

Giulia Rodà

Matrikelnummer: 2530248

Territorialitätsverhalten von acht verschiedenen Kolibriarten an einer künstlichen Nahrungsquelle in einem ecuadorianischen Bergregenwald.



Bachelorarbeit zur Erlangung des Akademischen Grades „Bachelor of Science“ (B. Sc.)

im Studiengang „Biologie“

Universität „Heinrich Heine“ Düsseldorf

Erstgutachter: Dr. Sebastian Fraune

Zweitgutachter: Dr. Werner Kunz

## **Inhaltverzeichnis**

Zusammenfassung.....	1
Abstract.....	1
Einleitung.....	2
Das Untersuchungsgebiet.....	4
Die aufgenommenen Arten.....	5
Material und Methoden.....	13
Ergebnisse.....	15
Zusammenfassung der Ergebnisse und Diskussion.....	23
Fehlerdiskussion.....	27
Literaturverzeichnis.....	28
Danksagung und Erklärung.....	31
Anhang.....	32

## Wichtige Abkürzungen

MW: Mittelwert

10%-1F: 10% Zuckerkonzentration und 1 Feeder

10%-4F: 10% Zuckerkonzentration und 4 Feeder

20%-1F: 20% Zuckerkonzentration und 1 Feeder

20%-4F: 20% Zuckerkonzentration und 4 Feeder

30%-1F: 30% Zuckerkonzentration und 1 Feeder

30%-4F: 30% Zuckerkonzentration und 4 Feeder

## **Zusammenfassung**

Die Verbreitung von künstlichen Feedern auf dem amerikanischen Kontinent hat viele Fragen für die Naturschützer aufgeworfen. Sind diese wirklich gut für die Vögel? Wird dabei die Beziehung zwischen Pflanzen und Vögeln gestört?

Einer der positiven Aspekte der Feeder ist jedoch die Leichtigkeit, mit der man die Vögel beobachten kann.

Mit den unten beschriebenen Experimenten versucht man zu verstehen, welche territorialen Beziehungen zwischen den verschiedenen Kolibri-Arten bestehen, die die künstlichen Nahrungsquellen in einem ecuadorianischen Bergregenwald besuchen und wie die Wechselbeziehungen sich je nach Verfügbarkeit von Nahrungsmitteln und unterschiedlicher Zusammensetzung von diese verändern.

Es hat sich gezeigt, dass einige Arten häufig um Futter kämpfen, während andere fast nie. Außerdem haben die Anzahl von Feedern und ihre Zusammensetzung einen Einfluss auf das Verhalten der Kolibris: je niedriger die Anzahl der Futterquelle und die Konzentration der Zuckerlösung, desto häufiger werden die Kämpfe. Intra- und interspezifischen Kämpfe wurden verglichen, es wurde jedoch kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden gefunden.

Schlüsselworten: Feeder, künstliche Nahrungsquelle, Kolibris, ecuadorianische Bergregenwald, intra- und interspezifische Kämpfe

## **Abstract**

The spread of artificial feeders on the American continent has raised many questions for conservationists. Are these actually good for the birds? Do they disrupt the relationship between plants and birds?

However, one of the positive aspects of the feeders is the facility with which the birds can be observed.

The experiments described below are an attempt to understand the territorial relationships between the different species of hummingbirds that visit an artificial food sources in an Ecuadorian mountain rainforest and how the interrelationships change depending on the availability of food and the different composition of it.

It has been shown that some species often fight for food, while others almost never do. Furthermore, the number of feeders and their composition have an influence on the behaviour of the hummingbirds: the lower the number of food sources and the concentration of sugar solution, the more frequent the fights. Intra- and interspecific fights were compared, but no significant difference was found between the two.

Keywords: feeders, artificial food source, hummingbirds, Ecuadorian mountain rainforest, intra- and interspecific fights

## Einleitung

Die Familie der Trochilidae umfasst ca. 360 Arten, davon sind mehr als 150 in Ecuador zu finden.

Zu der Familie gehören einige der kleinsten und farbenprächtigsten Vögel der Welt, aber ihre wichtige ökologische Funktion ist was die Kolibris besonders bedeutsam macht. Obwohl ein Teil der Bestäubung in der Natur durch den Wind erfolgt, hängt das Überleben vieler Pflanzenarten hauptsächlich von den Vögeln und Insekten ab. Die Trochilidae sind entscheidende Pollenträger für die hohen Baumkronenblüten der Regenwälder und anderer hoher Bäume. Habitatverluste können die Verminderung der Vögel verursachen, was wiederum das Überleben vieler Pflanzenarten gefährden kann.

Abhängig von der Körpergröße muss ein Kolibri, außer Insekten zu fressen, bis zu 2000 Blüten pro Tag besuchen, um genug Energie für seine Körperfunktion aufzunehmen.

Kolibris sind als sehr territorial bekannt; die Männchen vieler Arten verteidigen die Nahrungsressourcen gegen alle anderen Kolibris, unabhängig von Art und Geschlecht (Stiles 1970).

Territorialität wird von Noble (1939) als die Verteidigung eines bestimmten Territoriums definiert. Sie kann sich aus verschiedenen Faktoren ergeben, wie z.B. der Verteidigung des Nestes (Jenkins 1944), des Partners (Kirkman 1937) oder der Nahrungsressourcen (Swanberg 1956). Im Fall der in dieser Arbeit beschriebenen Experimente wird letzteres analysiert, was impliziert, dass die territorialen Verhaltensweisen auf die Verteidigung der Nahrung abzielen, da ein sehr enger Bereich beobachtet wird, in dem es verschiedene Ernährungsquelle (Feeder) gibt.

Pimm und Rosenzweig (1985) zeigten mit einem Experiment bezüglich der optimalen Nahrungsauswahl, dass das Territorialverhalten einer Art eine andere Art beeinflussen kann, wenn beide für dieselbe Futterquelle konkurrieren, indem die schwächere Art anstatt sich von der bevorzugten Nahrung zu ernähren, eine andere sucht.

In der Natur können die Kolibris entweder die Strategie der „Trap-lining“, eine Fütterungsstrategie, bei der ein Individuum Nahrungsquellen in regelmäßiger und wiederholbarer Abfolge aufsucht, nutzen (Janzen 1971), oder sie verteidigen eine Nahrungsquelle. Ebenfalls kann ein Mischverhalten auftreten und die Vögel können je nach Verfügbarkeit der Pflanzen ihr Verhalten ändern (Temeles 2006).

Heutzutage sind künstliche Futterquellen - sogenannte Feeder - in Amerika sehr verbreitet. Es handelt sich um Behälter, die eine Zuckerlösung enthalten. Diese bieten nicht nur die Gelegenheit an, die Vögel für längere Zeit beobachten zu können, sondern sie sind auch eine sehr interessante Nahrungsquelle für die Kolibris, die den Nektar ohne viele Energiekosten trinken können.

Die Konsequenzen der Verwendung der Feeder werden erforscht: die Meinungen sind bisher sehr unterschiedlich. Viele Studien wurden durchgeführt, um zu verstehen, welcher Einfluss die Nutzung der Feeder auf die Bestäubung von Pflanzen durch Kolibris hat. R. E. McCaffrey et al. (2008) und Inouye et al. (1991) zeigten, dass es eine negative Korrelation zwischen Pflanzenverfügbarkeit und Nutzung der Feeder besteht.

Außerdem kann das Vorhandensein von künstlichen Nahrungsquellen die Zusammensetzung der Vogelpopulationen verändern (Robb et al. 2008).

Während das Vorhandensein von Feedern die Anzahl der Kolibris in einem bestimmten Gebiet erhöhen kann (True 1993, Wethington and Russell 2003, Sonne et al. 2015) erhalten einige Pflanzen in städtischen Gebieten weniger Besuche von den Bestäubern, wenn Feeder in der Nähe vorhanden ist (Arizmendi 2007). Brockmeyer and Schaefer (2012) erforschten jedoch diese Korrelation in einem Naturschutzgebiet in den Anden und ihre Ergebnisse zeigten, dass die Pflanzen mehr Besuche hatten, je näher sie sich an den Feedern befanden.

Mehrere Organisationen, die für die Bewahrung der Artenvielfalt der Vögel kämpfen, sehen künstliche Feeder als eine Hilfe für den Vogelschutz. Zu den Feeder-Befürwortern zählen u.a. der "NABU", das „British Trust for Ornithology“, das „Cornell Lab of Ornithology“ und das "Royal Society for the Protection of Birds". Dazu äußerte sich auch Robert S. Ridgely, Author vom Buch „The Birds of Ecuador“ (2001): Er wünschte sich mehr Kolibrifeeder überall.

Die Präsenz von Feedern könnte ebenfalls das Verhalten der Kolibris ändern. Mit den hier weiter beschriebenen Versuchen hat man insbesondere die territoriale Interaktionen zwischen verschiedene Kolibri-Arten an den künstlichen Nahrungsquellen in einer Bergregenwald in Nord-Ost Ecuador untersucht, um inter- und intraspezifische Hierarchien und die Einflüsse, die die Zusammensetzung und Abundanz der Nahrung auf die Territorialität haben, zu analysieren. Es wurden folgende vier Hypothesen überprüft: Es gibt eine Art, die stärkeres territoriales Verhalten zeigt; intraspezifische Kämpfe sind häufiger als interspezifische Kämpfe; mit einer höheren Zuckerkonzentration steigen die Kämpfe; mit einer niedrigeren Anzahl an Feedern steigen die Kämpfe.

Eine Beobachtung des Vogelverhaltens an einer natürliche Futterquelle während folgender Versuche ist nicht möglich gewesen.

## Untersuchungsgebiet

Die biologische Station und das Naturreservat „Un poco del Chocó“ (N 00°03.229', W 078°50.588'), 2009 von der Diplom-Biologin Nicole Büttner und ihrem Mann Wilo Vaca gegründet, befinden sich in Nord-West Ecuador auf einer Höhe von ca. 1200 m ü. d. M. Das Gebiet ist Teil der Chocó Region, einem Biodiversitätshotspot (Mittermeier und Myers), der durch eine der größten Artenvielfalten der Welt charakterisiert ist. Sie umfasst 15 Hektar Bergregenwald, wo die mittlere Temperatur mit 18 °C jährlich konstant bleibt. Von Februar bis Mai und in Oktober und November ist in diesem Teil Ecuadors die Regenzeit, während von Juni bis September und im Dezember und Januar die Trockenzeit herrscht.

In dem Gebiet wachsen mehr als 100 Kolibri-bestäubte Pflanzenarten (N. Büttner, mdl. Mitteilung), die z. B. zu der Familie der Rubiaceae, Helikonien- und Bromeliengewächse gehören. Dank des reichen Nahrungsangebots, das hier geschützt wird, ist die biologische Station das Habitat für 25 verschiedene Kolibri-Arten, die seit 2009 beobachtet wurden (N. Büttner, mdl. Mitteilung).

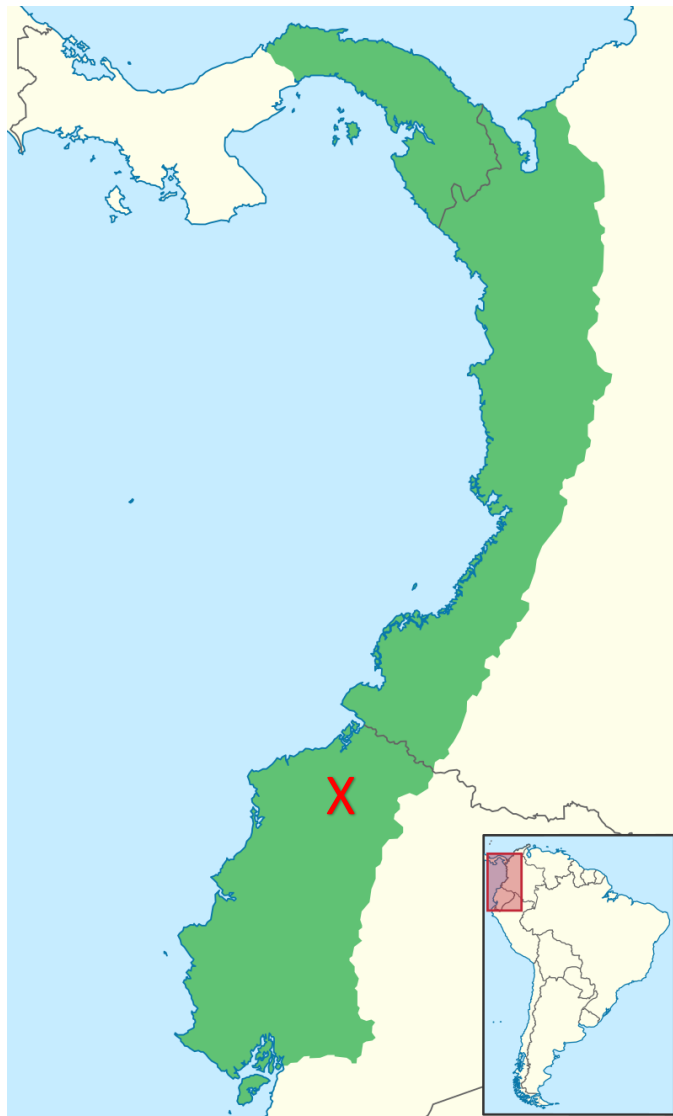


Abb. 1: In grün wird die Chocó Region dargestellt, das rote „X“ zeigt, die ungefähre Position der biologischen Station „Un poco del Chocó“

## Aufgenommene Arten

Während des Versuches besuchten die aufgehängten Feeder im Garten der biologischen Station „Un poco del Chocó“ acht verschiedene Kolibri-Arten. Hier werden diese Arten beschrieben: Quelle für die Bilder, Größe und Habitat ist das „Handbook of the Birds of the World Alive“ (Internetquelle).

Die männliche Form der Vögel wird links und die weibliche Form rechts abgebildet.

### *Phaethornis yaruqui*



Deutsche Name: Smaragdschattenkolibri

Größe: ca. 13 cm

Habitat und Verhalten: Feuchte prämontane und montane Wälder, feuchter Sekundärwald, dichtes Gebüsch und Plantagen. Kommt unterhalb von 2000 m vor, meist unterhalb von 1200 m. Futtersuche durch trap-lining.

Erhaltungszustand (IUCN-Liste): LC (Least Concern, nicht gefährdet)

*Heliodoxa jacula*



Deutsche Name: Grünstirn-Brillantkolibri

Größe: ♂ 12-13 cm, ♀ 10,5-12 cm

Habitat und Verhalten: Feuchter Subtropen- und Nebelwald, Waldrand, angrenzender halboffener und alter Sekundärwald im Gebirge und Vorgebirge; meist in Mittelschichten und Kronendach des Waldes, Weibliche mehr im Unterholz. Meist auf 700-2000 m in Costa Rica, 300-1600 m in Colombia. Männchen verteidigt manchmal große Büschel von *Marcgravia* oder *Heliconia*.

Erhaltungszustand (IUCN-Liste): LC (Least Concern, nicht gefährdet)



*Thalurania fannyi*



Deutsche Name: Violettkronennymphe

Größe: ♂ 9,5-11,5 cm, ♀ 8,5-9,2 cm

Habitat und Verhalten: Feuchter Wald und angrenzende Waldränder, hoher Sekundärwald und halboffene Lebensräume (Kakaoplantagen, schattige Gärten), vermeidet offene, buschige Bereiche; im Wald kommt es vom Unterholz bis zum unteren Teil des Kronendachs vor. Brüdet von Meereshöhe lokal bis 1200 m am Pazifikhang und auf 800-1900 m an den Hängen des Cauca-Tals in Kolumbien. Männchen besonders aggressiv und häufig territorial an reichen Blütenbüscheln.

Erhaltungszustand (IUCN-Liste): LC (Least Concern, nicht gefährdet)

*Florisuga mellivora*



Deutsche Name: Weißnackenkolibri

Größe: 11-12 cm

Habitat und Verhalten: Feuchte Waldschirme und -grenzen, nistet in der Unterschicht; halboffene Lebensräume verschiedener Art, z.B. Kaffee- und Kakaoplantagen; hoher Sekundärwald und Galeriewald. Gewöhnlich hoch in Bäumen, niedriger an Rändern und Lichtungen. Tritt ab Meereshöhe bis ca. 900 m auf; selten, vielleicht saisonal, bis 1500 m oder mehr. Viele konzentrieren sich auf blühende Bäume, wo sie aggressiv sind.

Erhaltungszustand (IUCN-Liste): LC (Least Concern, nicht gefährdet)

*Amazilia tzacatl*



Deutsche Name: Braunschwanzamazilie

Größe: 8-11 cm

Habitat und Verhalten: Ränder von feuchtem immergrünem Wald, Lichtungen, Bananen- oder Kaffeeplantagen, menschliche Behausungen; normalerweise nicht in dichtem Wald. Oft im Sekundärwald und in halboffenen, dickichtreichen Gebieten; in Südamerika teilweise in Galeriewäldern und Mangroven. Erstreckt sich in Costa Rica und Panama durch den subtropischen Gürtel gelegentlich in niedrigere montane Zonen, von Meereshöhe bis zu 1200 m. Auf den Inseln Panamas und in Kolumbien bewohnt er Primärwald sowie buschige Küstenlebensräume, sogar Strände; in den nördlichen Anden bis zu 2500 m, gelegentlich höher. Hauptsächlich territorial, auch wenn sie in Gruppen assoziiert sind.

Erhaltungszustand (IUCN-Liste): LC (Least Concern, nicht gefährdet)

*Urosticte benjamini*



Deutsche Name: Purpurbrustkolibri

Größe: 8-9 cm

Habitat: Wald- und Waldgrenzen montaner Regionen auf 700-1600 m. Ein Einzelgänger, der hauptsächlich innerhalb des Waldes von der Bodennähe bis zur Höhe des Subschirmes jagt. Im Westen Ecuadors am zahlreichsten auf 1200-1400 m.

Erhaltungszustand (IUCN-Liste): LC (Least Concern, nicht gefährdet)

*Ocreatus underwoodii*



Deutsche Name: Flaggensylphe

Größe: ♂ 11-15 (including elongated tail feathers) cm, ♀ 7,6-9 cm

Habitat und Verhalten: Feuchtwaldzone der subtropischen und temperierten Andenregionen. Sowohl innerhalb des Waldes als auch im offenen Sekundärwald von 1100 m bis 3000 m, manchmal bis zu 600 m tief, gelegentlich auf 4000 m anzutreffen, aber am zahlreichsten auf 1600-2200 m. Futtersuche in niedrigen bis hohen Schichten, 6-18 m. Oft fressen mehrere Individuen in unmittelbarer Nähe.

Erhaltungszustand (IUCN-Liste): LC (Least Concern, nicht gefährdet)

*Discosura conversii*



Deutsche Name: Grüne Fadenelfe

Größe: ♂ 10 cm (including long tail), ♀ 6,6-7,5 cm

Habitat und Verhalten: Feuchter Wald, Waldrand und an blühenden Bäumen in Lichtungen bis zu 1000 m, gelegentlich 1400 m. Futtersuche von der Mittelschicht bis zum Waldschirm.

Erhaltungszustand (IUCN-Liste): LC (Least Concern, nicht gefährdet)

## Material und Methoden

Für den Versuch wurden vier künstliche Futterquellen (Feeder) mit durchsichtigen Flaschen aus Plastik und roten Böden mit vier gelben blumenförmigen Öffnungen (Abb. 2), ein Handrefraktometer (Bellingham + Stanley, Messbereich 0%-50%) und Lösungen aus Wasser mit verschiedenen Zuckerkonzentrationen (10%, 20% und 30%) benutzt.

Als Hilfe bei der Bestimmung von Kolibris wurden das Buch „The Birds of Ecuador“ (Ridgely und Greenfield 2001) und das Buch „Birds of Ecuador“ (Restall und Freile 2018).

Die Feldarbeit erfolgte in der biologischen Station „Un Poco del Chocó“ während 36 Tagen zwischen den 21.11.2019 und den 18.01.2020, immer morgens von 6:30 Uhr bis 8:30 Uhr.

Aufgenommen wurden acht verschiedenen Arten der Familie der Trochilidae: *Phaethornis yaruqui*, *Heliodoxa jacula*, *Thalurania fannyi*, *Florisuga mellivora*, *Amazilia tzacatl*, *Urostitte benjamini*, *Ocreatus underwoodii* und *Discosura conversii*.



Abb. 2: Aussehen des Feeders, das für die Versuche benutzt wurde

## Statistische Auswertung

Die Daten wurden durch Balkendiagramme, Streudiagramme und Box-Whisker plot (Erklärung unter Abb. 4 in den Ergebnissen) dargestellt.

Vor der Ausführung eines statistischen Tests, wurden alle Daten durch einen Lilliefors-Test auf Normalverteilung überprüft. Dieser Test wird verwendet, um zu testen, ob die Daten aus einer normalverteilten Population stammen, wenn die Nullhypothese nicht angibt, welche die Normalverteilung ist.

Falls die Normalverteilung vorhanden war, wurde ein parametrische Test ausgewählt, um die Daten auszuwerten, andersfall wurde ein nicht-parametrische Test benutzt.

Chin und Lee (2008) erklären, dass parametrische Tests von einer Normalverteilung der Werte oder einer "glockenförmigen Kurve" ausgehen und dass sie im Allgemeinen aussagekräftiger (erfordern eine kleinere Stichprobengröße) als nichtparametrische Tests sind. Als Beispiel dafür wird die Größe angegeben, denn wenn man die Größe einer Gruppe von Personen grafisch darstellen würde, würde man eine typische glockenförmige Kurve sehen. Nichtparametrische Tests werden in Fällen verwendet, in denen parametrische Tests nicht geeignet sind. Die meisten nichtparametrischen Tests verwenden eine Verfahrensweise, um die Messungen in eine Rangfolge zu bringen und die Verteilung auf Unregelmäßigkeiten zu testen. Außerdem werden nichtparametrische Tests verwendet, wenn die verwendeten Maße nicht die für eine Normalverteilung geeigneten sind oder wenn "Verteilung" keine Bedeutung hat. Nominal- oder Ordinalmessungen erfordern in vielen Fällen einen nichtparametrischen Test.

Der ANOVA Test („one way analysis of variance“) ist ein parametrischer Test, der beim Vergleich von drei oder mehr Zahlengruppen verwendet wird. Er betrachtet nicht die Unterschiede zwischen Paaren von Gruppenmittelwerten, sondern wie die gesamte Sammlung von Gruppenmittelwerten verteilt ist, und vergleicht dies damit, wie sehr man erwarten könnte, dass diese Mittelwerte verteilt werden, wenn alle Gruppen aus der gleichen Grundgesamtheit beprobt würden.

Der Mann-Whitney U-Test ist ein nicht-parametrischer Test, der erlaubt, zwei Gruppen zu vergleichen, ohne die Annahme zu treffen, dass die Werte normal verteilt sind.

Die Daten wurden mit einem Signifikanz-Niveau  $p < 0,05$  überprüft. Das Signifikanzniveau von 0,05 zeigt an, dass eine 5%ige Wahrscheinlichkeit besteht, dass die Beobachtung unter der Nullhypothese zufällig stattgefunden haben könnte.

Für die Datenverarbeitung wurde Microsoft® Excel 2002 verwendet. Die statistischen Untersuchungen wurden mit dem statistischen Software-Plattform SPSS 19 durchgeführt.



## Ergebnisse

Die Feldarbeit erfolgte in der biologischen Station und Naturreservat „Un poco del Chocó“ während 36 Tagen zwischen den 21.11.2019 und den 18.01.2020 immer morgens von 6:30 Uhr bis 8:30 Uhr, für ein Total von 72 Beobachtungsstunden.

Insgesamt wurden 6796 Besuche und 2220 Interaktionen, davon 1246 Kämpfe notiert. Zwei Tage lang wurde beobachtet, wie die Kolibris auf eine 20% Zuckerkonzentration reagieren, wenn vier Feeder zu Verfügung stehen: die Kämpfe und die gemeinsame Nutzung der Feeder wurden notiert. Während der zwei folgenden Versuchstage wurde das Verhalten in Präsenz von nur einem Feeder untersucht und anschließend wurden analog die 30%ige und 10%ige Zuckerkonzentrationen untersucht.

Dies Versuchsschema wurde insgesamt dreimal wiederholt, hierbei wurde die Position der Feeder während des ganzen Versuches erhalten und nach den 2 stündige Beobachtungen mit einem Feeder wurden die restliche drei wieder aufgehängt.

*H. jacula* und *F. mellivora* sind die Arten, die am meisten die Feeder während der 36 Tage der Studie besuchten (2323 und 2580 Male), gefolgt von *T. fannyi* (910 Besuche) und *P. yaruqui* und *A. tzacatl* (392 und 303 Besuche). *U. benjamini*, *O. underwoodii* und *D. conversii* besuchten die Feeder ca. 100 Male (100, 89 und 99) und sind somit die drei Arten mit den wenigsten Besuchen.

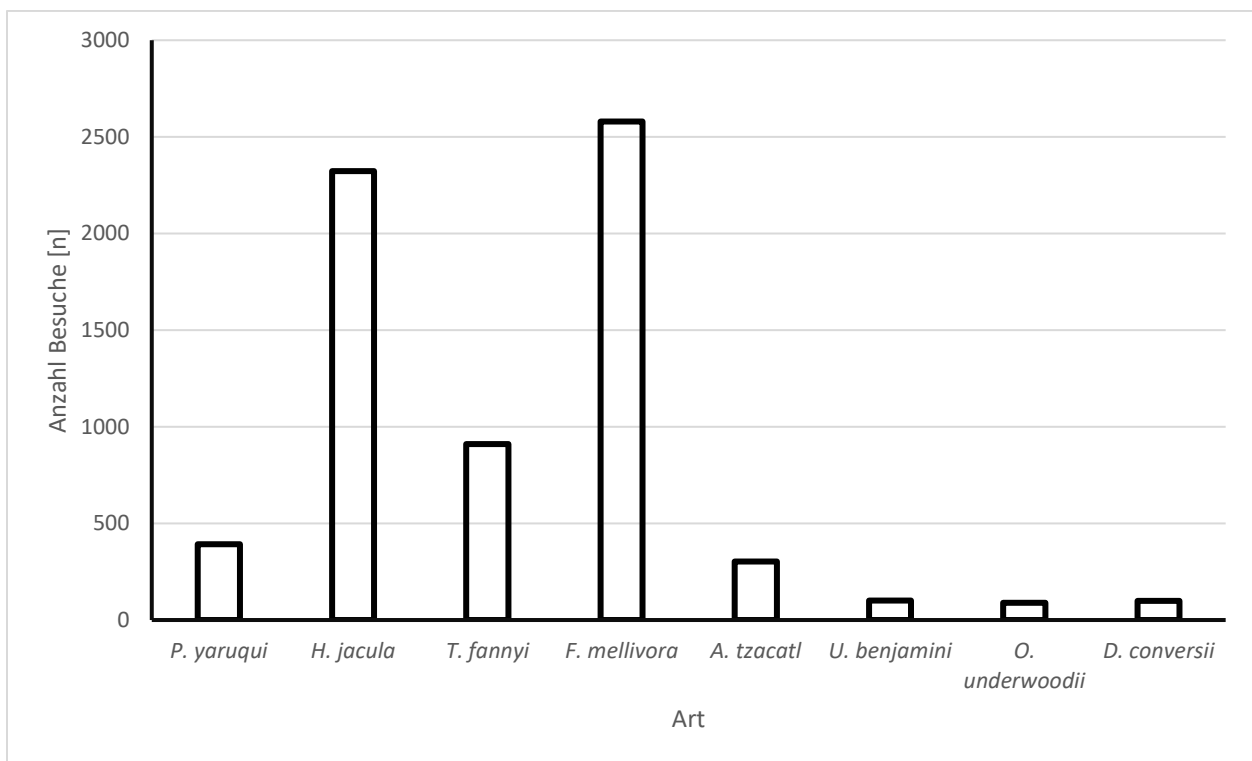


Abb. 3: Anzahl der Besuche der verschiedenen Arten während der ganzen Studie

Für alle drei unterschiedlichen Konzentrationen gibt es Unterschiede zwischen der Anzahl der Besuche bei 4 Feedern und 1 Feeder: es findet häufiger Kämpfe statt, wenn die Anzahl von Feedern auf eins reduziert wird. Außerdem sieht man eine Tendenz: je höher die Zuckerkonzentration und die Anzahl der Feeder, desto seltener finden Kämpfe statt. Es besteht ein signifikanter Unterschied zwischen der 10% und der 30% Konzentration (ANOVA-Test  $p < 0,002$ ).

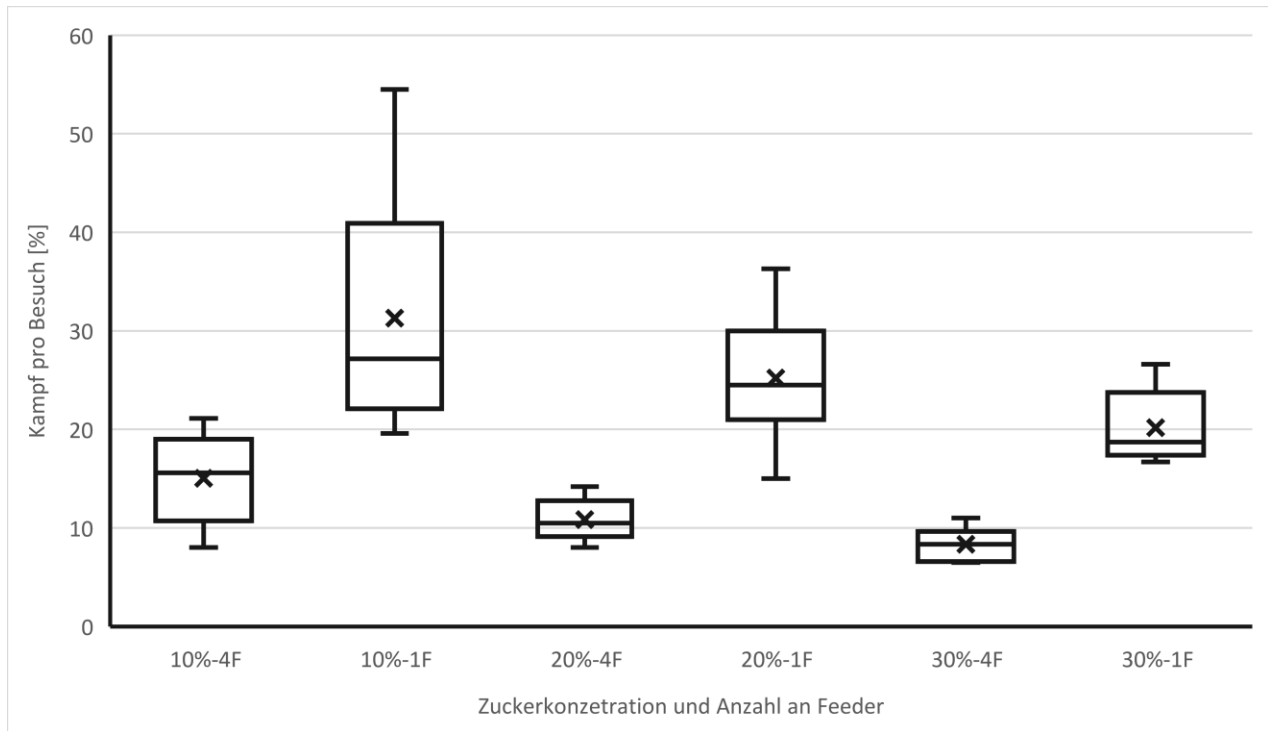


Abb. 4: Kampf pro Besuch für die verschiedenen Zuckerkonzentrationen und Anzahl an Feedern

Box and Whisker Plot Erklärung am Beispiel für die ersten Daten (10%-4): die Mittellinie des Kastens stellt den Median oder die mittlere Zahl dar (15,6). Das x im Kasten stellt den Mittelwert dar (15,03). Der Median teilt den Datensatz in eine untere Hälfte und eine obere Hälfte. Die untere Linie des Kastens stellt den Median der unteren Hälfte oder des 1. Quartils dar (10,7). Die obere Linie des Kastens stellt den Median der oberen Hälfte oder des 3. Quartils dar (19). Die vertikalen Linien erstrecken sich von den Enden des Kastens bis zum Minimalwert (8) und Maximalwert (21,1).

Der Interquartilsbereich (IQR) ist definiert als der Abstand zwischen dem 1. Quartil und dem 3. In diesem Beispiel ist  $IQR = Q3 - Q1 = 19 - 10,7 = 8,3$ . Ein Datenpunkt gilt als Ausreißer, wenn er einen Abstand vom 1,5-fachen der IQR unterhalb des ersten Quartils ( $Q1 - 1,5 * IQR = 10,7 - 1,5 * 8,3 = -1,75$ ) oder vom 1,5-fachen der IQR oberhalb des dritten Quartils ( $Q3 + 1,5 * IQR = 19 + 1,5 * 8,3 = 31,45$ ) überschreitet. Infolgedessen erstreckt sich der oberste Whisker bis zum größten Wert innerhalb dieses Bereichs. (In der obigen Darstellung gibt es keine Ausreißer).

Die Besucheranzahl für die verschiedenen Konzentrationen und Anzahl an Feedern blieb konstant. Nur bei vier Feedern und bei 10% Zuckerkonzentration stieg die Menge der Besuche signifikant während der zweistündigen Beobachtung im Vergleich zu allen anderen Kombinationen von Zuckerkonzentrationen und Anzahl von Feedern (ANOVA-Test  $p < 0,05$ , genauere Ergebnisse siehe Tab.2 Anhang).

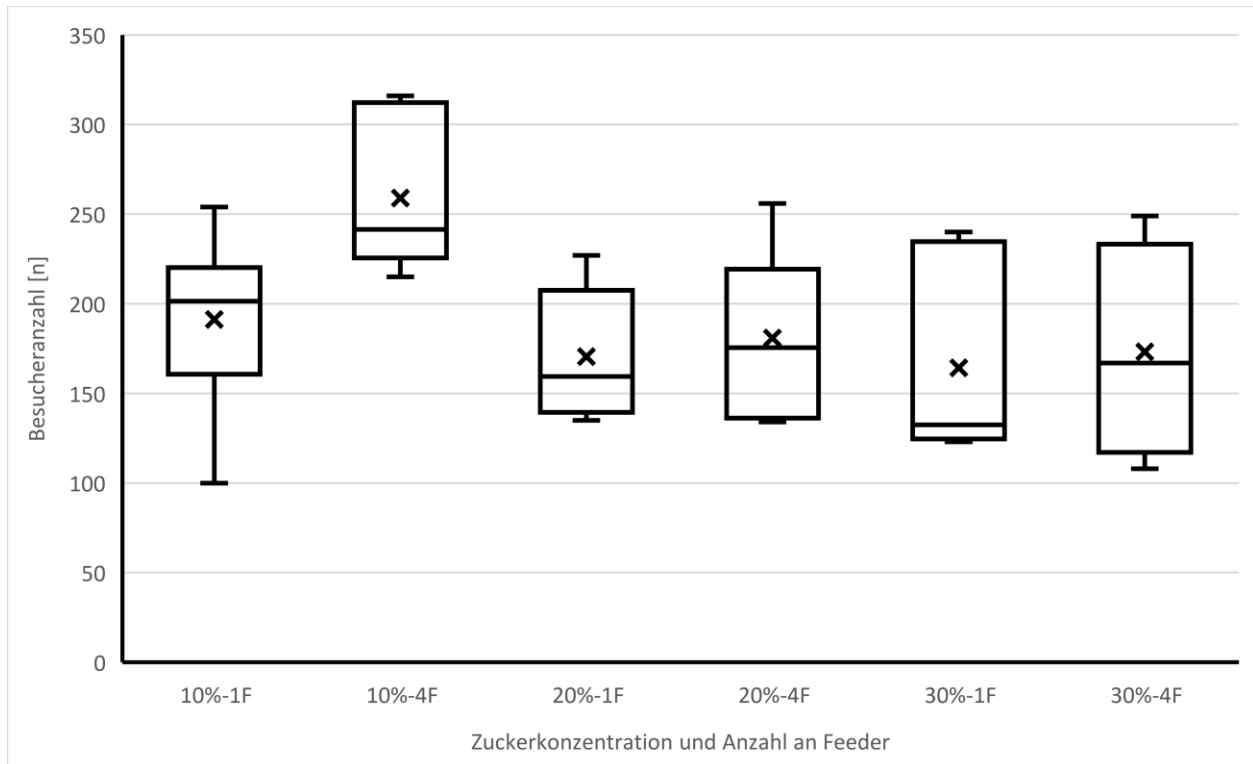


Abb. 5: Anzahl der Besuche bei den unterschiedliche Zuckerkonzentrationen und Anzahl an Feedern

Die Art, die häufiger während der ganzen Studie kämpfte, ist, mit einem Mittelwert von 64%, *H. jacula*, gefolgt von *A. tzacatl* (MW=41,9%), *T. fannyi* (MW=37,4%), *P. yaruqui* (MW=37,1%) und *F. mellivora* (MW=33,4%). *O. underwoodii* und *U. benjamini* kämpften nur selten (MW=12% und 4,4%), während *D. conversii* nie ein Territorialverhalten zeigte (MW=0%). Obwohl der Mittelwert für die Kampf pro Interaktion für *H. jacula* über 20% größer ist als der für *A. tzacatl*, reicht dies nicht, um ein statistischer Unterschied zwischen den beiden Arten nachzuweisen, vermutlich auch weil die Werte für *A. tzacatl* sehr gestreut sind und von 0% bis zu 100% gehen. Es konnte dagegen statistisch nachgewiesen werden, dass *H. jacula* signifikant mehr als *P. yaruqui*, *T. fannyi*, *F. mellivora*, *U. benjamini*, *O. underwoodii* und *D. conversii* kämpfte (Mann-Whitney U-Test,  $p < 0,05$ ).

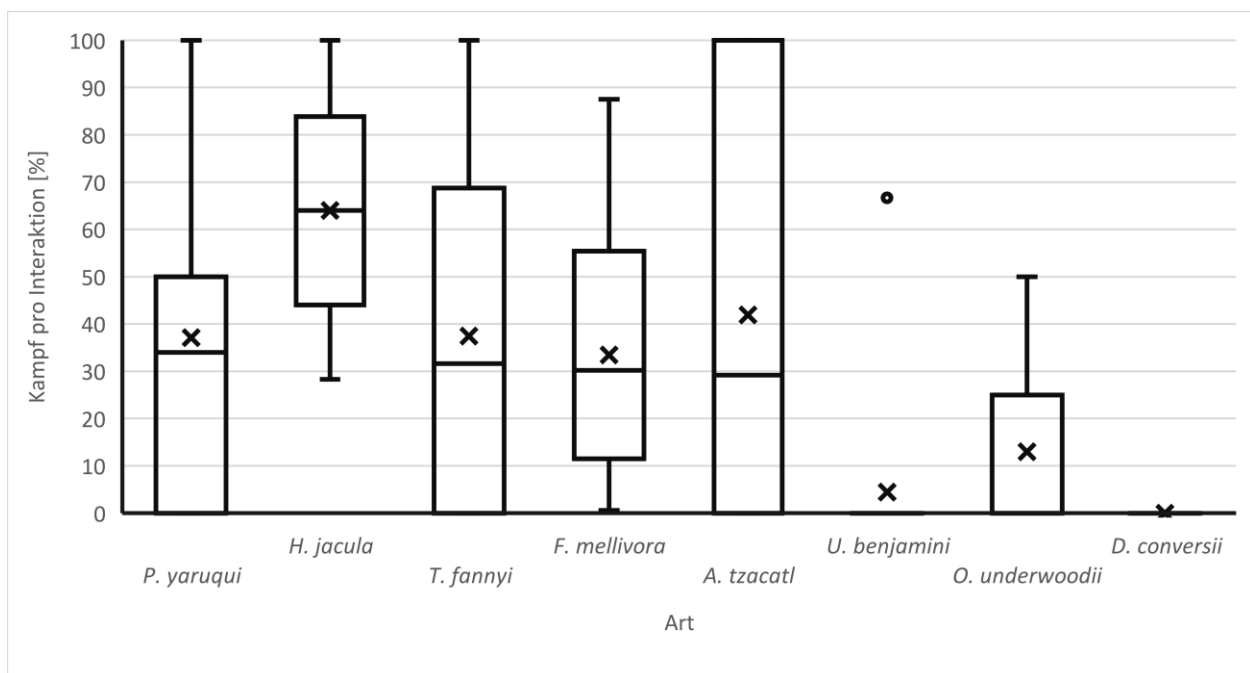


Abb. 6: Kampf pro Interaktion der Kolibri-Arten während der ganzen Studie

Intraspezifische Kämpfe der Art *H. jacula* blieben, mit einem Mittelwert von 94,4%, während der Studie immer sehr hoch. Interspezifische Kämpfe haben einen Mittelwert, der immer mindestens 20% niedriger ist, wobei die Kämpfe gegenüber *F. mellivora* ca. 60% weniger waren (MW=35,5%). *H. jacula* kämpfte signifikant häufiger mit Individuen der gleichen Art als mit Individuen der Art *P. yaruqui* und *F. mellivora* (Mann-Whitney U-Test,  $p=0,009$  und  $p=0,000$ ). Zwischen intraspezifischen Kämpfen und Kämpfen gegenüber der Art *T. fannyi* konnten keine signifikanten Unterschiede gefunden werden (Mann-Whitney U-Test  $p=0,099$ ). Außerdem zeigte sich, dass *H. jacula* signifikant weniger ein Territorialverhalten gegenüber *F. mellivora* benutzte als gegenüber *P. yaruqui* und *T. fannyi* (Mann-Whitney U-Test,  $p<0,05$ ).

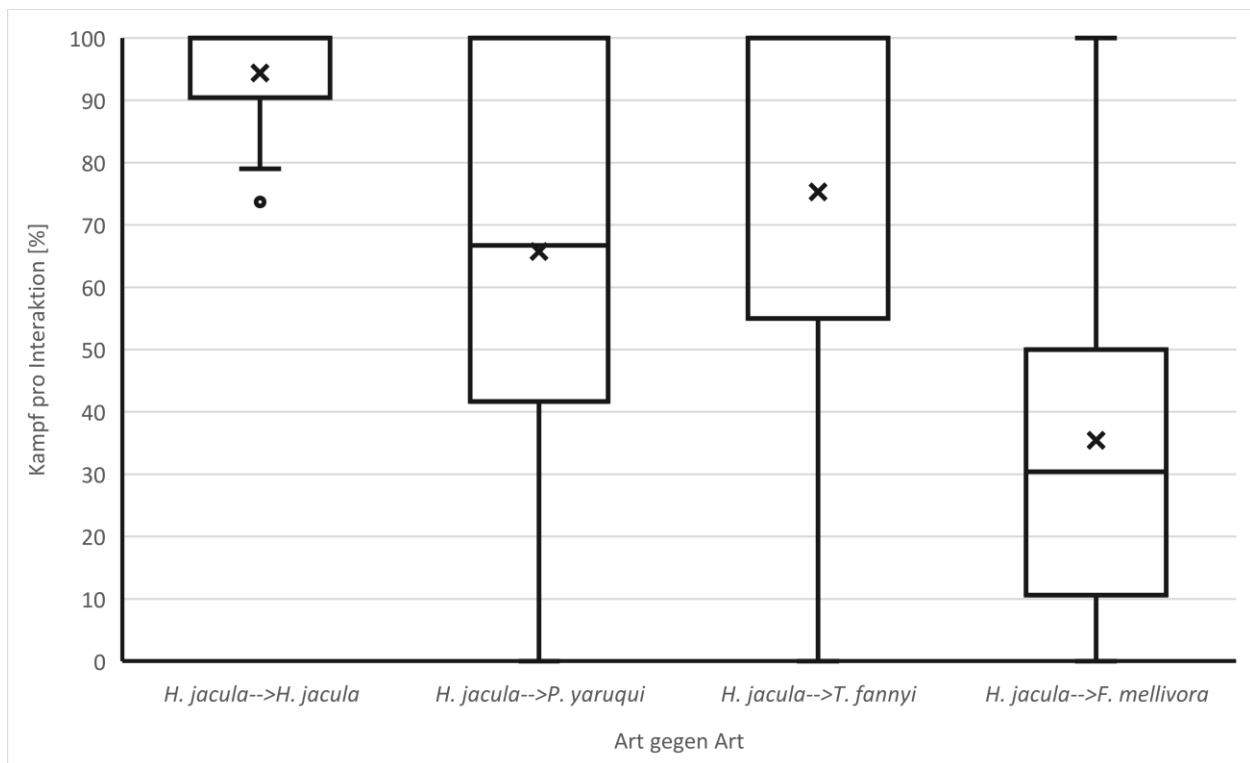


Abb. 7: Intra- und interspezifische Kämpfe pro Interaktion für *H. jacula* mit drei anderen Arten

Betrachtet man die Mittelwerte, sieht man, dass *F. mellivora* ein wenig häufiger intraspezifische als interspezifische Kämpfe vornimmt. Der Mittelwert für die intraspezifischen Kämpfe ist nämlich mit 58,6% der höchste, die Kämpfe gegen *T. fannyi* und *P. yaruqui* sind jeweils ca. 15% und 31% niedriger (MW=43,7% und 27,2), während der Mittelwert der Kämpfe gegen *H. jacula* sich noch stärker von dem der intraspezifischen Kämpfe unterscheidet (MW=9,6%). Intraspezifische Kämpfe sind signifikant häufiger als Kämpfe gegenüber den Arten *H. jacula* und *P. yaruqui* (Mann-Whitney U-Test,  $p=0,000$  und  $p=0,001$ ), es besteht jedoch keinen Unterschied mit den Kämpfen gegenüber *T. fannyi* ( $p=0,097$ ).

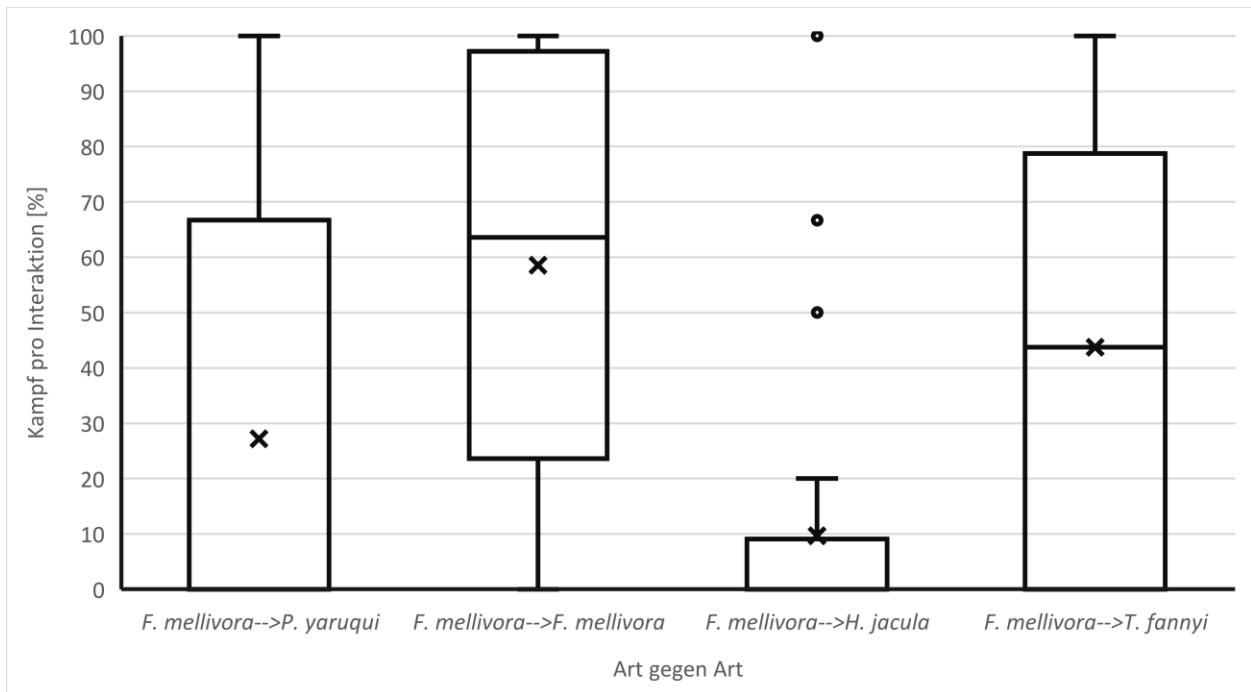


Abb. 8: Intra- und interspezifische Kämpfe pro Interaktion für *F. mellivora* mit drei anderen Arten

Während des Versuches zeigte sich eine Tendenz: die Kämpfe pro Interaktion ließen im Laufe der Zeit nach. Unter Berücksichtigung aller Variablen (Zeit, Zuckerkonzentrationen und Anzahl von Feeder), zeigt sich jedoch, dass diese Tendenz sehr schwach ist (Regression,  $R^2=0,129$ ). Wenn man die Korrelation zwischen Zuckerkonzentration und Abnahme der Kämpfe überprüft, erhält man auch kein signifikantes Ergebnis (Regression, alle Zuckerkonzentrationen  $R^2=0,045$ ; 10%  $R^2=-0,099$ ; 20%  $R^2=0,098$ ; 30%  $R^2=0,135$ ). Die Anzahl von Feedern zeigt dagegen einen Einfluss zu haben.

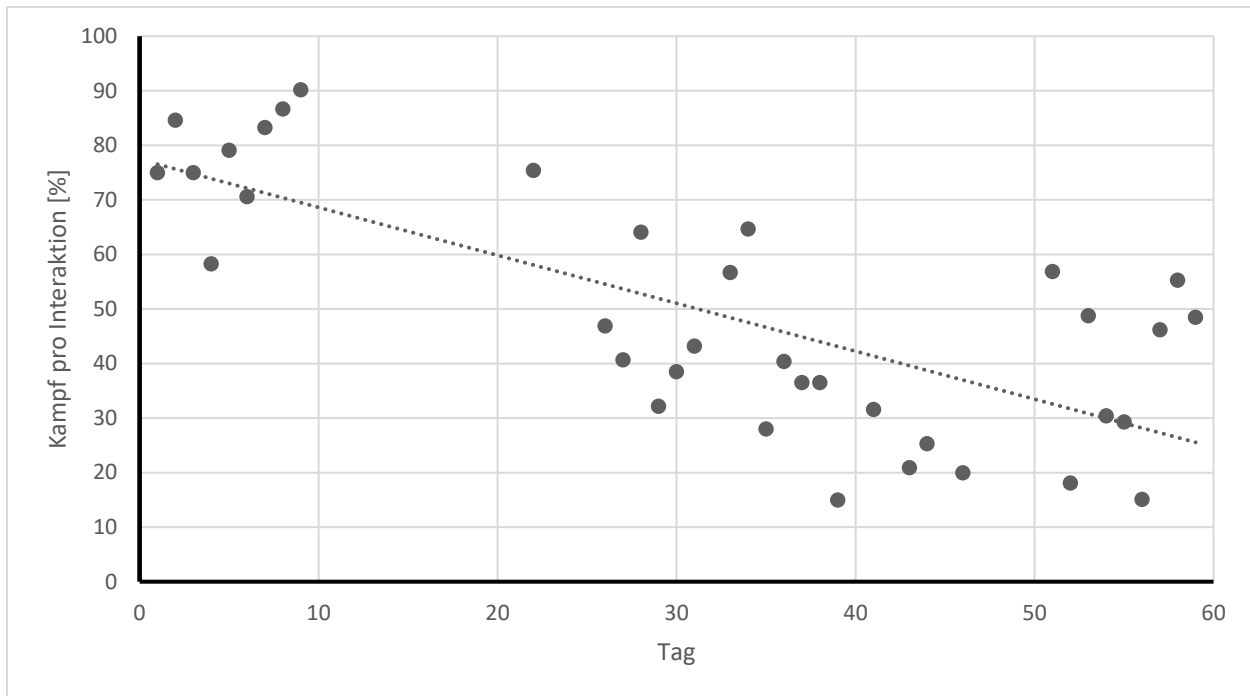


Abb. 9: Kampf pro Interaktion während der Zeit (alle Konzentrationen, alle Anzahlen von Feedern)

Die Anzahl von Feedern hat einen Einfluss auf die Anzahl der Kämpfe im Laufe der Zeit (Regression,  $R^2=0,529$  bei  $p=0,000$ ). Bei vier Feeder ist  $R^2=0,615$  und  $p=0,000$ .

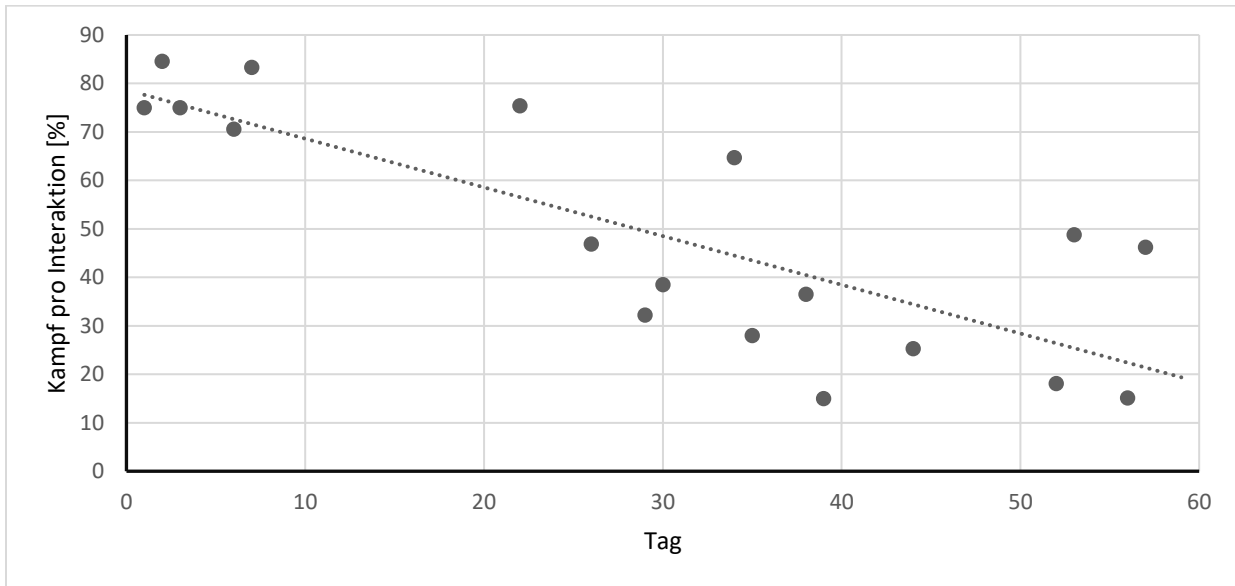


Abb. 10: Kampf pro Interaktion im Laufe der Zeit in der Präsenz von vier Feedern

Die Anzahl von Feedern hat einen Einfluss auf die Anzahl der Kämpfe im Laufe der Zeit (Regression,  $R^2=0,529$  bei  $p=0,000$ ). Bei ein Feeder ist  $R^2=0,432$  und  $p=0,002$ .

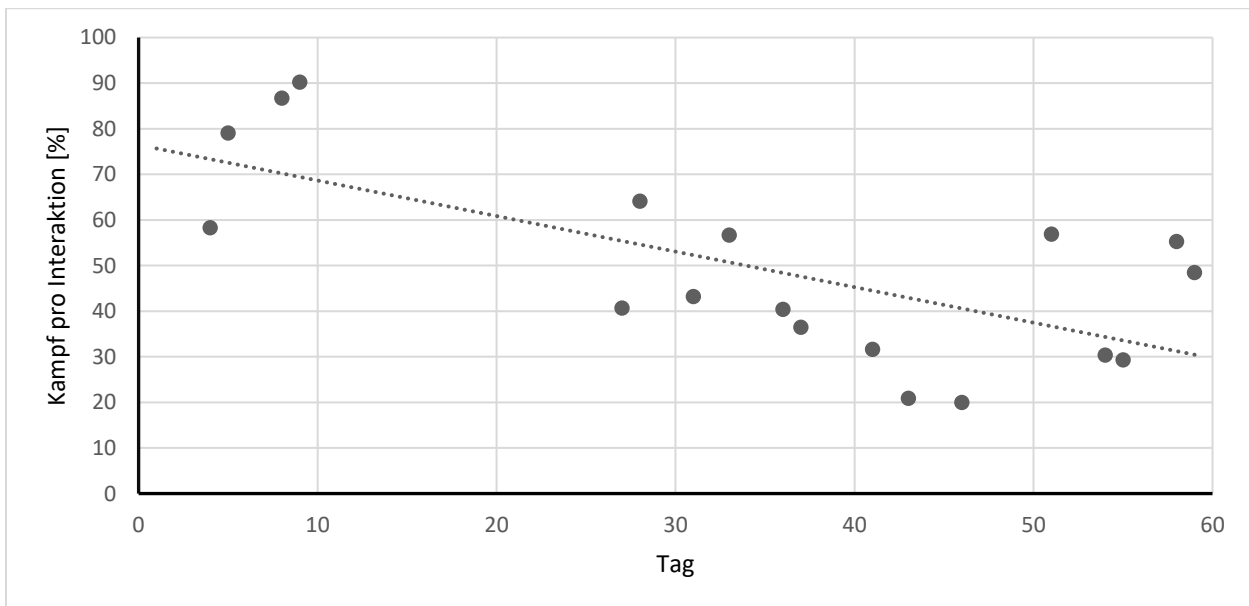


Abb. 11: Kampf pro Interaktion im Laufe der Zeit in der Präsenz von einem Feeder



## Zusammenfassung der Ergebnisse und Diskussion

Während der Studie ist es möglich gewesen, acht verschiedene Kolibri-Arten an künstlichen Feedern zu beobachten. Die Futterquellen wurden jedoch mit unterschiedlicher Häufigkeit von den Arten besucht (Abb. 3). *F. mellivora* und *H. jacula* sind mit ca. 2500 (2580 und 2323) notierten Besuchen die zwei Arten, die am häufigsten die Feeder benutzten. *T. fannyi* besuchte die Feeder 910 Male, während *P. yaruqui* und *A. tzacatl* sich weniger als 400 Male (392 und 303) zeigten. *U. benjamini*, *O. underwoodii* und *D. conversii* besuchten die künstliche Futterquellen ca. 100 Male (100, 89 und 99) während der gesamten 72 Beobachtungsstunden (Abb. 3).

Die Unterschiede könnten von verschiedenen Faktoren abhängen: es liegt zum Beispiel zum jetzigen Zeitpunkt keine Studie über die Population Zusammensetzung der Kolibri-Arten der biologischen Station „Un poco del Chocó“ vor (N. Büttner, mdl Mitteilung), die erklären könnten, ob eine Art einfach häufiger als eine andere in dem Gebiet vorkommt. Außerdem könnten einige Arten eher dazu neigen, die künstliche Futterquelle zu benutzen, während andere, obwohl sie manchmal diese besuchen, trotzdem noch die natürliche Futterquelle und „versteckte“ Habitate bevorzugen könnten. Darüber hinaus, da die Beobachtungen immer morgens früh von 6:30 bis 8:30 durchgeführt wurden, kann man vermuten, dass einige Unterschiede zwischen den Aktivitätszeiten der Kolibri-Arten bestehen.

Während der Beobachtungen wurde unter anderem untersucht, ob die Anzahl der Kämpfe zunimmt, wenn man die Menge des Futters reduziert, indem man anstatt mehrerer Feeder (vier), nur einen Feeder für die Vögel zu Verfügung stellt. Für alle drei Zuckerkonzentrationen (10%, 20% und 30%) hat man eine Zunahme der Kämpfe von circa 15% erhalten (Abb. 4). Die Zunahme der Kämpfe wurde immer kleiner, je höher die Zuckerkonzentration war: bei 10% hat man eine Reduktion von 16,25% bekommen, bei 20% von 14,4% und bei der 30%er Konzentration war die Abnahme von 11,85%.

Auf diesem Grunde kann die Hypothese: „mit einer niedrigeren Anzahl an Feedern steigen die Kämpfe“ angenommen werden.

Wahrscheinlich kämpfen die Kolibris weniger, wenn die Abundanz der Futterquelle größer ist, weil sie sich gut auf die verschiedenen Nahrungsspender verteilen können, so wie im Modell der „idealen freien Verteilung“ (Fretwell und Lucas 1970), und müssen somit ihre Energie nicht mit dem Kämpfen verlieren, sondern können diese für die Nahrungsaufnahme investieren. Wenn weniger Nahrung zu Verfügung steht, entscheiden vermutlich die Vögel, diese zu verteidigen, obwohl das Energiekosten impliziert.

Werden nur die verschiedenen Zuckerkonzentrationen analysiert, sieht man eine Tendenz in den Ergebnissen: je niedriger die Konzentration ist, desto häufiger zeigen die Kolibris ein Territorialverhalten in Form von Kampf (Abb. 4). Ein statistischer signifikanter Unterschied besteht jedoch nur zwischen den 10% und 30% Konzentrationen (ANOVA-Test,  $p=0,002$ ).

Die Anzahl der Besuche blieb konstant während der Studie (Mittelwerte zwischen 164 und 191), trotz der verschiedenen Zucker-Konzentrationen und Anzahl an Feedern. Der einzige Wert, der sich signifikant von den anderen unterscheidet (ANOVA-Test,  $p < 0,05$  bei aller verglichenen Werter) ist der für die 10%-Konzentration und der Präsenz von vier Feedern (Abb. 5).

Die Kämpfe hätten bei einer höheren Zuckerkonzentration steigen können, weil die Vögel vielleicht eine energiereichere Futterquelle vorzugsweise verteidigen möchten; das ist aber laut der Ergebnisse nicht der Fall, deswegen muss die Hypothese „Mit einer höheren Zuckerkonzentration steigen die Kämpfe“ abgelehnt werden.

Wahrscheinlich besuchten die Kolibris häufiger die Feeder, wenn sie mit einer 10% Zuckerkonzentration befüllt waren, da dieser nicht hoch genug für die Aufrechterhaltung ihres Metabolismus ist. Bei der 20%- und 30%-Zuckerlösung unterscheiden sich die Werte nicht. Diese Konzentrationswerte gehören eher zu dem Spektrum, dass die Vögel in der Natur bevorzugen und aussuchen (Stiles und Freeman 1993, McDade und Weeks 2006).

Die Ergebnisse zeigen uns, dass die Art *H. jacula* häufiger als andere Arten kämpfte (Abb. 6). Obwohl es keinen signifikanten Unterschied mit der Art *A. tzacatl* gefunden werden konnte, ist es deutlich zu sehen, dass es große Abweichungen zwischen den Kampf pro Interaktion der Arten gibt, mit dem größerem Mittelwert, der 64% (*H. jacula*) erreichte und der kleinste bei 0% (*D. conversii*) blieb (Abb. 6). Daher kann die Hypothese „Es gibt eine Art, die stärkeres territoriales Verhalten zeigt“ angenommen werden.

Vergangene Studien zeigten, dass größere Individuen erfolgreichere Konkurrenten als kleinere Individuen sind (Mathis 1990, O'Neill 1983). Dies könnte auch für die verschiedene Arten gelten. Man kann nämlich merken, dass die kleinsten Arten (*U. benjamini*, *O. underwoodii* und *D. conversii*), fast immer den Kampf vermieden haben. Das konnte daran liegen, dass sie die Ergebnisse eines Kampfes mit einer größeren Art einschätzen können und vor größeren Arten Angst haben. Das scheint evolutionär sinnvoll zu sein, weil sie mit einem Kampf zu viele wertvolle Energien verschwenden würden oder sie könnten dabei sogar verletzt werden.

Da für *H. jacula* und *F. mellivora* am meisten Daten aufgenommen werden konnten, wurde nur für diese zwei Arten das intra- und interspezifische Territorialverhalten analysiert und verglichen. Außerdem wurden die interspezifischen Kämpfe nur miteinander und mit *T. fannyi* und *P. yaruqui* analysiert, weil mit den anderen Kolibri-Arten (*A. tzacatl*, *U. benjamini*, *O. underwoodii* und *D. conversii*) die Besuchszahl zu unterschiedlich war (Abb. 3).

Bei *H. jacula* ist es deutlich zu sehen, dass die intraspezifischen Kämpfe pro Interaktion (das heißt, wenn sich zwei Vögel der gleichen Art an derselben Futterquelle getroffen haben) immer sehr hoch waren, mit einem Mittelwert von 94,4%.

Laut der Ergebnisse hat die Art *H. jacula* in der biologischen Station „Un poco del Chocó“ sehr häufig ein Territorialverhalten gezeigt (Abb. 6), die Werte für die interspezifische Kämpfe haben jedoch ein Mittelwert, der mindestens 20% niedriger als der intraspezifische Wert ist. Die Werte für die interspezifische Kämpfe zwischen *H. jacula* gegenüber *F. mellivora* sind mit einem Mittelwert von 35,5% deutlich niedriger als die Werte für die andere Arten (Abb. 7). Die

statistische Auswertung zeigte, dass *H. jacula* signifikant häufiger mit Individuen der gleichen Art kämpfte als mit Individuen der Art *P. yaruqui* und *F. mellivora* (Mann-Whitney U-Test,  $p=0,009$  und  $p=0,000$ ). Zwischen intraspezifischen Kämpfen und Kämpfen gegenüber der Art *T. fannyi* wurde kein signifikanter Unterschied gefunden (Mann-Whitney U-Test,  $p=0,099$ ). Außerdem zeigte sich, dass *H. jacula* signifikant weniger ein Territorialverhalten gegenüber *F. mellivora* benutzte als gegenüber *P. yaruqui* und *T. fannyi* (Mann-Whitney U-Test,  $p<0,05$ ). Laut einer Studie über Netzwerke zwischen Pflanzen und Kolibris in „Un poco del Chocó“ (Graham et al., mdl. Mitteilung), treffen sich die Arten *H. jacula* und *T. fannyi* in dem Naturreservat die Art *T. fannyi* auf folgenden Pflanzenarten: *Guzmania scherzeriana*, *Costus pulverulentus*, *Heliconia harlingii*, *Besleria solanoides* und *Columnea picta*. *P. yaruqui* wird auf folgenden Pflanzen angetroffen: *Aphelandra pepe-parodii*, *Guzmania angustifolia*, *Guzmania scherzariana*, *Guzmania wittmakii*, *Drymonia teuschen*, *Pitcairnia nigra*, *Costus pulverulentus*, *Heliconia harlingii*, *Columnea picta* und *Besleria solanoides* (Abb. 1 Anhang). Die Art *F. mellivora* bevorzugt dagegen laut der Studie in der Natur keine Pflanzenart, die *H. jacula* auch besucht (Abb. 1 Anhang).

*F. mellivora* war der Vogel, der am häufigsten die Feeder während des Versuches besuchte (Abb. 5). Er zeigte sich dazu ziemlich territorial: über 30% seiner Interaktionen waren Kämpfe, die diese Art selber begonnen hat.

Intraspezifische Kämpfe sind im Fall von *F. mellivora* mit einem Mittelwert von 58,6% auch höher als die interspezifischen Kämpfe. Bei diesen letzten Ergebnissen zeigt sich, dass die Kämpfe mit den Arten *T. fannyi* und *P. yaruqui* noch relativ hoch blieben (Mittelwerte 43,7% und 27,2%). Mit der Art *H. jacula* kämpfte *F. mellivora* nur 9,6% der Male, in denen es eine Interaktion gab (Abb. 8). *F. mellivora* trifft in der natürlichen Umgebung die Art *P. yaruqui* auf die Pflanzenart *Cavendishia grandifolia*, die andere zwei Arten (*T. fannyi* und *H. jacula*) treffen sich unter natürlichen Bedingungen laut der Studie in dem Reservat nicht. Auch in diesem Fall wurde kein signifikanter Unterschied zwischen intraspezifische Kämpfe und Kämpfe gegenüber *T. fannyi* (Mann-Whitney U-Test,  $p=0,097$ ), dagegen ist die intraspezifische Konkurrenz signifikant häufiger als gegenüber den Arten *H. jacula* und *P. yaruqui* (Mann-Whitney U-Test,  $p=0,000$  und  $p=0,001$ ).

Dementsprechend wurde die Hypothese „intraspezifische Kämpfe sind häufiger als interspezifische Kämpfe“ an vier Arten überprüft. Die Daten sind unzureichend. Die meisten Daten liegen bei *F. mellivora* und *H. jacula* vor. Bei diesen Arten sieht es so aus, als ob die intraspezifischen Kämpfe häufiger sind als die interspezifischen Kämpfe. Dies konnte aber statistisch nicht voll abgesichert werden.

Weil koexistierende Arten sich oft entwickeln, um unterschiedliche Ressourcen zu nutzen, sodass die Auswirkungen der interspezifischen Konkurrenz verringert werden können (Svanbäck und Bolnick 2006), hätte man denken können, dass die intraspezifischen Kämpfe öfters vorgenommen werden.

Im Allgemeinen kommt intraspezifische Konkurrenz häufiger vor als interspezifische Konkurrenz (Adler et al., 2018). Dies wurde auch für die Kolibris erwartet und daher wurde nicht damit gerechnet, dass die Hypothese „intraspezifische Kämpfe sind häufiger als interspezifische Kämpfe“ abgelehnt werden müsse. Dieses Ergebnis ist jedoch verständlich, wenn man bedenkt, dass viele Kolibri-Arten sich noch von den gleichen Blüten ernähren. Es gibt nur einige Kolibri-Arten mit spezifischen Ernährungseigenschaften. Zum Beispiel hat *Eutoxeres aquila*, einen Schnabel entwickelt, um sich an die Form bestimmter Blüten anzupassen, und *Schistes albogularis* (auch „Nektardieb genannt“) hat die Gewohnheit die Blüten an der Basis zu durchstechen und sich von Nektar zu ernähren.

*H. jacula* und *F. mellivora* haben am stärksten andere Kolibri-Arten vertrieben, aber gegenseitig am wenigsten gekämpft. Dies könnte daran liegen, dass sich die zwei Arten in der Natur, zu mindestens in dem Reservat „Un poco del Chocó“, auf keine gemeinsame Pflanzenart treffen (Abb. 1 Anhang), und deswegen sehen sie sich nicht als Konkurrenten.

Während der Beobachtungen, konnte man im Laufe der Zeit merken, dass die Kämpfe pro Interaktion nachließen (Abb. 9). Nach einer statistischen Überprüfung, die alle Variablen (Zeit, Zuckerkonzentrationen und Anzahl von Feeder) berücksichtigte, konnte festgestellt werden, dass diese Tendenz sehr schwach war (Abb. 9, Regression,  $R^2=0,129$ ). Wenn man nur die Zuckerkonzentrationen berücksichtigt, wurde auch keine Korrelation gefunden, weder bei alle Zuckerkonzentrationen zusammen noch bei den einzelnen (Regression, 10%  $R^2=-0,099$ ; 20%  $R^2=0,098$ ; 30%  $R^2=0,135$ ). Wenn man sich die Anzahl der Feeder anschaut, findet man, dass sie einen Einfluss auf die Abnahme der Kämpfe während der Zeit, sowohl bei einem und vier Feedern zusammen (Regression,  $R^2=0,526$  bei  $p=0,000$ ), als auch bei den einzelnen (Abb. 10 und 11, Regression, 1 Feeder  $R^2=0,432$  bei  $p=0,002$ ; 4 Feeder  $R^2=0,615$  bei  $p=0,000$ ). Somit kann man sagen, dass der Lauf der Zeit einen Einfluss auf die Reduktion der Kämpfe hat, aber noch stärkere Einfluss hat die Zahl der Feeder. Die Zuckerkonzentration war keine beeinflussende Variable.

Da normalerweise keine Feeder im Garten von der biologischen Station „Un poco del Chocó“ hängen, könnte es sein, dass sich die Kolibris am Anfang der Beobachtungen, ähnlich wie in einer natürlichen Situation verhalten haben, das heißt, dass sie öfter kämpften, wenn sie einem anderen Individuum begegneten, weil die Verfügbarkeit des Blütennektars in natürlichen Umständen begrenzt ist. Als die Vögel lernten, dass die Feeder ständig mit einer Zuckerlösung befüllt sind, lernen sie vermutlich auch, dass sie sich diese Futterquelle teilen können und somit Energie sparen, die sie sonst mit dem Kämpfen verlieren würden, aber trotzdem ausreichende Nahrung zu sich nehmen können.

Zusammenfassend haben die Ergebnisse gezeigt, dass verschiedene Kolibri-Arten auch ein verschiedenes Verhalten haben, wenn es um die Verteidigung von Nahrungsressourcen geht.

Die Körpergröße scheint dabei eine Rolle zu spielen: Die kleinere Arten (*U. benjamini*, *O. underwoodi* und *D. conversii*) haben nur selten oder fast nie gekämpft und haben immer versucht die Futterquelle zu besuchen, wenn diese nicht von anderen schon besetzt war. Zwischen intra- und interspezifische Kämpfe bei den untersuchten Arten wurden keine signifikante Unterschiede gefunden.

Die Zusammensetzung der Zuckerlösung in den Feeder beeinflusste auch die Kämpfe: Sowohl bei einer Erniedrigung der Zuckerkonzentration als auch bei der Erniedrigung der Anzahl von Feeder, erfolgte insgesamt bei allen Kolibri-Arten eine Steigerung der Kämpfe pro Interaktion. Unerwartet war die Tatsache, dass die Kämpfe pro Interaktion im Laufe der Zeit abgenommen haben.

Für die Zukunft wäre es interessant Daten in einer natürliche Situation zu sammeln, um vergleichen zu können, ob die künstliche Futterquelle das Verhalten der Kolibris ändern oder ob sie ein Modell widerspiegeln, was Studien vereinfachen würde. Die Koexistenz zu verstehen, könnte dazu beitragen, Managementprobleme in der Natur einschließlich der Erhaltung seltener Arten zu lösen, was im Fall von Kolibris nicht nur den Schutz dieser Tiere bedeuten würde, sondern auch den Schutz aller von ihnen bestäubten Pflanzen.

### **Fehlerdiskussion**

Weil die Experimente in einem offenen System durchgeführt worden sind, könnten einige Faktoren das Sammeln der Daten gestört haben. Die Zuckerlösung der Feeder zum Beispiel, war nicht nur für die Kolibris attraktiv, sondern auch für einige Bienen. Wenn diese reichlich die Futterquelle der Kolibris besuchten, zeigten sich die Vögel beunruhigt.

Außerdem änderte sich das Wetter während der Zeit: Obwohl die Temperatur immer ungefähr die gleiche blieb, hat es an manchem Tage leicht geregnet, während an anderen war es sonnig. Ab und zu hat es auch stark geregnet. Diese Änderungen des Wetters könnten einen Einfluss auf das Verhalten des Kolibris gehabt haben.

## Literaturverzeichnis

- Adler, P. B., Smull, D., Beard, K. H., Choi, R. T., Furniss, T., Kulmatiski, A., Meiners, J. M., Tredennick, A. T. und Veblen, K. E. (2018): Competition and coexistence in plant communities: intraspecific competition is stronger than interspecific competition. *Ecology Letters* 21, 1319-1329.
- Arizmendi, M. C., Monterrubio-Solís, C., Juárez, L. M., Flores-Moreno, I. & López-Saut, E. (2007): Effect of the presence of nectar feeders on the breeding success of *Salvia mexicana* and *Salvia fulgens* in a suburban park near Mexico City. *Biological Conservation* 136, 155–158.
- Brockmeyer, T. und Schaefer, H. M. (2012): Do nectar feeders in Andean nature reserves affect flower visitation by hummingbirds? *Basic and Applied Ecology* 13, 294-300.
- Chin R. und Lee B. Y. (2008): Principles and Practice of Clinical Trial Medicine. Academic Press, Kapitel 15.
- Freile, J. und Restall R. (2018): Birds of Ecuador. Helm Field Guides, Bloomsbury USA.
- Fretwell, S.D. und Lucas, H.L. (1970): On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica* 19, 16-36.
- Inouye, D. W., Calder, W. A., Waser, N. M. (1991): The effect of floral abundance on feeder censuses of hummingbird populations. *The Condor* 93, 279-285.
- Janzen, DH (1971): Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171, 203-205.
- Jenkins, D. W. (1944): Territory as a Result of Despotism and Social Organization in Geese. *The Auk* 61(1), 30-47.
- Kirkman, F. B. (1937): Bird Behavior. London. Edinburgh.
- Mathis, A. (1990): Territoriality in a terrestrial Salamander: The influence of Resource Quality and Body Size. *Behaviour* 112(3), 162-175.
- McCaffrey, R. E. und Wethington, S. M. (2008): How the Presence of Feeders Affects the Use of Local Floral Resources by Hummingbirds: A Case Study from Southern Arizona. *The Condor* 110, 786-791.
- McDade, L. A. und Weeks, J. A. (2006): Nectar in hummingbird-pollinated neotropical plants I: Patterns of production and variability in 12 species. *Biotropica* 36, 196-215.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G, da Fonseca, G. A. B. und Kent, J. (2000): Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Noble, G. K. (1939): The Role of Dominance in the Social Life of Birds. *The Auk* 56(3), 263-273.
- O'Neill, K. M. (1983): Territoriality, Body Size, and Spacing in Males of the Beewolf *Philanthus Basilaris* (Hymenoptera; Sphecidae). *Behaviour* 86(3-4), 295-321.
- Pimm, S., Rosenzweig, M.L. und Mitchell W.A. (1985): Competition and food selection: field tests of a theory. *Ecology* 66, 798-807.

Ridgely R. S. und Greenfield P. J., (2001): The Birds of Ecuador: Field Guide. Cornell University Press, First edition.

Robb, G. N., McDonald, R. A., Chamberlain, D. E., Reynolds, S. J., Harrison, T. J. E. und Bearhop, S (2008): Winter feeding of birds increases productivity in the subsequent breeding season. *Biology Letters* 4, 220-223.

Sonne, J., Kyvsgaard, P., Maruyama, P. K., Vizentin-Bugoni, J., Ollerton, J, Sazima, M., Rahbek, C., Dalsgaard, B. (2015): Spatial effects of artificial feeders on hummingbird abundance, floral visitation and pollen deposition. *Journal of Ornithology*.

Stiles, F. G. und Wolf, L. L. (1970): Hummingbird Territoriality at a Tropical Flowering Tree. *The Auk* 87(3), 467-491.

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

Svanbäck, R. und D. I. Bolnick (2006): Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society* 274, 839–844.

Swanberg, P. O. (2008): Territory in the thick-billed nutcracker *Nucifraga caryocatactes*. *Ibis* 98(3), 412-419.

Temeles, E. J, Shaw, K. C., Kudla, A. U. and Sander, S. E. (2006): Traplining by Purple-Throated Carib Hummingbirds: Behavioral Responses to Competition and Nectar Availability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61(2), 163-172.

True, D. (1993): Hummingbirds of North America: attracting, feeding and photographing. Univ. of New Mexico, Albuquerque, New Mexico.

Wethington, S.M. und Russell, S.M. (2003): The seasonal distribution and abundance of oak land and riparian communities in southwestern Arizona. *Condor* 105, 484– 495.

### Online-Quellen

Hinkelmann, C. & Boesman, P. (2020). White-whiskered Hermit (*Phaethornis yaruqui*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (aufgerufen von <https://www.hbw.com/node/55355> am 18. März 2020).

Schuchmann, K.L. & Boesman, P. (2020). Booted Racket-tail (*Ocreatus underwoodii*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (aufgerufen von <https://www.hbw.com/node/55601> am 18. März 2020).

Schuchmann, K.L., Kirwan, G.M. & Boesman, P. (2020). Purple-bibbed Whitetip (*Urostitte benjamini*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (aufgerufen von <https://www.hbw.com/node/55599> am 18. März 2020).

Stiles, F.G. & Boesman, P. (2020). Green-crowned Brilliant (*Heliodoxa jacula*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (aufgerufen von <https://www.hbw.com/node/55539> am 18. März 2020).

Stiles, F.G. & Boesman, P. (2020). Green-crowned Woodnymph (*Thalurania fannyi*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (aufgerufen von <https://www.hbw.com/node/55460> am 18. März 2020).

Stiles, F.G., Kirwan, G.M. & Boesman, P. (2020). White-necked Jacobin (*Florisuga mellivora*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (aufgerufen von <https://www.hbw.com/node/55396> on 18 March 2020).

Weller, A.A. & Boesman, P. (2020). Rufous-tailed Hummingbird (*Amazilia tzacatl*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (aufgerufen von <https://www.hbw.com/node/55485> on 18 March 2020).

Züchner, T. & Boesman, P. (2020). Green Thorntail (*Discosura conversii*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (aufgerufen von <https://www.hbw.com/node/55431> am 18. März 2020).

### **Bilder-Quelle**

Karte der Choco-Region: in Anlehnung an

[https://es.wikipedia.org/wiki/Choc%C3%B3\\_biogeogr%C3%A1fico#/media/Archivo:Mapa\\_del\\_Choc%C3%B3\\_biogeogr%C3%A1fico.svg](https://es.wikipedia.org/wiki/Choc%C3%B3_biogeogr%C3%A1fico#/media/Archivo:Mapa_del_Choc%C3%B3_biogeogr%C3%A1fico.svg)



### *Danksagung*

An dieser Stelle möchte ich mich bei denjenigen bedanken, die mich während der Anfertigung meiner Bachelorarbeit unterstützt haben.

Zuerst bedanke ich mich bei Herr Prof. Dr. Kunz, der meine Bachelorarbeit mit viel Hilfsbereitschaft und Interesse betreut und begutachtet hat. Für die Empfehlung meine Arbeit in der biologischen Station „Un poco del Chocó“ durchzuführen, möchte ich mich auch herzlich bedanken.

Ein besonderer Dank gilt Nicole Büttner, die meine Feldarbeit in Ecuador betreut hat und zu hilfreichen Anregungen beigetragen hat.

Abschließend möchte ich mich bei Anastasia und David bedanken, die mit ihrer moralischen Unterstützung immer für mich da waren.

### *Erklärung*

Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig verfasst und dabei keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe. Sämtliche Stellen der Arbeit, die im Wortlaut oder dem Sinn nach Publikationen oder Vorträgen anderer Autoren entnommen sind, habe ich als solche kenntlich gemacht. Die Arbeit wurde bisher weder gesamt noch in Teilen einer anderen Prüfungsbehörde vorgelegt und auch noch nicht veröffentlicht.

Giulia Rodà

Düsseldorf, 27.08.2020

# Anhang

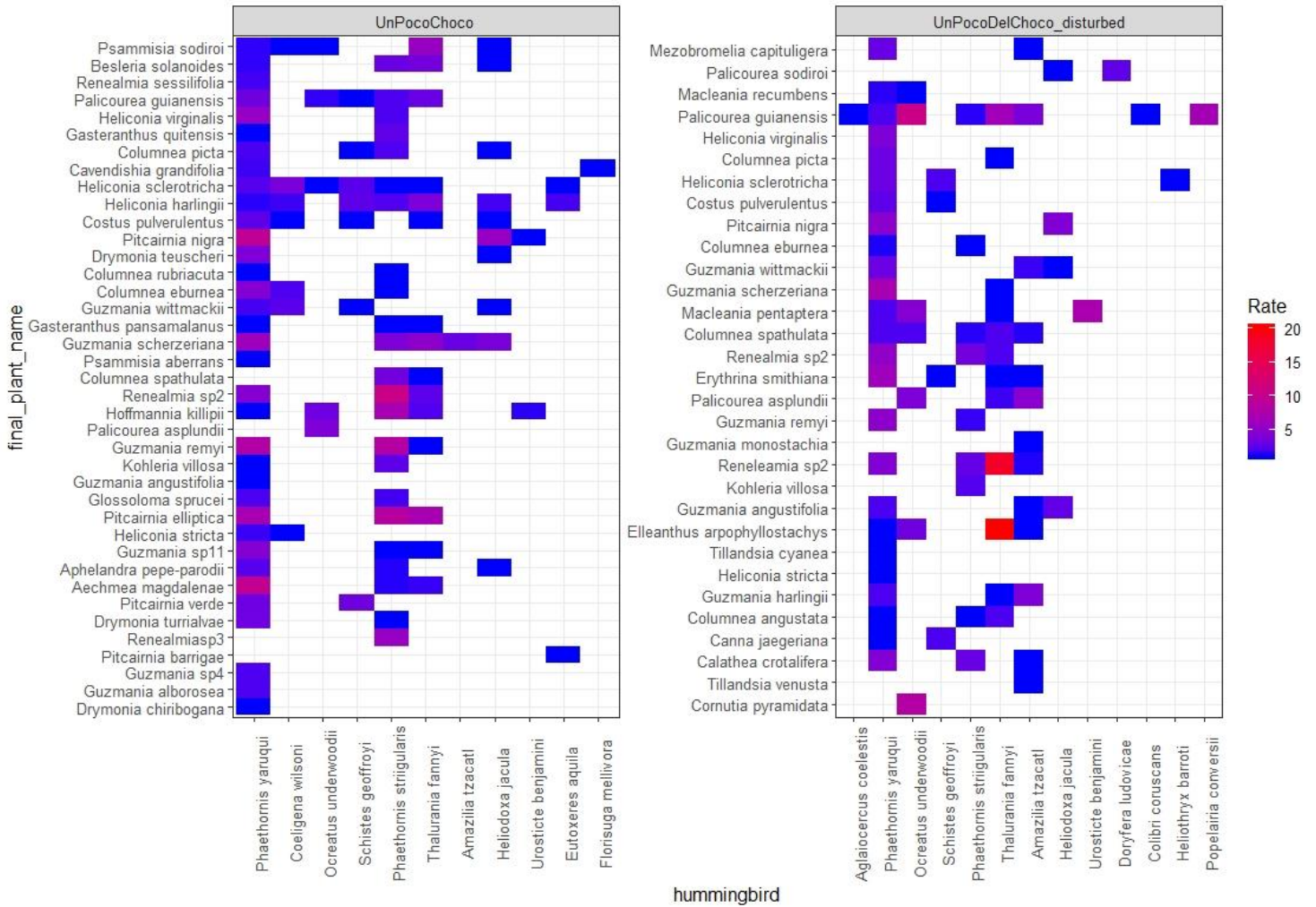


Abb. 1: Pflanzen und Kolibri-Netzwerke in der biologischen Station „Un poco del Chocó“ (Graham et al., persönliche Kommunikation, nicht veröffentlicht)

Tab. 1: ANOVA Test Ergebnisse für die Daten der Abb. 4 (in grün wurden signifikante Ergebnisse markiert  $p < 0,05$ )

Zuckerkonzentrationen im Vergleich	p-Wert
10% - 20%	0,062
10% - 30%	0,002
20% - 30%	0,167

Tab. 2: ANOVA Test Ergebnisse für die Daten der Abb. 5 (in grün wurden signifikante Ergebnisse markiert  $p < 0,05$ )

Zuckerkonzentration und Anzahl von Feeder im Vergleich	p-Wert
10%-1F - 10%-4F	0,023
10%-1F - 20%-1F	0,472
10%-1F - 20%-4F	0,718
10%-1F - 30%-1F	0,352
10%-1F - 30%-4F	0,531
10%-4F - 20%-1F	0,004
10%-4F - 20%-4F	0,010
10%-4F - 30%-1F	0,002
10%-4F - 30%-4F	0,005
20%-1F - 20%-4F	0,718
20%-1F - 30%-1F	0,830
20%-1F - 30%-4F	0,926
20%-4F - 30%-1F	0,565
20%-4F - 30%-4F	0,789
30%-1F - 30%-4F	0,731

Tab. 3: Whitney-Mann U-Test Ergebnisse für die Daten der Abb. 6 (in grün wurden signifikante Ergebnisse markiert  $p < 0,05$ ).

Arten im Vergleich	U-Wert	Z-Wert	p-Wert
<i>H. jacula</i> - <i>P. yaruqui</i>	274,000	-3,121	0,002
<i>A. tzacatl</i> - <i>F. mellivora</i>	200,500	-0,169	0,866
<i>A. tzacatl</i> - <i>H. jacula</i>	41,500	-1,739	0,082
<i>A. tzacatl</i> - <i>O. underwoodii</i>	15,000	-1,871	0,061
<i>A. tzacatl</i> - <i>D. conversii</i>	218,500	-2,248	0,025
<i>A. tzacatl</i> - <i>P. yaruqui</i>	256,000	-0,138	0,890
<i>A. tzacatl</i> - <i>T. fannyi</i>	55,500	-0,176	0,860
<i>A. tzacatl</i> - <i>U. benjamini</i>	238,500	-3,234	0,001
<i>F. mellivora</i> - <i>H. jacula</i>	57,000	-4,613	0,000
<i>F. mellivora</i> - <i>O. underwoodii</i>	0,000	-2,986	0,003
<i>F. mellivora</i> - <i>D. conversii</i>	491,500	-3,590	0,000
<i>F. mellivora</i> - <i>P. yaruqui</i>	579,500	-0,170	0,865
<i>F. mellivora</i> - <i>T. fannyi</i>	30,000	-0,175	0,861
<i>F. mellivora</i> - <i>U. benjamini</i>	31,500	-5,178	0,000
<i>H. jacula</i> - <i>O. underwoodii</i>	0,000	-3,711	0,000
<i>H. jacula</i> - <i>D. conversii</i>	274,000	-3,590	0,000
<i>H. jacula</i> - <i>T. fannyi</i>	360,500	-2,815	0,005
<i>H. jacula</i> - <i>U. benjamini</i>	20,500	-5,369	0,000
<i>O. underwoodii</i> - <i>U. benjamini</i>	61,000	-1,104	0,270
<i>D. conversii</i> - <i>P. yaruqui</i>	22,500	-2,497	0,013
<i>D. conversii</i> - <i>T. fannyi</i>	30,000	-2,379	0,017
<i>D. conversii</i> - <i>U. benjamini</i>	37,500	-0,559	0,576
<i>P. yaruqui</i> - <i>T. fannyi</i>	460,000	-0,030	0,976
<i>P. yaruqui</i> - <i>U. benjamini</i>	89,500	-3,595	0,000
<i>T. fannyi</i> - <i>U. benjamini</i>	114,000	-3,507	0,000

Tab. 4: Whitney-Mann U-Test Ergebnisse für die Daten der Abb. 7 (in grün wurden signifikante Ergebnisse markiert p<0,05)

Arten-Paare	U-Wert	Z-Wert	p-Wert
<i>H. jacula</i> -> <i>F. mellivora</i> - <i>H. jacula</i> -> <i>H. jacula</i>	54,500	-6,479	0,000
<i>H. jacula</i> -> <i>F. mellivora</i> - <i>H. jacula</i> -> <i>P. yaruqui</i>	233,000	-3,200	0,001
<i>H. jacula</i> -> <i>F. mellivora</i> - <i>H. jacula</i> -> <i>T. fannyi</i>	195,000	-4,358	0,000
<i>H. jacula</i> -> <i>H. jacula</i> - <i>H. jacula</i> -> <i>P. yaruqui</i>	246,500	-2,612	0,009
<i>H. jacula</i> -> <i>H. jacula</i> - <i>H. jacula</i> -> <i>T. fannyi</i>	358,500	-1,647	0,099
<i>H. jacula</i> -> <i>P. yaruqui</i> - <i>H. jacula</i> -> <i>T. fannyi</i>	302,000	-1,109	0,268

Tab. 5: Whitney-Mann U-Test Ergebnisse für die Daten der Abb. 8 (in grün wurden signifikante Ergebnisse markiert p<0,05)

Arten-Paare	U-Wert	Z-Wert	p-Wert
<i>F. mellivora</i> -> <i>F. mellivora</i> - <i>F. mellivora</i> -> <i>H. jacula</i>	118,000	-5,855	0,000
<i>F. mellivora</i> -> <i>F. mellivora</i> - <i>F. mellivora</i> -> <i>P. yaruqui</i>	191,000	-3,201	0,001
<i>F. mellivora</i> -> <i>F. mellivora</i> - <i>F. mellivora</i> -> <i>T. fannyi</i>	403,000	-1,657	0,097
<i>F. mellivora</i> -> <i>H. jacula</i> - <i>F. mellivora</i> -> <i>P. yaruqui</i>	341,500	-1,206	0,228
<i>F. mellivora</i> -> <i>H. jacula</i> - <i>F. mellivora</i> -> <i>T. fannyi</i>	270,000	-3,967	0,000
<i>F. mellivora</i> -> <i>P. yaruqui</i> - <i>F. mellivora</i> -> <i>T. fannyi</i>	267,500	-1,811	0,070



*Phaethornis yaruqui*, Un poco del Chocó, Jan. 2020 (eigenes Foto)



*Heliodoxa jacula* Männchen, Un Poco del Chocó, Dez. 2019 (eigenes Foto)



*Heliodoxa jacula* Weibchen, Un poco del Chocó, Jan. 2020 (eigenes Foto)



*Heliodoxa jacula* junge Männchen, Un poco del Chocó, Dez. 2019 (eigenes Foto)



*Thalurania fannyi* Männchen, Un poco del Chocó, Jan. 2020 (eigenes Foto)



*Thalurania fannyi* Weibchen, Un poco del Chocó (Beringung von Nicole Büttner), Jan. 2020 (eigenes Foto)





*Florisuga mellivora* Männchen, Un poco del Chocó, Dez. 2019 (eigenes Foto)



*Florisuga mellivora* Weibchen, Un poco del Chocó, Jan. 2020 (eigenes Foto)



*Amazilia tzacatl*, Alambi reserve (Tandayapa), Jan. 2020 (eigenes Foto)



*Urostitte benjamini* Weibchen, Un poco del Chocó, Jan. 2020 (eigenes Foto)



*Ocreatus underwoodii* Männchen (und *Amazilia tzacatl*), Alambi reserve (Tandayapa), Jan. 2020 (eigenes Foto)



*Ocreatus underwoodii* Weibchen, Un poco del Chocó (Beringung von Nicole Büttner), Nov. 2019 (eigenes Foto)



*Ocreatus underwoodii* junges Männchen, Un poco del Chocó, Dez. 2019 (eigenes Foto)



*Discosura conversii* Männchen, Un poco del Chocó, Jan. 2020 (eigenes Foto)



*Discosura conversii* Weibchen, Un poco del Chocó, Jan. 2020 (eigenes Foto)