979): Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. - Ecol. 60: 1022-1035.

CORBET, S.A. (1978): A bee´s view of nectar. - Bee World 59: 25-33.

CORBET, S.A., Willmer, P.G., Beament, J.W.L., Unwin, D.M. & Prys-Jones, O.E. (1979): Post-secretory determinants of sugar concentration in nectar. - Plant, Cell and Environment 2: 293-308.

COTTON, P.A. (1998a): The hummingbird community of lowland Amazonian rainforest. – IBIS 140: 512-521.

COTTON, P.A. (1998b): Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. - IBIS 140: 647-653.

CRC (1978-79): CRC Handbook of Chemistry and Physics. - 59th ed., CRC Press, West Palm Beach, Florida.

CRUDEN, R.W. & HERMANN, S.M. (1983): Studying nectar? Some observations on the art. - BENTLEY, B. & ELIAS, T (eds.): The Biology of Nectaries, pp. 223-241, Columbia University Press, New York.

CRUDEN, R.W., HERMANN, S.M. & PETERSON, S. (1983): Pattern of nectar production and plant-pollinator coevolution. - BENTLEY, B. & ELIAS, T (eds.): The Biology of Nectaries, pp. 80-125, Columbia University Press, New York.

DARWIN, C. (1862): On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects. - Murray, J; London.

DEL HOYO, J. ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (eds.) (1999): Handbook of the Birds of the World. Vol. 5. Barn-owls to Hummingbirds. - Lynx Editions, Barcelona.

EHRLICH, P.R. (1992): Der Verlust der Vielfalt: Ursachen und Konsequenzen. - WILSON, E.O. (ed.): Ende der biologischen Vielfalt?, pp. 39-45, Spektrum Verlag, Heidelberg/New York/ Berlin.

ELIASSON, U. (1991): Preliminary Checklist of Genera of Vascular Plants Occurring in Ecuador. - Botanical Museum, University of Gothenburg.

ELLENBERG, H. (1975): Vegetationsstufen der perhumiden bis perariden Bereiche der tropischen Anden. - Phytocoenologia: 368-387.

ERWIN, T.L. (1982): Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. - The Coleoptera Bulletin 36: 74-75.

EWALD, P.W. & WILLIAMS, W.A. (1982): Function of the bill and tongue in nectar uptake by hummingbirds. - Auk 99: 573-576.

FARNBERGER, C & PAULUS, H. F. (1996): Hummelgemeinschaften und Blumengesellschaften am Eichkogel in Niederösterreich (Hymenoptera, Apoidea). - Linzer biol. Beitr. 28: 1083-1116.

FEINSINGER, P. (1976): Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. - Ecol. Monogr. 46: 257-291.

FEINSINGER, P. (1978): Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. - Ecol. Monogr. 48: 269-286.

FEINSINGER, P. (1983): Coevolution and pollination. - FUTUYA, D. & SLATKIN, M. (eds.): Coevolution, pp 282-310, Sinauer Associates Publisher, Sunderland.

FEINSINGER, P. (1987): Approches to nectarivore-plant interactions in the New World. - Revista Chilena de Historia Natural 60: 285-319.

FEINSINGER, P. (1990): Interacciones entre plantas y colibris en selvas tropicales. - Boletin de la Academia Nacional de Ciencias 59: 31-54.

FEINSINGER, P. & COLWELL R.K. (1978): Community organisation among Neotropical nectar-feeding birds. - Am. Zool. 18: 779-795.

Fisher, R.A., Corbet, A.S. & Willims, C.B. (1943): The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. - J. Anim. Ecol. 12: 42-58.

Fjeldså, J. & Krabbe, N. (1990): Birds of the High Andes. - Apollo Books & Zoological Museum, Svendborg, Copenhagen.

Freeman, C. & Head, K. (1990): Temperature and sucrose composition of floral nectars in *Ipomopsis longiflora* under field conditions. - The Southern Naturalist 35: 423-426.

Gass, C.L. (1978): Rufous hummingbird feeding territoriality in suboptimal habitat. - Can. J. Zool. 56: 1535-1539.

Gass, C.L. & Sutherland, G.D. (1985): Spezialisation by territorial hummingbirds on experimentally enriched patches of flowers: energetic profitability and learning. – Can. J. Zool. 63: 2125-2133.

Gentry, A. H. (1974): Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. - Biotropica 6: 64-68.

Gentry, A. H. (1990): Evolutionary patterns in Neotropical *Bignoniaceae*. - Mem. New York Bot. Gard. 55: 118-129.

Gentry, A. H. (1993): Woody Plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) A Field Guide. – The University of Chicago Press, Chicago, London.

Gleason, H.A. (1920): Some application of the quadrat method. – Bull. Botan. Club 47: 21-33.

Gómez, E.N. (1996): Elementos de Geografía del Ecuador. El hombre y el medio. – Ediguias, C. (ed.), Quito, Ecuador.

Grant, K.A. (1966): A hypothesis concerning the prevalence of red coloration in Californian hummingbird flowers. - Am. Nat. 100: 85-97.

Grant, K.A. & Grant, V. (1968): Hummingbirds and their Flowers. - Columbia University Press, New York, London.

Greenewalt, C.H. (1990): Hummingbirds. - Dover Publications, New York.

Grubb, P.J., Lloyd, J.R. & Pennington, T.D. (1963): A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador (Part 1.). - J. Ecol. 51: 567-601.

Haffer, J. (1969): Speciation in Amazonian forest birds. - Science 165: 131-136.

Hainsworth, F.R. (1973): On the tongue of a hummingbird: its role in the rate and energetics of feeding. - Comp. Biochem. Physiol. 46: 65-78.

Hainsworth, F.R. (1974): Food quality and foraging efficiency: the efficiency of sugar assimilation by hummingbirds. - J. Comp. Physiol. 88: 425-431.

Hainsworth, F.R. (1981): Energy regulation in hummingbirds. - Am. Scient. 69: 420-429.

Hainsworth, F.R. & Wolf, L.L. (1972): Energetics of nectar extraction in a small, high altitude, tropical hummingbird, *Selaphorus flammula*. - J. comp. Physiol. 80: 377-387.

Hamilton, L.S., Juvik, J.O. & Scatena, F.N. (1995): The Puerto Rico Tropical Cloud Forest Symposium: introduction and workshop synthesis. - Hamilton, L.S., Juvik, J.O. & Scatena, F.N. (eds.): Tropical Montane Cloud Forests. Ecological Studies 110, pp. 1-23, Springer, New York.

Harling, G. (1986): Current Scandinavian botanical research in Ecuador. – Reports of the Botanical Institute, University Aarhus 15: 9-10.

Harling, G. & Anderson, L. (eds.) (1986-1994): Flora of Ecuador. - Council for Nordic Publications in Botany, Vol. 25-51, Copenhagen.

Harling, G. & Sparre, B. (eds.) (1973-1986): Flora of Ecuador. - Council for Nordic Publications in Botany, Vol. 1-24, Copenhagen.

Hayek, L.-A. & Buzas, M.A. (1997): Surveying natural populations. - Columbia Univ. Press, New York.

Heithaus, E.R. (1974): The role of plant pollinator interactions in determining community structure. - Ann. Missouri Bot. Gard. 61: 675-691.

Heß, D. (1990): Die Blüte. - Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.

Hilty, S.L. & Brown, W.L. (1986): A Guide to the Birds of Colombia. - Princeton University Press, Princeton.

Holdridge, L.R., Grenke, W.C., Hathway, W.H., Liang, T., & Tosi, J.A. (1971): Forest Environments in Tropical Lifezones. A Pilot Study. - Pergamon Press, Oxford.

Inouye, D.W. (1983): The ecology of nectar robbing. - Bentley, B. & Elias, T.S. (eds), The Biology of Nectaries, pp 153-173, Columbia University Press, New York.

Jaccard, P. (1912): The distribution of the flora of the alpine zone. – New. Phytol. 11: 37-50.

Janzen, D. H. (1975): Ecology of plants in the tropics. - Edward Arnold Publishers, London.

Janzen, D. H. (1991): Historia natural de Costa Rica. - Universidad de Costa Rica, San José.

Jørgensen, P.M. & León-Yánez, S. (eds.) (1999): Catalogue of the Vascular Plants of Ecuador. - Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

Jørgensen, P.M. & Ulloa-Ulloa, U. C. (1994): Seed plants of the High Andes of Ecuador - a Checklist. - AAU Reports 34, University Press, Aarhus.

Kearns, C.A. & Inouye, D.W. (1993): Techniques for Pollination Biologists. - University Press, Colorado.

Kreeb, K.H. (1983): Vegetationskunde. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

Kessler, M. & Krömer, T. (2000): Patterns and ecological correlation of pollination modes among bromeliad communities of Andean forests in Bolivia. - Plant Biology: 659-669.

Kodric-Brown, A. & Brown, J.H. (1978): Influence of economics, interspecific competition, and sexual dimorphism on territoriality of migrant Rufous hummingbirds. - Ecol. 59: 285-296.

Kodric-Brown, A., Brown, J.H., Byers, G.S. & Gori, D.F. (1984): Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. - Ecol. 65: 1358-1368.

Kraemer, M. & Schmitt, U. (1991): Interaktionen zwischen andinen Kolibris (Trochilidae) und ihren Nahrungspflanzen im Páramo de Los Dominguez, Cordillera Central, Columbien. – Unver. Diplomarbeit, Bonn.

Kraemer, M. (1998): Struktur und Dynamik der Pflanzen-Kolibrigemeinschaft von Bajo Calima, Kolumbien. - Dissertation, Universität Bonn, Cuvillier-Verlag, Göttingen.

Krebs, C.J. (1989): Ecological Methodology. - Harper Collins Publishers, New York.

Levey, D.J. & Stiles, F.G. (1994): Birds: ecology, behavior and taxonimic affinities. - McDade, L.A., Bawa, K.S., Hespenheide, H.A. & Hartshorn, G.S. (eds.): La

Selva, Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforst, pp 217-228, University of Chicago Press, Chicago.

Linsenmair, H.E. (1990): Tropische Biodiversität: Befunde und offene Probleme. - Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 83: 245-261.

MacArthur, R.H. & MacArthur, J. W. (1961): On bird species diversity. - Ecol. 42: 594-598.

MacArthur, R.H., Recher, H. & Cody M. L. (1966): On the relation between habitat selection and species diversity. - Am. Nat. 101: 377-385.

Madsen, J.E. (1989): Aspectos generales de flora y vegetación del Parque Nacional Podocarpus. - Parque Nacional de Podocarpus, Boletín informativo sobre biología, conservación y vida silvestre. Universidad Nacional, Facultad de Ciencias Veterinarias, Loja, Ecuador.

Madsen, J.E. & Øllgaard, B. (1994): Floristic composition, structure and dynamics of an upper montane forest in Southern Ecuador. - Nordic Journal of Botany 14: 403-423.

Magurran, A. E. (1988): Ecological diversity and its measurement. - Cromm Helm, London.

Maldonado, A.N. (1985): Contribución al estudio del clima en la provincia de Loja. - Revista Estudios Universitarios, Universidad Nacional de Loja, 1: 11-140.

Martinez del Rio (1990): Sugar prefernces in hummingbirds: the influence of subtle chemical differences on food choice. - Condor 92: 1022-1030.

May, R.M. (1996): Introduction - Hochberg, M.E., Clobert, J. & Barbault, R. (eds.): Aspects of the genesis and maintenance of biological diversity, pp 1-15, Oxford Univ. Press, Oxford.

Montgomerie, R.D. & Gass, C.L. (1981): Energy Limitation of hummingbird populations in tropical and temperate communities. - Oecologia 50: 162-165.

Morellato, L.P.C. & Sazima, M. (1992): Modos de polinização em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil (Reserva Santa Genebra, Campinas) Resumos Seminário Mata de Santa Genebra. - Conservação e pesquisa em uma reserva florestal urbana em Campinas: 13.

Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. (1974): Aims and Methods of Vegetation Ecology.- John Wiley & Sons, N.Y.

Murray, K.G., Feinsinger, P., Busby, W.H., Linhart, Y.B., Beach, J.H. & Kinsman, S. (1987): Evaluation of character displacement among plants in two tropical pollination guilds. - Ecology 68: 1283-1293.

Myers, N. (1984): The primary sources: tropical forest and our future. - Norton, New York.

Myers, N. (1993): Tropical forest: the main deforestation fronts. - Enviromental conversation 20: 9-16.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent J. (2000): Biodiversity hotspots for conservation priorities. - Nature 403: 853-858.

Neill, D.A. (1987): Trapliner in the trees: hummingbird pollination of *Erythrina* sect. *Erythrina* (Leguminosae: Papilionoidae). - Ann. Mo. Bot. Grd. 74: 27-41.

Newstrom, L.E. & G.W. Frankie (1994): A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. - Biotropica 26: 141-159

Ollerton, J. & Lack, A.J. (1992): Flowering phenology: an example of relaxation of natural selection? - Trends Ecol. Evol. 7: 274-276.

Orians, G.H., Dirzo, R., Cushman, J.H. (1996): Introduction - Orians, G.H. & Dirzo, R. (eds.): Biodiversity and Ecosystem Processes in Tropical Forests, pp. 1-9, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.

Patterson, B.D., Stotz, D.F., Solari, S., Fritzpatrick, J.W. & Pacheco, V. (1998): Contrasting patterns of elevation zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. - J. Biogeogr. 25: 593-607.

Pleasants, J.M. (1990): Null-model test for competitive displacement: the fallacy of not focusing on the whole community. - Ecology 71: 1078-1084.

Poole, R. W. & Rathcke, B.J. (1979): Regularity, randomness, and aggregation in flowering phenologie. - Science 203: 470-471.

Poley, D. (1994): Kolibris: Trochilidae. - Westarp Wissenschaften, Bd. 484

Rathcke B & Lacey, E. P. (1985): Phenological patterns of terrestrial plants. - A. Rev. Ecol. Syst. 16: 179-214.

Rau, C.R. (1965): Linear statistical interference and its applications. – Wiley, New York.

Raunkiaer, C. (1934): The Lifeform of Plants and Statistical Plant Geography; being the Collected Papers of C. Raunkiaer, translated into English by H.G. Carter, A.G. Tansley, and Miss Fusboll. – Clarendon Press, Oxford.

Richter, M. (1997): Allgemeine Pflanzengeographie. - B.G. Teubner, Stuttgart.

Rio, C.M. del (1990): Sugar preferences in hummingbirds: the influence of subtile chemical difference on food choice. - The Condor 92: 1022-1030.

Rio, C.M. del, Baker, H.G. & Baker, I.(1992): Ecological and evolutionary implications of digestive processes: bird preferences and the sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. - Exp. 48: 544-551.

Sachs, L. (1992): Angewandte Statistik. - 7. Aufl., Springer, Berlin.

Saramiento, F.O. (1995): Human impacts on the cloud forest of the Upper Guayllabamba river basin, Ecuador, and suggested management responses. - Hamilton, L.S., Juvik, J.O. & Scatena, F.N. (eds.): Tropical Montane Cloud Forests. Ecological Studies 110 - pp. 284-295, Springer, New York.

Sauer, W. (1971): Geologie von Ecuador. - Borntraeger, Berlin.

Sazima, M., Sazima I. & Buzato, S. (1994): Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. - Plant Syst. Evol. 191: 237-246.

Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M.(1995): The Saw-billed Hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. - J. Orn. 136: 195-206

Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M.(1996): An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. - Bot. Acta 109: 149-160.

Schmidt, B. (1998): Saccharid- und Aminosäurekomposition floralen Nektars in Ab hängigkeit endogener und exogener Einflüsse. - Dissertation, Fakultät f. Naturwissenschaften Universität Ulm.

Schmithüsen, J. (1968): Allgemeine Vegetationsgeographie. - Lehrbuch der Allgemeinen Geographie Band IV. Walter de Gruyter, Berlin.

Schmitt, U. (2000): Die Pflanzen-Kolibri-Gemeinschaft im Bergregenwald der Farallones de Cali, Reserva Natural Hato Viejo, Kolumbien. - Dissertation, Universität Bonn, Cuvillier-Verlag Göttingen.

Schrumpf, M. (1999): Genese, Klassifikation und Nährstoffgehalte tropischer Böden entlang eines Höhentransektes an der Andenostabdachung Südecuadors. – Unver. Diplomarbeit Fachbereich Geoökologie, Universität Bayreuth.

Scogin, R. (1983): Visible floral pigments and pollinators. - Jones, C.E. & Little, R.J. (eds.): Handbook of Experimental Pollination Biology, pp 111-141, Van Nostrand Reinhold, New York.

Simon, H.-R. (1995): Arteninventar des Tierreiches. Wieviele Tierarten kennen wir? - Naturwissenschaftlicher Verein Darmstadt-Berichte 17: 103-121.

Snow, D.W. (1981): Coevolution of bird and plants. - Forey, P.L. (ed.): The Evoluing Biosphere, pp 169-178, Brit. Mus. Nat. Hist., Cambridge.

Snow, B.K. & Snow, D.W. (1972): Feeding niches of hummingbirds in a Trinidad valley. - J. Anim. Ecol. 41: 471-485.

Snow, B.K. & Snow, D.W. (1980): Relationships between hummingbirds and flowers in the Anden of Colombia. - Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. 38: 105-139.

Stadtmüller, T. (1987): Cloud Forests. A Bibliographic Review. The United NationalUniversity, Tokyo.

Stein, B.A. (1992): Sicklebill hummingbirds, ants, and flowers. Plant-animal interaction and evolutionary relationships in Andean Lobeliaceae. - BioScience Vol. 42: 27-33.

Stiles, F. G. (1975): Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination on some Costa Rica *Heliconia* species. - Ecol. 56: 285-301.

Stiles, F. G. (1977): Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. - Science 198: 1177-1178.

Stiles, F. G. (1978): Temporal organistation of flowering among the hummingbird foodplants of tropical wet forest. - Biotropica 10: 194-210.

Stiles, F. G. (1979): El ciclo anual en una comunidad coadaptada de colibríes y flores en un bosque tropical muy húmedo de Costa Rica. - Rev. Biol. Trop. 27: 75-101.

Stiles, F. G. (1980): Ecological and Evolutionary Aspects of Bird-Flower Coadaptation. –

Snow, D.W. & Bock, W.J. (eds.): Symposium on Co-Evolutionary Systems in Birds, ACTA XVII Congressus Internationalis Ornithologici, Bd. II, Verlag der Deutschen Ornithologischen Gesell., Berlin.

Stiles, F. G. (1981): Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular references to Central America. - Ann. Missouri. Bot. Grad. 68: 323-351.

Stiles, F. G. (1985): Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flowercommunity of a Costa Rican subtropical forest. - Ornithological Monographs 36: 757-785.

Stiles, F.G. (1995): Behavioral, ecological and morphological correlations of foraging for arthropods by hummingbirds of a tropical wet forest. - Condor 97: 853-878.

Stiles, F.G. & Freeman, C.E. (1993): Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica.- Biotropica 25: 191-205.

Stork, N.E. (1982): Insect diversity: facts, fiction and speculation. - Biol. J. Linn. Soc. 35: 321-337.

Stork, N.E. (1993): How many species are there? - Biodiversity and Conservation 2: 215-232.

Stoyan, R. (2000): Aktivität, Ursachen und Klassifizierung der Rutschungen in San Francisco / Südecuador. - Unver. Diplomarbeit am Lehrstuhl für Physische Geographie, Friedrich-Alexander Universität, Erlangen/Nürnberg.

Stromberg, M.R. & Johnsen, P.B. (1990): Hummingbird sweetness preferences: taste or viscosity? - The Condor 92: 606-612.

Struck, M. (1994): Flowering phenology in the arid winter rainfall region of southern Africa. - Bothalia 24: 77-90.

Szarzynski, J., Engwald, S., Schmit-Neuerburg, V., Barthlott, W. & D. Anhulf (2000): El Niño 1997/98: ein diversitätssteuernder Faktor bei Epiphyten im Kronenraum eines amazonischen Regenwaldes in Venezuela? - Tagungsband gtö 2000, S. 48, Würzburg.

Temeles, E.J. (1996): A new dimension to hummingbird - flower relationship. - Oecologia 105: 517-523.

Terborgh, J. (1977): Birds species diversity along an Andean elevational gradient. - Ecol. 58: 1007-1019.

Tiebout, H.M. (1991): Daytime energy management by tropical hummingbirds: responses to foraging constraint. - Ecol. 8: 199-210.

Van Schaik, C. P., Terborgh, J. W. & Wright, S. J. (1993): The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. - A. Rev. Ecol. Syst. 24: 353-377.

Villareal, A.G. & Freeman, C.E. (1990): Effects of temperature and water stress on some floral nectar characteristics in *Ipomopsis longiflora* (Polemoniaceae) under controlled conditions. - Bot. Gaz. 151: 5-9.

Waser, N.M. (1978): Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. - Ecology 59: 934 - 944.

Westerkamp, C. (1999): Vogelblumen - Blumenvögel. - Zizka, G. & Schneckenburger, S. (eds.): Blütenökologie, pp 88-94, Kl. Senckenberg-Reihe Nr. 33, Palmengarten Sonderheft Nr. 31, Frankfurt/M.

Wolf, L.L. (1970): The impact of seasonal flowering of the biology of some tropical hummingbirds. - Condor 72: 1-14.

Wolf, L.L. & Hainsworth, F.R. (1990): Non-random foraging by hummingbirds: patterns of movement between *Ipomopsis aggregata* (Pursch) V. Grant inflorescences. - Func. Ecol. 4: 149-157.

Wolf, L.L., Hainsworth, F.R. & Gill, F.B. (1975): Foraging efficiency and time budgets in nectar-feeding birds. - Ecology 56: 117-128.

Wolf, L.L., Stiles, G.F. & Hainsworth, F.R. (1976): Ecological organisation of tropical highland hummingbird community. – J. Animal Ecol. 45: 349-380.

8 Danksagung

Angefangen hat es mit einem Anruf im Herbst 1997 von Rudi Utzschneider, erstreckt hat es sich über mehrere Jahre und Grenzen. Allen Personen, die in irgendeiner Form zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben, möchte ich an dieser Stelle meinen persönlichen Dank aussprechen.

Bei Herrn Prof. Dr. Gerhard Gottsberger möchte ich mich für die Möglichkeit bedanken, die Arbeit in Ecuador durchführen zu können, und die stets freundliche Unterstützung. Gleicher Dank gilt Prof. Dr. Elisabeth Kalko für ihr Interesse an meiner Arbeit und die Übernahme des Koreferates.

Ermöglicht wurde das Projekt durch die finanzielle Unterstützung der DFG (GO 400/13-1, GO400/13-3) und die Hilfe der ecuadorianischen Institution INEFAN (Instituto Ecuadoriano Forestal de Areas Naturales y Vida Silvestre) bei der Bewilligung der notwendigen Forschungsgenehmigungen.

Besonderer Dank gilt dem Team der Abteilung „Systematische Botanik & Ökologie“ der Universität Ulm, welches mir in zahlreichen Belangen stets freundliche Unterstützung bot. Gleichen Dank möchte ich auch allen Mitarbeitern des Herbarium Ulm, Herbario Loja und des Herbario National in Quito aussprechen. Fernerhin möchte ich mich bei folgenden Wissenschaftler für die Bestimmung von Herbarmaterial bedanken: Alstroemeriaceae: T. Hofreiter und E. Bayer (M), Bromeliaceae: Jorge Luis Mazanares (QCNE), Ericaceae: J. Luteyn (NY), Gentianaceae: J. Pringle (HAM), Gesneriaceae: M. Freiberg (ULM), Lobeliaceae: Th. Lammers (OHS), Rubiaceae: Ch. Taylor (MO).

Für die anregenden Diskussionen über komplexe ökologische Zusammenhänge und Hilfestellung bei der Korrektur meiner Arbeit möchte ich mich herzlich bei Graciela Hintze, Christine Holbo, Dr. Andreas Jürgens, Dr. Robert Lücking, Eric Oberle, Axel Paulsch, Dr. Georg Peter, Dr. Albert-Dieter Stevens und Taina Witt bedanken. Bei der statistischen Auswertung und der elektronischen Datenverarbeitung waren mir Kai Budischewski, Dr. Andreas Jürgens, Dr. Georg Peter, Dirk Süssenbach und Andreas Unger eine große Unterstützung. Für das Überlassen von Zeichnungen und Abbildungen möchte ich Jan Axmacher, Gunnar Brehm und Andre Hagedorn danken. Wolfgang Wilcke, Syafrimen Yasin und Wolfgang Zech haben mir freundlicherweise Daten über Freilandniederschlag zur Verfügung gestellt.

9 Anhang: Farbtafeln



Macleania mollis A.C. Smith



Psammisia guianensis Klotzsch



Thibaudia floribunda H.B.K.



Semiramisia speciosa (Benth.) Klotzsch



Orthaea cf. *abbreviata* Drake



Palicourea luteonivea C.M. Taylor
(abgeschirmt)



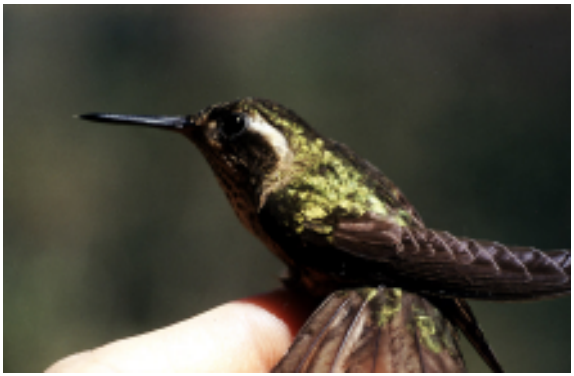
Palicourea luteonivea C.M. Taylor
(Blüten)



Palicourea sulphurea (Ruiz & Pav.) DC.



Bomarea pardina Herb



Adelomyia melanogenys (Photo Braun)



Phaethornis syrmathophorus



Ocreatus underwoodii



Besuch von *Colibri thalassinus* an *Palicourea sulphurea* (Ruiz & Pav.) DC (Photo G. Gottsberger)



Heliodoxa rubinoides



Heliodoxa rubinoides Anflug und Besuch eines Feeders



Blüte von *Tillandsia confinis* L.B. SM



Tillandsia complanata Benth



Columnea strigosa Poepp



Tillandsia confinis L.B. SM.



Elleanthus maculatus (Lind.) Rchb. f.