

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Frankfurt am Main
und dem Smithsonian Institute for Tropical Research, Cali, Colombia

Zur Biologie des Blauen Veilchenohr-Kolibris (*Colibri coruscans*)

von

D. SCHMIDT-MARLOH und K.-L. SCHUCHMANN

Einleitung

Das Blaue Veilchenohr (*Colibri coruscans*) ist ein charakteristischer Kolibri des nördlichen und westlichen Südamerika. Sein Verbreitungsgebiet erstreckt sich von British Guiana über Venezuela bis Ecuador und Nordwest-Argentinien (M. de Schauensee 1964). Der Lebensraum dieser ca. 10 cm großen monomorphen Trochilidenart ist auf die obere subtropische und die gemäßigte Zone der andinen Bergwälder beschränkt (Peters 1945).

Bei den bereits vorliegenden Arbeiten über *Colibri coruscans* wurden etho-ökologische und energetische Aspekte der Brutbiologie untersucht (Hainsworth 1977, Schäfer 1954). Zur Physiologie des Schwirfluges liegen Daten von Berger (1974) vor. Da bisher nur relativ wenig über diese Kolibriart bekannt ist, soll in den folgenden Ausführungen der Versuch unternommen werden, eine möglichst umfassende Darstellung über die Biologie von *Colibri coruscans* zu geben. Neben Freilandbeobachtungen zur Fortpflanzung und Nahrungspräferenz sowie zu intra- und interspezifischen Verhaltensweisen wurden stoffwechselphysiologische Untersuchungen im Labor durchgeführt.

Material und Methode

Feldornithologische Daten wurden in Bogota und Cali (Kolumbien) im Juli/August 1976 und in Quito (Ecuador) im Januar/Februar 1977 gesammelt. Angaben zur Blütezeit andiner Blütenpflanzen entstammen der Arbeit von Hueck (1966). Bei der Bestimmung der von *Colibri coruscans* besuchten Pflanzen war F. Ortiz-Crespo behilflich. Um das Verhalten einzelner Individuen von *Colibri coruscans* protokollieren zu können, wurden territoriale Vögel mit Japannetzen gefangen und am Flügel farbig markiert, so daß das Wiedererkennen und Beobachten mit dem Fernglas möglich war.

Der Gesang wurde mit einem Uher 42000 Report Tonbandgerät mit einer Bandgeschwindigkeit von 19 cm/sec aufgenommen. Gesangsspektrogramme wurden mit einem Kay Sona-Graph 7029 A reproduziert.

In Deutschland wurden die Veilchenohr-Kolibris für Laborversuche einzeln in Käfigen (2,0 m x 0,7 m x 0,7 m) bzw. in Gemeinschaftsvolieren (3,5 m x 1,0 m x 2,5 m) gehalten. Gefüttert wurde ein Kohlenhydrat-Protein-Gemisch (Einzelheiten zur Haltung und Ernährung siehe Schuchmann 1977). Für Stoffwechselfmessungen

wurden nur eingewöhnte und bereits in Gefangenschaft gemauserte Individuen ausgewählt. Die im Juli 1977 getesteten *Colibri coruscans* (Durchschnittsgewicht $7,4 \text{ g} \pm 0,56 \text{ g SD}$; $n = 5$) wurden individuell in lichtdurchlässigen PVC-Plastikbehältern (Volumen: 2,8 l) für die Messungen von O_2 -Verbrauch und CO_2 -Produktion untergebracht. In diesen Kammern wurden sie Außentemperaturen von 0° bis 41° C ausgesetzt. Die Experimente wurden bei Licht (1200 LUX) zwischen 8.00 und 18.00 Uhr durchgeführt. Um möglichst natürliche Verhältnisse zu simulieren, waren eine Sitzstange und ein Trinkröhrchen im PVC-Gefäß installiert. Der Versuchsvogel konnte sich innerhalb dieser Stoffwechsellkuvette frei bewegen. Die Außentemperatur (T_a) wurde mit einem an der Innenwand befestigtem Thermoelement (Kupfer/Konstantan, $\phi = 0,2 \text{ mm}$) gemessen. Die Körpertemperatur (T_b) wurde ebenfalls über ein Thermoelement (Kupfer/Konstantan, $\phi = 0,1 \text{ mm}$) registriert, welches in der Achselhöhle am Flugmuskel angeklebt war. O_2 und CO_2 wurden in einem offenen System mit einem 2-Kanal O_2 -Analysator (Oxytest, Hartmann & Braun, Meßgenauigkeit $\pm 0,1 \%$ O_2) und einem 2-Kanal-Infrarot-Analysator (Uras, Hartmann & Braun, Meßgenauigkeit $\pm 0,1 \%$ CO_2) gemessen. Oxytest und Uras wurden täglich mit einem Stickstoff-Luftgemisch über eine Eichpumpe (Wösthoff G26-3A) geeicht. O_2 - und CO_2 -Werte wurden auf Normaltemperatur und Normaldruck umgerechnet. Die die Versuchsbox durchströmende Luft wurde mit P_2O_5 (Siccapent, Schuchardt GmbH) getrocknet und auf eine Durchflußrate von 50 l/h eingestellt. Kontinuierlich wurden die vier Parameter O_2 -Verbrauch, CO_2 -Produktion, Körpertemperatur und Außentemperatur registriert. Zur Bestimmung des Ruhestoffwechsels wurden nur Messungen ausgewertet, wenn der Vogel zuvor mindestens 5 Minuten ruhig auf der Sitzstange verharret hatte.

Der Berechnung von O_2 -Verbrauch und CO_2 -Produktion liegen folgende Gleichungen zugrunde:

$$\text{O}_2\text{-Verbrauch (ml/g x h)} = \frac{10 \times L \times \text{Vol. } \% \text{ O}_2 \times \mu}{W}$$

$$\text{CO}_2\text{-Produktion (ml/g x h)} = \frac{10 \times L \times \text{Vol. } \% \text{ CO}_2 \times \mu}{W}$$

L = Luftdurchfluß (l/h); μ = Korrekturfaktor zur Umrechnung auf Standardbedingungen; W = Gewicht (g)

Die Wärmeproduktion HP (mW/g) wurde aus dem O_2 -Verbrauch M (ml/g x h) und dem respiratorischen Quotienten RQ (CO_2 -Produktion/ O_2 -Verbrauch) durch die Gleichung

$$\text{HP} = (4,44 + 1,43 \times \text{RQ}) \text{ M}$$

berechnet (Heldmaier 1975). Die Bestimmung der Wärmeabgabe C (mW/g x $^\circ\text{C}$) erfolgte durch die Gleichung:

$$C = \text{HP} / (T_b - T_a)$$

Ökologie

In Kolumbien und Ecuador erstreckt sich der Lebensraum von *Colibri coruscans* weitgehend auf den andinen Bergwald in der Höhe von 2400 bis 3800 m. Die Jahresmitteltemperaturen schwanken in dieser Zone zwischen 6° und 15° C ; jährliche Niederschläge liegen bei ca. 1000 mm (Cuatrecasas 1958). Tägliche Nebelbildungen sind für den Biotop von *Colibri coruscans* charakteristisch.

Die Vegetation dieser Höhenstufe wurde schon seit präkolumbianischer Zeit durch intensive landwirtschaftliche Nutzung geprägt. Inselartige Waldstücke innerhalb großflächiger Weidegebiete sowie Maisfelder bestimmen das Bild dieser Landschaft (Abb. 1). *C. coruscans* ist nicht nur in diesen Waldrefugien anzutreffen, sondern frequentiert auch Parkanlagen der Städte.



Abb. 1: Biotop von *Colibri coruscans* westlich von Bogota (2700 m ü. M.).
Habitat of *C. coruscans* west of Bogota (altitude 2700 m).

Die von *C. coruscans* während der Beobachtungszeit besuchten Blütenpflanzen sind in Tabelle 1 aufgelistet. Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß jahreszeitlich abhängige Schwankungen im Nahrungsangebot durch die unterschiedlichen Blütezeiten der Pflanzen bedingt werden. Der Hauptblütezeit, die sich von Dezember bis April erstreckt, folgt ein Nahrungsengpaß in den übrigen Monaten des Jahres. Aus populationsdynamischer Sicht können folglich zwei Phasen territorialer Dichte unterschieden werden. In der Zeit von Dezember bis April verteilen sich die Individuen entsprechend dem reichhaltigen Nahrungsangebot (Dispersionsphase), während sich ab Mai die Kolibris bei den wenigen verbleibenden Blütenpflanzen ansammeln (Konzentrationsphase; pers. Mitteilung von F. Ortiz-Crespo).

Die zunehmende Nahrungsverknappung von Mai bis November bedingt die Errichtung zahlreicher kleiner Nahrungsterritorien auf engem Raum.

Bis zu 20 Kolibris können dann in einem blühenden *Eucalyptus*-Baum beobachtet werden. Die intraspezifische Nahrungskonkurrenz wird zusätzlich durch andere Kolibriarten (u. a. *Amazilia tzacatl*, *Lesbia nuna*) verstärkt.

Tabelle 1: Von *Colibri coruscans* besuchte Blütenpflanzen im andinen Bergwald Kolumbiens und Ecuadors.
Flowering plants visited by *C. coruscans* in Andean alpine forests of Colombia and Ecuador.

Art	Blütezeit		
	Jan-Apr	Mai-Aug	Sept-Dez
<i>Agave americana</i>	+	—	(+)
<i>Puya spec.</i>	+	—	—
<i>Lobelia polyphyla</i>	+	—	—
<i>Lobelia salicifolia</i>	+	—	—
<i>Tropaeolum bicolor</i>	—	+	—
<i>Fuchsia macrostemma</i>	+	—	(+)
<i>Siphocampylus gigantea</i>	+	—	—
<i>Passiflora spec.</i>	+	—	(+)
<i>Nicotiana spec.</i>	+	+	+
<i>Eucalyptus spec.</i>	+	+	+

+ = Blütezeit

— = keine Blütezeit

(+) = beginnende Blütezeit

Ethologie

a) Territorialverhalten

Der hohe Energiebedarf der Kolibris ist als wesentliche Ursache für die Bildung von Nahrungsterritorien anzusehen. Hinzu kommt, daß Nektarnahrung nur in begrenztem Umfang zur Verfügung steht. Die solitäre territoriale Lebensweise ist somit eine Alternative, diesem Selektionsdruck zu begegnen.

Entsprechend dem jahresperiodischen Zyklus können bei *C. coruscans* zwei Territorien unterschiedlicher Funktion beobachtet werden. Vor und nach der Fortpflanzungszeit errichten sowohl ♂ als auch ♀ reine Nahrungsterritorien, während der Brutzeit hingegen Balz- bzw. Nestterritorien.

1. Nahrungsterritorien

Diese Reviere sind in ihrer Größe vom jeweiligen Blütenangebot abhängig. Ist die Nahrungsquelle ergiebig und lokal begrenzt, wird durch intra-

und interspezifische Nahrungskonkurrenten das Territorium auf einen Raum begrenzt, den der Kolibri noch verteidigen kann und der ihm ausreichend Energie liefert. Sind die Blüten auf einem größeren Areal weit verstreut, wird das Nahrungsterritorium ausgedehnt und dann ein Gebiet von ca. 40 m² bis 70 m² eingenommen (Grant & Grant 1966). Die Existenz eines jeden Nahrungsterritoriums wird nach Stiles & Wolf (1970) und Wolf (1970) von 3 voneinander unabhängigen Faktoren bestimmt:

1. zeitliche und räumliche Verteilung der Blütennahrung,
2. Quantität und Qualität des örtlichen Nektarangebotes im Vergleich zu alternativen Nahrungsquellen,
3. Anzahl der intra- und interspezifischen Nahrungskonkurrenten.

Im Sinne von Brown (1964) kann man nur dann von einem Nahrungsterritorium sprechen, wenn ein Tier darin seinen Energiebedarf decken kann.

Im Juli 1976 konnten im „Parque Nacional“ (Bogota) territoriale Verhaltensweisen von 3 ♂ und 1 ♀ *C. coruscans* in einem blühenden *Eucalyptus*-Baum protokolliert werden. In Abhängigkeit vom Blütenangebot der jeweiligen Baumregion variierte die Größe der Territorien zwischen 6 m² und 15 m² der Baumaußenfläche. Bei den markierten Individuen konnten keine geschlechtsspezifischen Unterschiede im Territorialverhalten beobachtet werden. Das Territorium eines *C. coruscans* wurde von exponierten Sitzästen, die sich sowohl an der Peripherie als auch im Zentrum des Reviers befanden, bewacht. Die Kolibris waren bis zu 95 % der Gesamtbeobachtungszeit (täglich 4 bis 6 Std. zwischen 7.00 und 18.00 Uhr) innerhalb ihrer Territorien anzutreffen.

Sobald ein fremder Vogel in einem von einem *C. coruscans* besetzten Gebiet des *Eucalyptus*-Baumes landete, wurde er spontan angegriffen, auch wenn es sich dabei nicht um einen Nahrungskonkurrenten handelte. Der revierverteidigende Kolibri attackierte den Eindringling zunächst im Fluge, wobei er dicht über den Kopf des „Konkurrenten“ hinwegflog, und er versuchte diesen mit vorgestreckten Krallen am Rücken anzugreifen. Beim



Abb. 2: Intraspezifische Aggression bei *Colibri coruscans*.
Intraspecific aggression of *C. coruscans*.

Aggressionsverhalten spreizte der territoriale *C. coruscans* stets die verlängerten blauen Kopffedern der Ohrregion ab (Abb. 2). War der Angriff erfolgreich, wurde der Konkurrent nur bis zur imaginären Territoriegrenze mit schrillen Pfeiftönen verfolgt. Anschließend kehrte der Revierinhaber zu einer der traditionellen Sitzwarten zurück und ließ daraufhin eine laute Gesangsstrophe hören (Abb. 3). Über das Territorium fliegende Vögel wurden nicht attackiert.

Während der Fortpflanzungsperiode von *C. coruscans*, die in Kolumbien und Ecuador in die Zeit von Dezember bis April fällt, sind geschlechtsspezifische Unterschiede territorialer Verhaltensweisen zu beobachten, die eine Differenzierung in Balzterritorien bei ♂ und Brutterritorien bei ♀ erlauben (Hainsworth 1977).

2. Balzterritorien

Ein Balzterritorium besteht aus einem Nahrungsterritorium und einem peripher angrenzenden blütenlosen Gebiet einschließlich des Luftraumes darüber bis in ca. 10 m Höhe. Ein Großteil der Aktivität des ♂ entfällt in dieser Zeit auf lautes Singen. Von exponierter Warte wird die Strophe mehrmals hintereinander wiederholt. Dieses Ritual unterbricht das ♂ häufig durch auffällige Schauflüge, wobei der Vogel singend 6 bis 10 m in die Luft steigt und anschließend singend zu seinem Sitzast zurückkehrt. Derartige Flüge dienen neben der Markierung des Reviers gegenüber anderen ♂ der Anlockung von ♀.

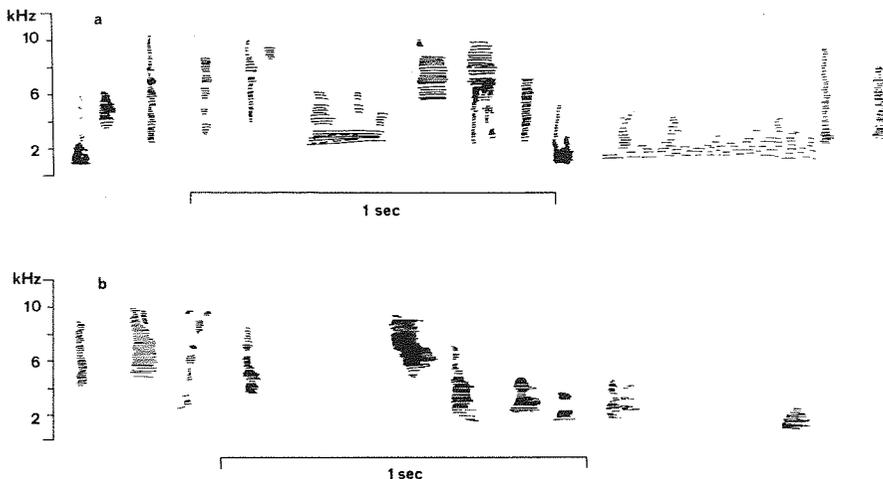


Abb. 3: Gesangsspektrogramm von *Colibri coruscans*.
Sonagram of the song of *C. coruscans*.

3. Brutterritorien

Die Brutterritorien der ♀ sind nicht identisch mit Nahrungsterritorien. Im Gegensatz zu den Balzterritorien der ♂ gehört zum Brutterritorium nur der Raum unmittelbar um das Nest. Entscheidend für den Standort des Nestterritoriums sind Umweltfaktoren wie Regen- und Windschutz sowie Beschattung (Koepke 1972). Die Nahrung wird stets außerhalb dieses Reviers aufgenommen. Die Aggression eines territorialen ♀ ist kurz vor der Eiablage besonders stark und nimmt mit fortschreitender Brutdauer ab. Attackiert wird ähnlich wie beim Nahrungsterritorium jeder sich dem Nest nähernde Vogel. Dabei wird auch der Luftraum über dem Nest verteidigt (Hainsworth 1977).

Eine entsprechende territoriale Differenzierung beobachtete Stiles (1973) bei der dimorphen nordamerikanischen Kolibriart *Calypte anna*. Allerdings schloß das Nestterritorium stets ein Nahrungsterritorium ein.

b) Balzverhalten

Vor der Kopulation können bei *C. coruscans* 3 chronologisch aufeinanderfolgende Verhaltensweisen der Geschlechtspartner unterschieden werden.

1. Das ♀ nähert sich dem in seinem Balzterritorium singenden ♂. Das ♀ schwirrt unmittelbar vor dem sitzenden ♂ mit vorgestreckten Krallen und abgespeizten Federohren. Daraufhin stellt das ♂ ebenfalls die Federohren vor und winkelt die Flügel bei gestreckter Körperhaltung ab. Die Lautstärke des Gesanges des ♂ wird durch Öffnen des Schnabels verstärkt (Abb. 4).
2. Das ♀ landet dicht vor dem ♂, so daß beide Tiere sich gegenüber sitzen. Die Geschlechtspartner haben die Federohren abgestellt. Das ♂ singt mit leicht geöffnetem Schnabel vor dem starr sitzenden ♀. Die Gesangsstrophe wird 6 bis 13 mal wiederholt (Abb. 5).
3. Das singende ♂ schwirrt unmittelbar vor dem ruhig sitzenden ♀ in einem Halbkreis ca. 4 bis 9 mal hin und her. Bei beiden Tieren sind die Federohren weit abgestellt. Das ♀ folgt mit dem Kopf synchron den Flugbewegungen des ♂ (Abb. 6).

Beim Eindringen des ♀ in das Balzterritorium des ♂ werden bei beiden Individuen Verhaltenselemente gezeigt, die sonst nur bei der Verteidigung von Nahrungsterritorien beobachtet werden können (vergl. Abb. 2). Ein Hinweis auf die aggressive Haltung des ♀ sind die abgestellten Federohren und die auf das ♂ zugerichteten weit vorgestreckten Krallen. Bei kämpfenden Kolibris sind identische Verhaltenskomponenten zu finden.

Das sich dem singenden Geschlechtspartner nähernde ♀ wird in der Regel vom ♂ sofort wieder aus dem Balzterritorium verjagt. Gewöhnlich gelingt es dem ♀ erst nach mehrmaligen Versuchen im Territorium des ♂ zu landen. Die Aggressivität des ♂ ist zeitweise während der Fortpflanzungsperiode geringfügig reduziert, d. h. spontane Flugattacken gegen intraspezi-

fische Eindringlinge werden aufgrund einer Latenzzeit verzögert, so daß meist nach mehrmaligen Anflugversuchen das ♀ in der Nähe des ♂ landen kann. Diese Phase im Fortpflanzungsverhalten besteht primär aus aggressiven Verhaltenskomponenten, da das ♂ zunächst nicht zwischen einem Geschlechtspartner und einem Nahrungskonkurrenten differenzieren kann.

Mit dem Landen des ♀ beginnt der zweite Abschnitt des Paarungsverhaltens. In dieser Phase wird durch das regungslos dem ♂ gegenüber sitzende ♀ die Aggression des ♂ kompensiert. Bei Attrappenversuchen stellte sich heraus, daß die Passivität des ♀ die Voraussetzung ist, um in Phase 3 überzuleiten. Wurde ein ausgestopfter *C. coruscans* auf dem Sitzast im Balzterritorium eines ♂ befestigt, konnten stets dann beim ♂ aggressive Flugattacken ausgelöst werden, sobald der Kopf der Attrappe durch einen Drehmechanismus bewegt wurde. Unterblieb eine solche Manipulation, wurde eine steigende Gesangsintensität beim ♂ festgestellt. Bis zu diesem Stadium ist das gezeigte Verhalten weitgehend identisch mit territorialer Aggressivität (vergl. Schuchmann 1976).

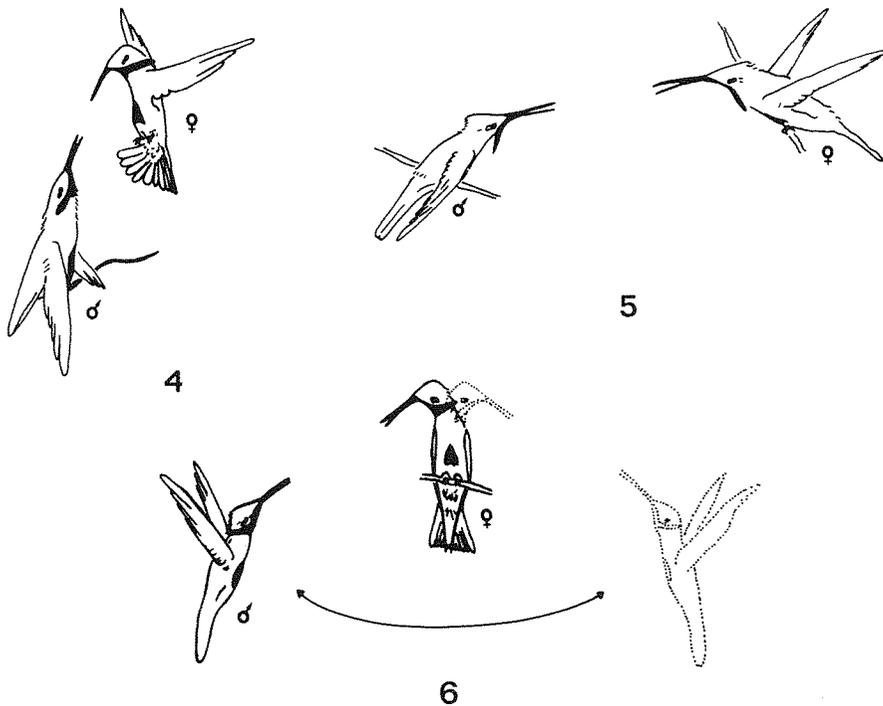


Abb. 4-6: Balzphasen von *Colibri coruscans* (Erklärungen s. Text).
Sequence of display in *C. coruscans* (for further details see text).

Für den Beginn der eigentlichen Balz (Phase 3) ist die aufgrund einer Latenzzeit des ♂ ermöglichte Landung des ♀ sowie das anschließende regungslose Sitzen des ♀ vor dem ♂ entscheidend. Da nur ♀ ein derartiges Verhalten in Phase 2 zeigen, muß man annehmen, daß das ♂ daran seinen Geschlechtspartner erkennt. Jegliche Störungen, die diese Verhaltenssequenz unterbrechen, haben den erneuten Beginn von Phase 1 zur Folge. Bei Phase 3 ist von alleiniger Bedeutung, daß beide Geschlechtspartner synchrone Bewegungen ausführen. Fliegt das ♀ zu diesem Zeitpunkt aus dem Balzterritorium, kopuliert das ♂ mit dem Sitzast. Dieses typische Leerlaufverhalten deutet auf die Irreversibilität des Verhaltens in Phase 3 hin.

Die vorliegenden Beobachtungen stimmen mit Balzstudien von *Eulampis jugularis* (Schuchmann 1977; Wolf & Wolf 1971, Wolf 1975), *Popelairia popelairii* (Schuchmann 1976), *Calypte anna* (Stiles 1973), *Lampornis amethystinus* (Skutch 1967) überein. Bei diesen Arten folgen beim Paarungsverhalten territoriale Aggression (Phase 1), Kompensation der Aggression (Phase 2) und die Begattungsbalz (Phase 3) mit anschließender Kopulation aufeinander. Eine Gliederung nach Wagner (1948, 1954) in Lockflug und Balz ist folglich nicht ausreichend, denn berücksichtigt man die Vielzahl aggressiver Verhaltenselemente während des Paarungsverhaltens, so muß aus vergleichender ethologischer Sicht das Fortpflanzungsverhalten differenzierter betrachtet werden. Bei allen Kolibriarten, über die detaillierte Studien des Verhaltensrepertoires vorliegen, treten während des Paarungsverhaltens sowohl statische als auch dynamische Elemente auf (vergl. Skutch 1940).

Brutbiologie

Nahrungsangebot und Fortpflanzungszeit sind eng miteinander korreliert. In der Regel fällt die Brutperiode von *Colibri coruscans* in Kolumbien und Ecuador in die Hauptblütezeit von Dezember bis April. Abhängig von klimatischen Faktoren sowie vom Blütenangebot können 1–3 Bruten aufgezogen werden (F. Ortiz-Crespo, pers. Mitteilung).

Für die meisten Kolibriarten ist charakteristisch, daß während der Brutperiode keine Paarbindung eingegangen wird. Vom ♀ wird ohne Unterstützung des ♂ Nestbau und Aufzucht der beiden Jungen durchgeführt (Lack 1968). Allerdings liegen von *Panterpe insignis* aus Costa Rica (Wolf & Stiles 1970) und von *Colibri coruscans* aus Venezuela (Schäfer 1954) Beobachtungen vor, nach denen sich das ♂ entweder beim Brüten oder bei der Aufzucht der Jungen beteiligt. Ruschi (1965) und Hainsworth (1977) weisen jedoch darauf hin, daß bei ihren feldornithologischen Studien kein ♂ *C. coruscans* in der Nähe eines Nestterritoriums gesehen wurde.

Am 16. Februar 1977 wurde östlich von Quito (3400 m ü. M.) ein Nest von *C. coruscans* in einer Astgabel eines *Polyepis sericea*-Strauches in 2 m

Höhe gefunden. Die Außenwand des napfförmigen Nestes (Innendurchmesser: 3,0 cm, Außendurchmesser: 5,5 cm, Tiefe der Nestmulde: 2,2 cm, Gesamttiefe des Nestes: 6,5 cm) bestand aus Moos und groben Pflanzenfasern, die mit Spinnweben zusammengehalten wurden; die Nestmulde war mit Haaren der Schopfrosetten-Komposite *Espeletia gigantea* ausgepolstert. Die beiden rein weißen ovalen Eier hatten die Maße 15,1 mm x 9,5 mm bzw. 15,0 mm x 9,2 mm.

Da das Datum des Brutbeginns unbekannt war, konnte die Länge der Brutdauer nicht bestimmt werden. Skutch (1967) gibt für *Colibri thalassinus* aus Costa Rica eine Brutdauer von 16 Tagen an, während in Gefangenschaft *Colibri coruscans* (Scamell 1967) und *Colibri delphinae* (Peikert 1977) 15 Tage brüteten.

Die Brutintervalle des in Ecuador beobachteten ♀ variierten zwischen 8 und 23 Minuten. 10 Tage nach Auffinden des Nestes schlüpften zwei Jungvögel zwischen 9.00 und 11.00 Uhr. Beide Nestlinge wurden in Abständen von 20 bis 30 Minuten vom ♀ gefüttert. Während der ersten 3 Entwicklungstage leckte das ♀ mit der Zunge die flüssigen Exkremente der Jungvögel auf. Ab dem 4. Tag waren die Jungen von *C. coruscans* kräftig genug, um ihren Kot über den Nestrand zu spritzen.

Entwicklungsprotokoll der jungen *Colibri coruscans*:

5. Tag Durchbrechen der ersten Federkiele der Arm- und Handschwingen
7. Tag Durchbrechen der Körperfedern
9. Tag Öffnen der Augen
15. Tag vollständige Befiederung
22. Tag Verlassen des Nestes

Während der täglichen Beobachtungszeit (2 bis 4 Std. zwischen 7.00 und 15.00 Uhr) wurde kein zweites adultes Individuum von *Colibri coruscans* in der Nähe des Nestes gesehen, so daß mit großer Sicherheit angenommen werden kann, daß auch bei *C. coruscans* das ♀ allein sowohl das Gelege bebrütet als auch die Jungvögel aufzieht.

Stoffwechselphysiologie

Aus energetischer Sicht werden Kolibris mit zwei Problemen konfrontiert. Zum einen kann aufgrund der geringen Körpergröße (einige Arten wiegen nur 1,9 g; Skutch 1975) kaum Nahrung gespeichert werden, und zum anderen bedingt die ausschließliche Tagaktivität eine nächtliche Hungerperiode. Kolibris begegnen diesem Selektionsdruck mit für homöotherme Tiere ungewöhnlichen physiologischen Regulationsfähigkeiten. Durch Herabsetzen der Körpertemperatur kann der hohe Energieverbrauch erheblich reduziert werden, im Extremfall um mehr als 50 %. Dieses als Torpidität

beschriebene Phänomen ist abhängig von den exogenen Faktoren Nahrung, Licht und Umgebungstemperatur (Lasiewski 1963, 1967; Pearson 1950, 1953; Withers 1977). Detaillierte Untersuchungen über den Energiehaushalt der Trochiliden liegen bisher nur von nordamerikanischen und den 3 mittelamerikanischen Arten *Panterpe insignis*, *Eugenes fulgens* und *Eulampis jugularis* vor (Hainsworth & Wolf 1970; Lasiewski 1963; Wolf & Hainsworth 1972). Stoffwechselphysiologische Angaben tropischer Kolibriarten fehlen weitgehend. Messungen des Stoffwechsels fliegender *Colibri coruscans* und *Amazilia fimbriata* (Berger & Hart 1972; Berger 1974) sind das einzige Material über südamerikanische Arten.

Ergebnisse

Im getesteten Temperaturbereich zwischen 0° und 41° war eine lineare Abhängigkeit von Körpertemperatur (T_b) und Umgebungstemperatur (T_a)

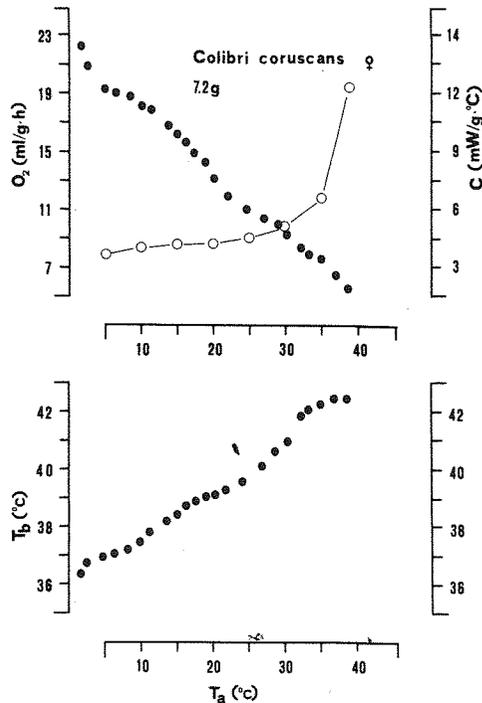


Abb. 7: Körpertemperatur (T_b) und Sauerstoffverbrauch (O_2) in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur (T_a). Regressionsgerade für die Beziehung von T_a und O_2 -Verbrauch (M): $M = -0,44 T_a + 22,01$; $r = 0,97$, $n = 29$. Offene Symbole geben die Wärmeleitzahl (C) an.

Body temperature (T_b) and oxygen consumption (O_2) as a function of ambient temperature (T_a). Regression for the cold induced increase in O_2 -consumption (M) - see above. Open symbols signify conductance (C).

festzustellen, bei steigender Umgebungstemperatur wurde die Körpertemperatur stetig erhöht (s. Abb. 7). T_b variierte durchschnittlich um 6°C ($\pm 1,6$ SD; $n = 5$). Die mittlere maximale Körpertemperatur betrug $42,7^\circ\text{C}$ ($\pm 0,3$ SD; $n = 5$), während die mittlere minimale Körpertemperatur bei $36,7^\circ\text{C}$ ($\pm 1,9$ SD; $n = 5$) lag. Hecheln wurde bei einer Umgebungstemperatur von 32°C bei allen 5 Individuen erstmals beobachtet. Umgebungstemperatur und Sauerstoffverbrauch sind negativ miteinander korreliert (s. Abb. 7). Im getesteten Temperaturbereich nimmt der Sauerstoffverbrauch bei zunehmender T_a ab. Der maximale O_2 -Verbrauch erreichte $21,5\text{ ml/g} \times \text{h}$ ($\pm 1,8$ SD; $n = 5$). Die niedrigsten Werte lagen bei $6,1\text{ ml/g} \times \text{h}$ ($\pm 0,36$ SD; $n = 5$). Die Wärmeleitzahl C wurde in 5°C -Intervallen bestimmt. Die Abhängigkeit von C und T_a entspricht Messungen bisher getesteter homöothermer Tiere (Heldmaier 1975). Bis zu einer Umgebungstemperatur von 20°C war C konstant. Oberhalb dieses Temperaturbereiches nehmen bei steigender T_a die Wärmeleitzahlen zu. Bei maximalen Stoffwechselraten betrug die Wärmeproduktion HP $123,1\text{ mW/g}$ ($\pm 10,6$ SD; $n = 5$), bei minimalem O_2 -Verbrauch $35,0\text{ mW/g}$ ($\pm 2,1$ SD; $n = 5$).

Diskussion

Frühere Untersuchungen von Scholander et al. (1953), Bartholomew et al. (1957) und Heldmaier (1975) zeigen für Vögel und Säugetiere bei variierenden Umgebungstemperaturen eine Thermoneutralzone, bei der unabhängig von der Außentemperatur der O_2 -Verbrauch konstant bleibt. Bei Umgebungstemperaturen unterhalb und oberhalb des thermoneutralen Bereiches steigt der Stoffwechsel mit zunehmendem Temperaturstress. Die vorliegenden Ergebnisse von *Colibri coruscans* demonstrieren eine völlig andere Korrelation von Sauerstoffverbrauch und Umgebungstemperatur. Bei *C. coruscans* läßt sich zunächst keine Thermoneutralzone (TZ) aufgrund der Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Umgebungstemperatur angeben, da in keinem T_a -Bereich der O_2 -Verbrauch konstant ist. Weiterhin fehlt das für homöotherme Tiere charakteristische Phänomen des erneuten Stoffwechselanstieges im Anschluß an die TZ. Stattdessen ist eine kontinuierliche Stoffwechselreduktion bei steigender T_a zu beobachten. Die für die 5 Individuen berechnete Wärmeleitzahl C , der Reziprokwert der Isolation, gibt Aufschluß über die Wärmeabgabe. Bei allen bisherigen Untersuchungen wurde der Stoffwechselanstieg nach der TZ von einer verstärkten Wärmeabgabe begleitet. Obwohl der Sauerstoffverbrauch einen linearen Abfall bei steigender Umgebungstemperatur aufweist, entspricht die Änderung von C in typischer Weise homöothermen Tieren, so daß vom Verlauf von C auf eine „TZ“ geschlossen werden kann. Läßt man den fehlenden Wiederaufstieg des Stoffwechsels im Anschluß an die TZ unberücksichtigt, so kann aufgrund der beginnenden Erhöhung von C für *C. coruscans* eine TZ im Bereich um 20° angenommen werden. Dabei ist zu beachten, daß bei homöo-

thermen Tieren von geringer Körpergröße nur eine kleine TZ erwartet werden kann (vergl. Heldmaier 1975, Wunder et al. 1977).

Der Stoffwechsel innerhalb der TZ wird als Basalstoffwechsel angesehen. Dieser minimale Sauerstoffverbrauch kann mit Hilfe der Formel von Aschoff & Pohl (1970) für Nonpassers während der Aktivitätsperiode vorausgesagt werden:

$$\log 86,2 + 0,721 \log G = \log U$$

Umgerechnet in ml O₂/g x h für den Stoffwechsel U und Gramm für das Gewicht G erhält man die Gleichung:

$$U = 5,01 \times G^{-0,279}$$

Die berechneten Werte ergaben für *C. coruscans* einen Basalstoffwechsel von 2,87 ml/g x h (SD = ± 0,11; n = 5). Diese Stoffwechselraten konnten im Experiment nicht erreicht werden. Der niedrigste O₂-Verbrauch bei allen Individuen wurde bei 39° C mit 5,7 ml/g x h registriert. Allerdings können Stoffwechselwerte in diesem extremen Temperaturbereich nicht mit dem Basalstoffwechsel der TZ verglichen werden.

Die der Formel von Aschoff & Pohl (1970) zugrunde liegenden Daten wurden bei in Dunkelheit gehaltenen Tieren gewonnen. Die unter diesen Versuchsbedingungen ermittelten Werte für die Kolibriarten *Panterpe insignis* und *Eugenes fulgens* (Wolf & Hainsworth 1972) stimmen mit den durch die Gleichung vorhergesagten Werten überein. Andererseits erhalten beide Autoren für *Panterpe insignis* (Körpergewicht 4,9–7,0 g; Wolf & Hainsworth 1972) nur einen maximalen O₂-Verbrauch bei Ruhestoffwechselmessungen von 14 ml/g x h. Obwohl *Colibri coruscans* gewichtsmäßig mit dieser mittelamerikanischen Kolibriart weitgehend übereinstimmt, wurden für ersteren 21,5 ml/g x h gemessen; *Panterpe insignis* erreichte somit nur 65 % des O₂-Verbrauchs von *C. coruscans*. Diese Differenz muß auf die unterschiedlichen Versuchsbedingungen zurückgeführt werden. Eine solche Vermutung liegt nahe, da im Experiment *C. coruscans* ebenfalls eine Stoffwechselreduktion bei Dunkelheit zeigte.

Die Korrelationskoeffizienten der berechneten Regressionsgeraden für die Beziehung T_a und O₂-Verbrauch, die stets über 0,9 lagen, verdeutlichen die lineare Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Umgebungstemperatur. Dies weist auf einen exakten Regelmechanismus hin, der bereits auf geringste Umgebungstemperaturschwankungen anspricht. Ein entsprechender Mechanismus muß der Körpertemperaturregelung zugrunde liegen. Der lineare Anstieg der Körpertemperatur bei Erhöhung der Umgebungstemperatur wurde bei *C. coruscans* bei 32° C T_a von Hecheln begleitet. Dieser Abkühlungseffekt verhinderte jedoch nicht den weiteren Anstieg der Körpertemperatur bei steigender T_a. Da im Experiment T_a über 35° C erhöht wurde, gelang es Hyperthermie zu induzieren. Durch das Aufheizen des Körpers wurde ein für die Abkühlung des Organismus erforderlicher Gra-

dient zwischen T_a und T_b erhalten. Erst durch diese Reaktion sowie durch die parallele Stoffwechselreduktion verhinderten die Kolibris einen weiteren steilen Anstieg der Körpertemperatur.

Das Phänomen des linearen Anstiegs der Körpertemperatur und des linearen Abfalls des Sauerstoffverbrauchs bei Erhöhung der Umgebungstemperatur kann vorläufig nur aus ökologischer Sicht interpretiert werden. Da *Colibri coruscans* in Höhenzonen mit stark schwankender Tagestemperatur vorkommt, wäre eine ausgeprägte TZ aus physiologischer Sicht unökonomisch. Vielmehr paßt sich der Organismus kontinuierlich den exogenen Bedingungen an. Durch Variation der Körpertemperatur kann der Gradient zwischen T_b und T_a bedeutend reduziert und somit Energie gespart werden.

Zusammenfassung

Feldornithologische Studien zur Biologie des Blauen Veilchenohrs (*Colibri coruscans*) wurden in Kolumbien im Juli/August 1976 und in Ecuador im Januar/Februar 1977 durchgeführt. In den Untersuchungsgebieten, Bogota, Cali und Quito (andiner Bergwald in 2400 bis 3800 m ü. M.), fällt die Fortpflanzungsperiode in die Hauptblütezeit von Dezember bis April. *Colibri coruscans* errichtet unterschiedliche Territorien abhängig vom jahreszeitlich variierenden Blütenangebot, die sich in Nahrungs-, Balz- bzw. Brutterritorien differenzieren lassen.

Brutbiologische Daten wurden in Ecuador gesammelt. Nach diesen Beobachtungen beteiligt sich das ♂ weder am Brüten noch bei der Aufzucht der Jungen.

Beim Paarungsverhalten können bei *C. coruscans* vor der Kopulation 3 Balzphasen unterschiedlicher Funktion beobachtet werden:

1. Eindringen des ♀ in das Balzterritorium des ♂
2. Kompensation der Aggression des ♂ durch das ♀
3. Begattungsbalz

Das Aufeinandertreffen von ♀ und ♂ (Phase 1) ist im wesentlichen von aggressiven Verhaltensweisen geprägt, die typisch sind für die Verteidigung von Nahrungsterritorien. Erst ab Phase 2 treten Verhaltenskomponenten auf, die korrespondierende Verhaltensweisen bei den Geschlechtspartnern auslösen und in der Regel mit der Kopulation enden.

Die stoffwechselphysiologischen Ergebnisse von *C. coruscans* weichen wesentlich von klassischen Untersuchungen homöothermer Tiere ab. Sauerstoffverbrauch und Körpertemperatur fällt bzw. steigt linear bei zunehmender Umgebungstemperatur. Eine Thermoneutralzone mit Basalstoffwechsel konnte bei keinem Individuum nachgewiesen werden. Entsprechend der wechselnden Außentemperatur regelt *C. coruscans* ständig Stoffwechsel und Körpertemperatur.

Summary

The Sparkling Violetear (*Colibri coruscans*) was studied during July/August 1976 in Colombia and during January/February 1977 in Ecuador. Field work was conducted near the cities of Bogota, Cali and Quito in Andean alpine forest at an elevation of 2400 to 3800 m (Fig. 1). The breeding period was corresponding with the peak of the flowering season from December to April. Nectar abundance implied

different territorial behaviour in *C. coruscans*; feeding, display and nesting territories were distinguished.

Data on reproduction of *C. coruscans* were collected in Ecuador. According to our observation ♂ do not contribute to incubation and/or care of the young.

During the display of *C. coruscans* 3 phases of different behaviour patterns were observed:

1. ♀ enters the display territory of ♂ (Fig. 4)
2. compensation of ♂ aggression by ♀ (Fig. 5)
3. display leading to copulation (Fig. 6)

The contact of ♀ and ♂ (phase 1) shows primarily aggressive behaviour patterns, which also can be observed during the territorial defence (see Fig. 2). With the beginning of phase 2 the aggression is reduced by certain movements of the birds which lead to synchronisation of behaviour patterns before the actual mating takes place.

The metabolic data of *C. coruscans* reveal remarkable differences compared to classical studies of homeothermic animals. Oxygen consumption decreases linearly while body temperature increases linearly with ascending ambient temperature (Fig. 7). A thermoneutral zone with a standard metabolic rate could not be found in all tested individuals (n = 5). The relation between oxygen consumption and body temperature to ambient temperature in *C. coruscans* represents a mechanism to regulate precisely these two parameters at any given ambient temperature.

Literatur

- Aschoff, J., & H. Pohl (1970): Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergröße. – J. Orn. 111: 38–47.
- Bartholomew, G. A. (1957): Torpidity in the White-throated swift, Anna hummingbird and poorwill. – Condor 59: 145–155.
- Berger, M. (1974): Energiewechsel von Kolibris beim Schwirrflug unter Höhenbedingungen. – J. Orn. 115: 273–288.
- & J. S. Hart (1972): Die Atmung beim Kolibri *Amazilia fimbriata* während des Schwirrfluges bei verschiedenen Umgebungstemperaturen. – J. comp. Physiol. 81: 363–380.
- Brown, J. L. (1964): The evolution of diversity in avian territorial systems. – Wilson Bull. 76: 160–169.
- Cuatrecasas, J. (1958): Aspectos de la vegetacion natural de Colombia. – Rev. Acad. colomb. Cienc. ex., Bogota.
- Grant, K. A., & V. Grant (1966): Hummingbirds and their flowers. – Columbia Univ. Press, New York.
- Hainsworth, F. R. (1977): Foraging efficiency and parental care in *Colibri coruscans*. – Condor 79: 69–75.
- & L. L. Wolf (1970): Regulation of oxygen consumption and body temperature during torpor in a hummingbird, *Eulampis jugularis*. – Science 168: 368–369.
- Heldmaier, G. (1975): Metabolic and thermoregulatory responses to heat and cold in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus*. – J. comp. Physiol. 102: 115–122.

- Hueck, K. (1966): Die Wälder Südamerikas. – Springer, Heidelberg.
- Koepke, M. (1972): Über die Resistenzformen der Vogelnester in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes in Peru. – J. Orn. 113: 138–160.
- Lack, D. (1968): Ecological adaptations for breeding in birds. – Methuen, London, England.
- Lasiewski, R. C. (1963): Oxygen consumption of torpid, resting, active, and flying hummingbirds. – Physiol. Zool. 36: 122–140.
- & R. J. Lasiewski (1967): Physiological responses of the Blue-throated and Rivoli's hummingbirds. – Auk 84: 34–48.
- Meyer de Schauensee, R. (1964): The birds of Colombia. – Livingston, Narberth, Pennsylvania.
- Pearson, O. P. (1950): Metabolism of hummingbirds. – Condor 52: 145–152.
- (1953): The metabolism of hummingbirds. – Sci. Amer. 188: 69–72.
- Peikert, L. (1977): Eine weitere Kolibrinachzucht. – Gef. Welt 101: 184.
- Peters, J. L. (1945): Check-list of birds of the world. Vol. V. – Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Ruschi, A. (1965): Observacoes sobre a nidificacao incubacao e cuidados com a prole em *Colibri c. coruscans* (Gould) realizado unicamente pela fema. – Bol. Mus. Biol. Prof. Mello-Leitao, Ser. Biol. No. 45: 1–9.
- Scamell, K. M. (1967): Breeding the Violet-eared hummingbird (*Colibri coruscans*). – Foreign Birds pp. 125–138.
- Schäfer, E. (1954): Sobre la biologia de *Colibri coruscans*. – Bol. Soc. venez. Cienc. nat. 82: 3–12.
- Scholander, P. F., R. Hock, V. Walters, F. Johnson & L. Irving (1953): Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. – Biol. Bull. 99: 237–258.
- Schuchmann, K.-L. (1976): Beitrag zur Biologie des Haubenfadenkolibris, *Popelairia popelairii*. – Z. Köln. Zoo 19: 11–13.
- (1977): Mißglückte Aufzucht beim schwarzschnäbligen Jamaika-Kolibri. – Gef. Welt 101: 85–87.
- (1977): Ethologische Beobachtungen über Nahrungsaufnahme, Reinigungs- und Komfortverhalten, sowie Aggression und Balz des Granat-Kolibris, *Eulampis jugularis*. – Gerfaut 67: 45–52.
- Skutch, A. F. (1940): In: Bent, A. C., Life histories of North American cuckoos, goatsuckers, hummingbirds and their allies. *Amazilia tzacatl*. pp. 432–443.
- (1967): Life histories of Central American highland birds. – Publ. Nuttall Orn. Club, No. 7.
- (1975): The life of the hummingbird. – Octopus, New York.
- Stiles, F. G. (1973): Food supply and the annual cycle of the Anna hummingbird. – Univ. Calif. Vol. 97.
- & L. L. Wolf (1970): Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. – Auk 87: 467–491.
- Wagner, H. O. (1948): Die Balz des Kolibris *Selasphorus platycercus*. – Zool. Jb. Syst. 77: 267–278.

- (1954): Versuch einer Analyse der Kolibribalz. - Z. Tierpsychol. 11: 182-212.
- Withers, P. C. (1977): Respiration, metabolism, and heat exchange of euthermic and torpid poorwills and hummingbirds. - Phys. Rev. 57: 43-52.
- Wolf, L. L. (1970): The impact of seasonal flowering on the biology of some tropical hummingbirds. - Condor 72: 1-14.
- (1975): "Prostitution" behavior in a tropical hummingbird. - Condor 77: 140-144.
- & F. G. Stiles (1970): Evolution of pair cooperation in a tropical hummingbird. - Evolution 24: 759-773.
- & F. R. Hainsworth (1972): Environmental influence on regulated body temperature in tropical hummingbirds. - Comp. Biochem. Physiol. 41A: 167-173.
- & J. S. Wolf (1971): Nesting of the Purple-throated Carib hummingbird. - Ibis 113: 306-315.
- Wunder, B. A., D. S. Dobkin & R. D. Gettinger (1977): Shifts of thermogenesis in the Prairie vole (*Microtus ochrogaster*). - Oecologia 29: 11-26.

Anschrift der Verfasser: Dr. D. Schmidt-Marloh, Zoologisches Institut der Universität, Siesmayerstr. 70, D-6000 Frankfurt/M. - Dr. K.-L. Schuchmann, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150-164, D-5300 Bonn 1. - Sonderdruckanforderungen sind an den zweiten Verfasser zu richten. - Reprint requests are to be addressed to the second author.