

Schillerfarben und Schwirrflug – Faszination Kolibris (2)

André-Alexander Weller, Bonner Logsweg 109, 53123 Bonn

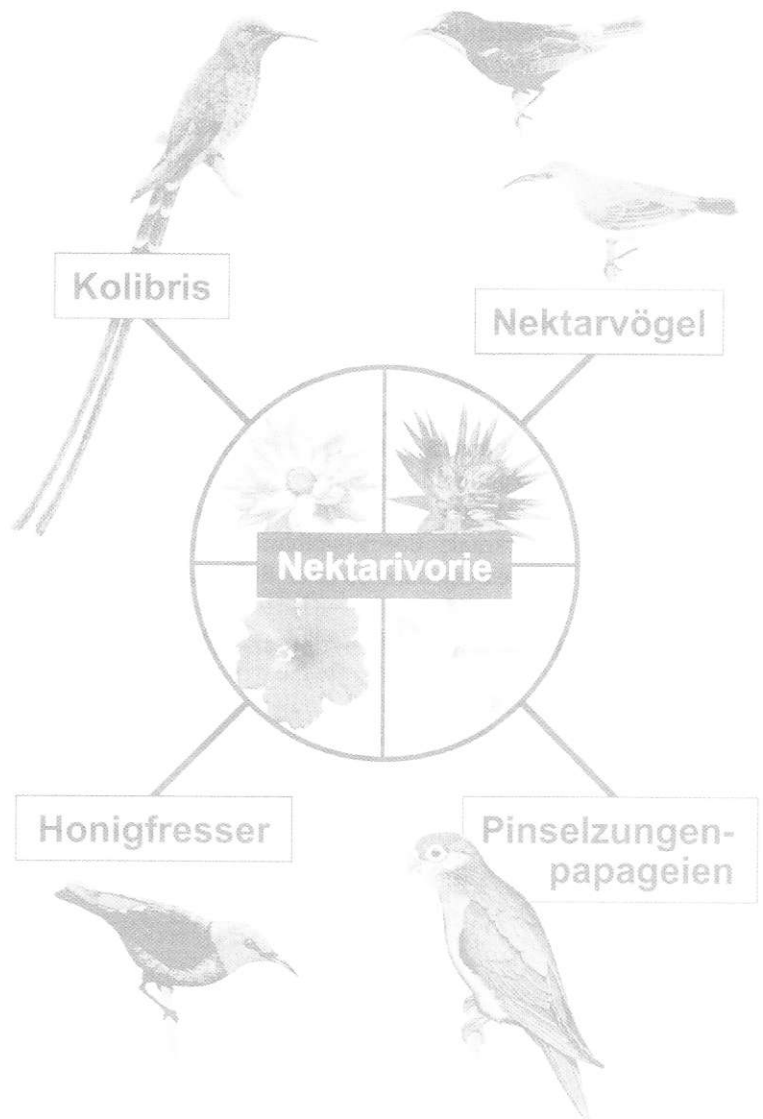
Zusammenfassung: Die ausschließlich in der Neuen Welt verbreitete Familie der Kolibris (Trochilidae) zeigt neben zahlreichen morphologisch-physiologischen Spezialisierungen als ernährungsbiologische Besonderheit das Phänomen der Nektarivorie (Ernährung von Blütennektar). Dieser Beitrag stellt die wechselseitigen Anpassungen im Verhältnis Vogel-Pflanze vor und diskutiert Theorien ihrer Entstehung. Außerdem werden geohistorische Modelle und Artbildungsmechanismen erläutert, die Hinweise auf die Ursachen der heutigen Artenvielfalt der Kolibris und ihre erfolgreiche Ausbreitung in neotropischen Lebensräumen geben. Viele Merkmale im Bau und Verhalten der Kolibris, aber auch Kreuzungsnachweise können im Rahmen des Grundtypmodells interpretiert werden.

Im Gegensatz zu Insekten, die Blütenfarben lediglich im UV-Bereich erkennen, werden Vögel von Spektralfarben mit leuchtenden Farbtönen angelockt. Von Kolibris besuchte Blüten zeichnen sich vorwiegend durch kräftige Rottöne oder Orange, seltener durch Grün, Blau, Weiß oder Farbkombinationen (sog. Papageienfarben) aus. Untersuchungen an südamerikanischen Pflanzenfamilien, z.B. Gesneriaceen, deuten an, daß außer Blüten auch entsprechend gefärbte vegetative Merkmale wie rote Blattspitzen oder -stengel erkannt

Abb. 1: Nur wenige tropische Vogelfamilien haben sich in ihrer Ernährung auf Blütennektar spezialisiert und erfüllen als Bestäuber wichtige Funktionen im Ökosystem.

Nektarivorie und Bestäubung – eine Form von Koevolution?

Als Nektarivorie bezeichnet man die Ernährung von Blütennektar, wie sie bei allen Kolibritaxa anzutreffen ist. Diese Ernährungsform ist nur bei wenigen anderen tropischen Vogelfamilien (z.B. Afrika/Asien: Nektarvögel, Nectariniidae; Asien/Australien: Honigfresser, Meliphagidae; Pinselzungenpapageien, Psittaglossidae; Hawaii: Kleidervögel, Drepanididae; Abb. 1) zu finden. Bezüglich der Nahrungswahl sind Kolibris als eutrop zu bezeichnen, d.h. von allen nektarivoren Vögeln stellen sie die spezialisiertesten Blütenbesucher dar, obwohl sie sich außerdem von Insekten, Pollen, Früchten und Baumsäften ernähren. Aufgrund ihres außerordentlichen Artenreichtums und ihrer weiten Verbreitung, verbunden mit zahlreichen gattungs- und artspezifischen Spezialisierungen, kommt den Trochiliden neben den Insekten in der Neuen Welt eine wichtige Bestäuberfunktion zu. Außer den vielfältigen geeigneten anatomisch-morphologischen Konstruktionen des Vogels (vgl. WELLER 1999) spielen Blütenerkennung und Blütenmorphologie als wechselseitige Voraussetzungen eine wesentliche Rolle. Hieraus und aus der Konkurrenzsituation der Blütenbestäuber ergeben sich zudem Hinweise auf Fragestellungen nach der Herkunft und Evolution der Nektarivorie, vor allem auch innerhalb der Familie Trochilidae.



Glossar

Biogeographie: wissenschaftliche Fachrichtung, die sich mit der Beschreibung und Interpretation lokaler, regionaler und globaler Verbreitungsmuster von Tieren und Pflanzen befaßt.

Endemismus: auf eine bestimmte, meist geographisch eng gefaßte Region begrenztes Vorkommen einer Tier- oder Pflanzenart (entweder dort entstanden und ursprünglich nicht weiter verbreitet, oder Reliktvorkommen bei ehemals weiterer Verbreitung).

Glazialperioden: während der erdgeschichtlichen Epoche des Pleistozäns (Quartär) auftretende Vergletscherungen (Eiszeiten; ca. 800.000 J. bis 12.000 J. v. Chr.).

Habitus, habituell: bezogen auf das grundsätzliche, charakteristische Erscheinungsbild eines Organismus.

Hybriden: Mischlinge zweier Arten

mit zumeist intermediären Merkmalen; nur ausnahmsweise fruchtbar.

Interglazialperioden: Zwischeneiszeiten, charakterisiert durch Rückzug der Gletscher (z. B. in Mitteleuropa).

Morphologie: Form und Struktur eines Organismus, unabhängig von seinen physiologischen Eigenschaften.

Mutualismus: Sonderfall einer symbiontischen Beziehung, in der die Partner wechselseitig voneinander profitieren.

Ornithophilie: Bestäubung von Pflanzen durch Vögel.

paläoklimatisch: bezieht sich auf die klimatischen Faktoren vergangener Erdzeitalter.

Taxon (pl. **Taxa**): Systematische Gruppe irgendeiner Rangstufe, z. B. Art, Gattung, Familie.

werden, um die Auffälligkeit ornithophiler Pflanzen unter den relativ lichtarmen Bedingungen des tropischen Regenwaldes zu erhöhen (WITTMANN, mündl.). Der bei Vögeln weitgehend reduzierte bis fehlende Geruchssinn widerspiegelt sich in der Geruchlosigkeit vieler Vogelblumenblüten, was „illegale“ Nektarivorie, beispielsweise von Insekten oder Fledermäusen, die keine Bestäubung leisten, ausschließen soll. Wie bereits JOHOW (1900) bemerkte, ist es in evolutionsgeschichtlicher Hinsicht allerdings nicht erwiesen, ob es sich dabei um eine koevolutive Anpassung handelt, d.h. ob z.B. insektenblütige Pflanzen als potentielle Vorgänger mit der Entwicklung der Ornithophilie auch ihren Geruch verloren haben.

Weitere morphologische und physiologische Merkmale der Vogelblumen unterstreichen die enge Beziehung zu ihren Bestäubern (vgl. FAEGRI &

VAN DER PIJL 1966). Gegenüber Insektenblumen ist die Nektarproduktion erheblich gesteigert, was bereits als Indiz auf den Bestäubertyp gelten kann. Die Nektarkonzentration gewährleistet keine ausreichende Versorgung des Kolibris, der dadurch gezwungen ist, weitere Blüten – bis zu 3000 pro Tag – aufzusuchen und damit Fremdbestäubung zu gewährleisten. Die je nach Pflanzentyp und Region mehr oder weniger ausgeprägte Periodizität der Nektarabgabe widerspiegelt sich auch in den Strategien des Nahrungssuchverhaltens der Kolibris. Während einige Arten streng territorial sind und Nahrungsreviere, d.h. beispielsweise blühende Bäume, gegenüber Artgenossen und anderen Kolibris, aber auch Großschmetterlingen und Bienen verteidigen, zeigen andere ein nicht-territoriales Umherstreifen, wobei mehr oder weniger gezielt und regelmäßig bestimmte Futterpflanzen angefliegen werden („trap lining“). Zu den territorialen Arten zählen die meisten Vertreter der Unterfamilie Trochilinae, während die Phaethornithinae überwiegend als „trap-liner“ bezeichnet werden können.

Zahlreiche Besonderheiten lassen sich im Bau und der Positionierung der Blüten ornithophiler Pflanzen erkennen. Um ein Abfließen des Honigs zu verhindern, finden sich vielfach Kapillaren, Härchen oder stark benetzbare Oberflächen an Blütenboden und -saum. Die Blüten sind häufig in verlängerten, relativ dichten freistehenden oder -hängenden Blütenständen angelegt. Der relativ derbe Bau der Blüten und ihrer Stengel wird als Anpassung an die erhöhte mechanische Belastung durch die exponierte Position und den Vögelschnabel interpretiert. Im Gegensatz zu anderen nektarbesuchenden Vögeln können Kolibris i.d.R. Blüten nur im Schwirrfly anfliegen und klammern sich nur ausnahmsweise an größeren Blüten fest. Als Blütentypus erscheint bei von Kolibris bestäubten Vogelblumen besonders häufig der Röhren- oder Kelchtyp, wie er u. a. für Lippenblütengewächse (Lamiaceae), Braunwurzgewächse (Scrophulariaceae), Nachtschattengewächse (Solana-ceae), Gesneriengewächse (Gesneriaceae) oder eine Reihe von Baum- und Straucharten sowie Epiphyten (z. B. einige Orchidaceae, Bromeliaceae) typisch ist. Die Staubblätter überragen häufig die Länge der Kronröhre, wobei der Pollen entweder auf den Schnabel, die Stirn bzw. den Hinterkopf oder das Kinn des Kolibris übertragen wird (Abb. 2).

Über die Entstehung der Nektarivorie bei Vögeln wie auch umgekehrt der Ornithophilie im Pflanzenreich gibt es zahlreiche, teils widersprüchliche Hypothesen, die selbst eine Deutung im evolutionären Konzept erschweren. In der modernen Forschung wird der früher häufig strapazierte Begriff der Koevolution zunehmend kritisch gesehen und die Pflanze-Vogel-Beziehung lediglich als Mutualismus gedeutet. Demzufolge dürfte es sich eher um ein stammesgeschichtlich gesehen relativ

Abb. 2: Kolibris sind unter den Vögeln die spezialisiertesten Blütenbestäuber. Pollen wird entweder an Stirn, Hinterkopf oder Kehle bzw. Kinn deponiert und beim nächsten Blütenbesuch auf die weiblichen Fortpflanzungsorgane der Pflanze übertragen.

Kolibris als Blütenbestäuber



junges Phänomen handeln. Für diese Überlegung sprechen folgende Indizien:

1. Vogelblumen und ihre Bestäuber sind weltweit in den Tropen und Subtropen verbreitet. Ornithophilie ist zwar in vielen Pflanzenfamilien zu finden, jedoch nur bei jeweils wenigen Vertretern. Daher wird angenommen, daß dieses Phänomen mehrfach parallel bzw. unabhängig voneinander in verschiedenen Stammeslinien entstanden ist.

2. Nur wenige Vogelfamilien ernähren sich (neben Insekten, Früchten u.a.) überhaupt nektarivor (Abb. 1). Ausnahmslos handelt es sich dabei um relativ spezialisierte Vertreter mit entsprechenden anatomisch-morphologischen Konstruktionen (z. B. Schnabel-, Zungenform). Allerdings weisen nur die Kolibris eine extreme Spezialisierung hinsichtlich der Art der Nahrungsaufnahme und damit verbundener Anpassungen in Körperbau und Verhalten (z. B. Flügelkonstruktion – Schwirrflug) auf.

3. Trotz der zugrundeliegenden Spezialisierungen bei Vogel und Nahrungspflanze – als unmittelbare Voraussetzung für eine überhaupt erfolgreiche Ernährung bzw. Bestäubung – finden sich zumeist keine ausgeprägten „Exklusivbeziehungen“, d. h. direkte Abhängigkeitsverhältnisse. Die Tatsache, daß einige Kolibriarten fast ausschließlich an bestimmte Nahrungspflanzen gebunden sind (Bsp.: *Eutoxeres* spp. – Heliconien), deutet nicht grundsätzlich eine parallele Entwicklung beider Taxagruppen an. Die sehr variable Schnabelform von Trochiliden (vgl. WELLER 1999) stellt vorrangig die Bandbreite der Mikroevolution dar. Das Vorhandensein extremer morphologischer Merkmale bzw. Spezialisierungen – hierzu gehört ebenfalls die Veränderung der Körpergröße – muß selbstverständlich auch unter dem Aspekt der Konkurrenzvermeidung unter suboptimalen Bedingungen verstanden werden. Die innerhalb einer Gattung am weitesten verbreiteten und damit unter den Bedingungen adaptiver Radiationen erfolgreichsten Kolibris aus der Gruppe der Trochilinae (z.B. *Amazilia*-, *Chlorostilbon*-Arten, *Florisuga mellivora*) besitzen gerade bis schwach gebogene, mittellange Schnäbel (20-30 mm) und eine mittlere Körpergröße (8-12 cm).

4. Vielfach kann an Blüten mit relativ langen Kronblättern „Nektardiebstahl“ beobachtet werden. Dabei stechen Arten mit kürzeren Schnäbeln Blütenkelche seitlich an, um an den Nektar zu gelangen; Bestäubung findet nicht statt. Von einigen Kolibriarten ist bekannt, daß sie Stechöffnungen nutzen, die von anderen Vögeln mit kräftigeren Schnäbeln (z. B. *Coereba*-, *Diglossa*-Arten) angelegt wurden. Ein derartiges Verhalten spricht selbstverständlich nicht für eine koevolutive Anpassung, sondern geschieht vermutlich entweder situationsbedingt oder gezielt und könnte teilweise erlernt worden sein.

Im Rahmen des Evolutionsmodells werden



insektenfressende Vögel als Vorfahren heutiger nektarivorer Gruppen angesehen (u.a. FAEGRI & VAN DER PIJL 1966, POLEY 1994). Insektennahrung ist auch bei Kolibris weit verbreitet (vor allem Schattenkolibris) und wird bei der Jungenaufzucht ausschließlich verwandt. Wie es zum Übergang von der einen in die andere Ernährungsform kam, ist umstritten. Die am häufigsten genannte Hypothese ist, daß zunächst Insekten aus Blüten erbeutet wurden und dabei allmählich Nektar als zusätzliche Nahrungsquelle entdeckt wurde. Eine vergleichbare Interpretationsmöglichkeit liefert die Vermutung, Vögel hätten sich zunächst primär von Wasser aus Blütenkelchen ernährt. Weniger plausibel erscheint, daß über die destruktive Aufnahme von Blütenteilen eine Gewöhnung an den Nektar erfolgte (vgl. Schnabelformen, Abb. 1) oder daß sich die Vorfahren nektarfressender Vögel zuerst von Baumsäften ernährten. Diese Ernährungsform ist zwar auch bei einigen Kolibriarten zu beobachten, erscheint jedoch lediglich als situationsbedingte Verhaltensweise. Vergleichbar der „illegalen“ Nektaraufnahme aus beschädigten Blüten werden in diesem Fall beispielsweise von Spechten geschaffene Löcher genutzt, was nicht als mikroevolutionäre Anpassung zu verstehen ist.

Abb. 3: Manche Kolibris wie diese Schwarzohrnymphe (*Adelomyia melanogenys*) klammern sich an Blüten fest und perforieren mit dem Schnabel seitlich die Kronröhre, um an Nektar zu gelangen; eine Übertragung von Pollen findet nicht statt. (© VIREO, The Academy of Natural Science, Philadelphia)

Geohistorische Aspekte und Artbildung in Südamerika

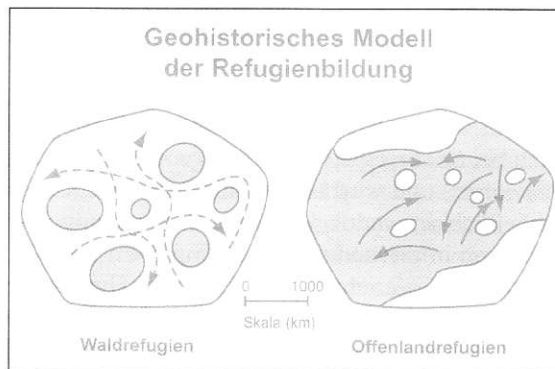
Die äußerst erfolgreiche Ausbreitung der Kolibris, die durch die Einnischung in der Ernährungsform begünstigt wurde, steht in engem Zusammenhang mit der geohistorischen Entwicklung Südamerikas.

Tab. 1: Stratigraphische Unterteilung des Oberen Känozoikums.

Quartär	Holozän
	Pleistozän
Tertiär	Pliozän
	Miozän
	...

Das fast vollständige Fehlen von Fossilien – es sind lediglich einzelne Funde aus pleistozänen Schichten von karibischen Inseln bekannt – erschwert zweifellos die Beurteilung ihrer Stammes- und Artbildungsgeschichte. Dies ist aber kein Indiz für eine relativ junge Entstehung der Trochiliden, da aufgrund der besonderen geologischen Situation in Südamerika wie der Abtragungsrate in den Anden und der großräumigen Verfrachtung von Sedimenten im Amazonasbecken auch von anderen wichtigen Wirbeltiergruppen (u. a. Reptilien, Säuger) kaum fossile Nachweise bekannt sind. Erkenntnisse über Zentren und Mechanismen der Ausbreitung der Kolibris können daher vorrangig anhand von biogeographischen Untersuchungen, d.h. Analysen zur Verbreitung und morphologischen Variation gewonnen werden. Vergleichende Studien zu molekularbiologischen Ähnlichkeiten, z.B. DNA-Hybridisierungsexperimente (SIBLEY & AHLQUIST 1990, BLEIWEISS et. al. 1994, 1997), sollten auf der Grundlage biogeographisch-morphologischer Befunde erfolgen (WELLER 1998).

Abb. 4: Modell der Bildung von Rückzugsgebieten (Refugien) unter pleistozänen Bedingungen. Während kühl-trockener Perioden (Eiszeiten) breiten sich offene Vegetationsformen (z. B. Savannen, Steppen) aus, während Wälder inselartig zerstückelt wurden (links). Umgekehrt dehnen sich Waldgebiete während der warm-feuchten Zwischeneiszeiten aus, so daß Offenlandrefugien entstanden (rechts).



Als Ursache (bzw. Auslöser) vielfältiger Artbildungsprozesse und damit der rezent beobachteten Vielfalt der neotropischen Tier- und Pflanzenwelt können Änderungen in der Geomorphologie des südamerikanischen Kontinents angenommen werden. In der frühen biogeographischen Literatur wurden die der Entstehung der Anden zugrundeliegenden Hebungsvorgänge als entscheidender Auslöser für Artbildungsprozesse bewertet (CHAPMAN 1917, 1926). Diese Vorgänge begannen bereits mit dem Ende des Tertiärs am Übergang zum Quartär und sind bis heute nicht abgeschlossen. Für den am besten untersuchten Teil der Kordilleren, die Nordanden Kolumbiens und Ecuadors und angrenzende Gebirgszüge Mittelamerikas (vgl. TROLL 1930), wird als Höhepunkt der orogenetischen Hebungen (= Entstehung von Gebirgsstufen über 2000 m) das frühe Pleistozän (vgl. Tab. 1), im Fall der Ostanden (z. B. Mérida-Region, Venezuela) das mittlere bis späte Pliozän angesehen (SIMPSON 1979).

Aufgrund von Studien über Pollenablagerungen in aufeinanderfolgenden Sedimenten ausgewählter Gebirgs- und Tieflandgebiete Südamerikas (z. B. Bogotá-Region, Kolumbien; Manaus, Brasilien) wird postuliert, daß Vegetationsfluktuationen statt-

gefunden haben, die auf die Temperaturschwankungen im Pleistozän zurückzuführen sind und vom Wechsel von Eiszeiten und Zwischeneiszeiten beeinflusst wurden (VAN DER HAMMEN 1974, VAN DER HAMMEN & GONZALES 1960, 1964, HAFFER 1967). Im amazonischen Tiefland kam es während glazialer Schübe in kühl-trockenen Perioden zur Ausbreitung von Savannengebieten, was die erhöhte Ablagerung von Gräserpollen zur Folge hatte. Umgekehrt konnten sich Wälder unter warm-feuchten Bedingungen ausbreiten (überwiegende Ablagerung von Pollen von Baumarten). In den Anden wurde der vertikale Temperaturgradient im Wechsel kälterer und wärmerer Phasen entweder erhöht oder verringert, was Auswirkungen auf die Höhenverbreitung der Vegetation, insbesondere der Bergregenwälder, hatte. Ihre Vertikalverteilung dürfte für die Einnischung bestimmter Vogelgruppen demnach weitaus entscheidender für Artbildungsprozesse gewesen sein als rein geologische Vorgänge, wie u.a. GRAVES (1985) am Beispiel der *Diglossa*-Arten (Blütenstecher) nachwies.

Bei der Interpretation der Biogeographie waldbewohnender Vogelarten der Anden und Amazoniens wird von einigen Autoren einerseits ein relativ junges, d. h. pleistozänes Alter heutiger Vertreter angenommen (HAFFER 1968). Andererseits wird vermutet, daß Waldinseln unter global schwankenden Klimabedingungen als Endemismuszentren (mit relativer ökologischer Konstanz) eine Rolle spielten, in denen räumlich-zeitliche Isolationsmechanismen Artbildungsereignisse förderten. Diese Waldfragmente – als Reste ursprünglich geschlossener Waldgebiete – dienten unter trockeneren Bedingungen während der Zwischeneiszeiten häufig als Rückzugsgebiete (Refugien, Abb. 4) waldbewohnender Tier- und Pflanzenarten. Als ein Hauptkriterium zur Festlegung der Lage ehemaliger Waldinseln nennt HAFFER (1969) die Existenz kontinuierlich hoher Niederschlagsmengen unter der Annahme, daß die gegenwärtigen Verhältnisse den paläoklimatischen Gegebenheiten entsprechen. Umgekehrt lassen sich Vegetationsinseln aus offenen Landschaftstypen (Savannen, Steppen) unter dem Einfluß warm-feuchten Klimas während der Eiszeiten postulieren (Abb. 4).

Die Analyse der Verbreitung tropischer Pflanzenfamilien des Amazonasbeckens (PRANCE 1973) sowie die bereits erwähnten Pollenfunde (VAN DER HAMMEN 1974) geben Hinweise auf Verbreitung und Größe ehemaliger Waldinseln. Demnach werden im nördlichen Südamerika neun Haupt- und eine Reihe weiterer Nebenrefugien vermutet. Geologisch gesehen befinden sich die meisten im Bereich der Anden bzw. des Guyana-Schildes (HAFFER 1969).

In den Refugien bildeten überlebende Populationen die Ausgangsbasis für Radiationen. Relativ häufig differenzierten sich Refugialpopulationen auf Art- oder Unterartebene, bevor sie sich unter günstigeren ökologischen Bedingungen geogra-

phisch weiter ausbreiten konnten. Falls die Zeiträume der Isolation ausreichend lang andauerten, um eine ökologische bzw. morphologische Differenzierung der Taxa zu ermöglichen, war eine Hybridisierung infolge von späteren erneuten Überlappungen der Verbreitungsgebiete (Sekundärkontakte) mit ehemaligen Vorläuferpopulationen nicht mehr möglich und somit der Prozeß der allopatrischen Artbildung abgeschlossen (Übersicht in HAFFER 1979).

Geomorphologische Befunde hinsichtlich der Sedimentationsraten in andinen Tälern (SIMPSON 1979) lassen darauf schließen, daß in Trockenzeiten vermehrt Erosionsprozesse aufgrund teilweiser Entwaldung auftraten. In feuchteren Perioden wurden die Sedimente dann ausgewaschen. In der Pantepui-Region SO-Venezuelas kam es umgekehrt zur Entwaldung von Flanken der Tafelberge, die als mächtige Gesteinsschichten nahezu senkrecht abgetragen wurden. Beide Prozesse hatten signifikante Veränderungen der Topographie betroffener Regionen zur Folge und wirkten vermutlich als Isolationsfaktoren artbildungsfördernd (STEYERMARK 1986). Aufgrund von Studien zu Endemismusraten (MAYR & PHELPS 1967) wird angenommen, daß die Vorläufer vieler heutiger Vogelarten die Tafelberge erst in jüngerer Zeit (z.B. Pleistozän) besiedelten. Endemische Kolibriarten lassen sich wahrscheinlich überwiegend von andinen Vertretern ableiten und benutzten flußbegleitende Wälder als Einwanderungsbrücken (WELLER im Druck).

Generell bietet das Refugialmodell eine befriedigende Erklärung für die heutige Verbreitung vieler neotropischer Kolibriarten. Biogeographische Analysen tieflandbewohnender (z.B. *Agyrtia*, *Amazilia*, *Polyerata*, WELLER 1998) als auch andiner Trochilidengattungen (z.B. *Agelaiocercus*, SCHUCHMANN & DUFFNER 1993; *Chalcostigma*, SCHUCHMANN & HEINDL 1997) lassen häufig Kongruenzen von Entstehungs- oder Verbreitungsgebieten mit postulierten Wald- oder Offenlandrefugien erkennen. Neben der Theorie der Differenzierung von Arten oder Unterarten durch Isolation in Refugien werden weitere Modelle diskutiert, die Unterschiede in regionalen bzw. kleinräumigen Umweltbedingungen als Auslöser für Artbildungsprozesse betonen.

Alternative Differenzierungsmodelle

Die Refugientheorie ist nicht unumstritten (ENDLER 1982, CONNOR 1986, SALO et al. 1986), obwohl die postulierten Endemismuszentren unterschiedlicher Tiergruppen im Wesentlichen übereinstimmen (vgl. BROWN & MIELKE 1972, *Heliconia*-Falter; VANZOLINI & WILLIAMS 1970, *Anolis*-Echsen). Alternativ zur Annahme von Artbildung in plio-pleistozänen Refugien (entsprechend dem peripheral isolates model, vgl. MAYR 1967) wies FJELDSÄ (1995) auf die Möglichkeit unabhängiger Radiationen von Reliktpopulationen in ökologisch extrem stabilen,

im gesamten Pleistozän und unabhängig von Refugien existierenden Gebirgsarealen hin („stable area“ theory). Artbildung unter diesen Voraussetzungen bezeichnet man als Zentrifugalspeziation (FREY 1993, basierend auf BROWN 1957). Sie steht im Gegensatz zu Vikarianzeffekten, d.h. Artbildungsprozessen, die durch ökologische oder geographische Barrieren hervorgerufen worden sind. Beispielgebend betonte FJELDSÄ (1990, 1995) die Bedeutung andiner Feuchtwälder (Peru, Chile, Bolivien) – die häufig von *Polylepis* (Rosengewächse) gebildet werden – als Endemismusgebiete (Entstehungs- bzw. Verbreitungszentren) für gebirgsbewohnende Vogelarten. Auch Kolibrivertreter gehören zu den Bewohnern solcher Gebirgswälder und entstanden möglicherweise in solchen „stable areas“, worauf u.a. HEINDL & SCHUCHMANN (1998) bei der Gattung *Metallura* hinwiesen. Demnach spricht vieles dafür, daß sich diese Gruppe wie viele andere Vogeltaxa erst im späten Pleistozän diversifizierte (vgl. KLICKA & ZINK 1997) und nicht bereits im frühen Pleistozän vor ca. 2-3 Millionen Jahren (nach GARCIA-MORENO et al. 1999). Diese Hypothese wird durch Befunde gestützt, die starke klimatische Oszillationen während der letzten 800.000 Jahre im Bereich der Nordanden vermuten lassen, und zwar stärkere in 100.000-Jahres-Zyklen (entsprechend den Glazial-Interglazial-Perioden) und schwächere, aber häufigere (19.000-23.000 J.) während des gesamten Pleistozäns (HOOGHIEMSTRA et al. 1993).

Die Beobachtung, daß Verbreitungsgebiete von Tier- und Pflanzenarten in Amazonien häufig mit dem Verlauf von Flußsystemen korrelieren, führte einige Autoren zur Vermutung, daß breite Flußläufe potentielle Barrieren des Genflusses zwischen Populationen darstellen und deshalb als Artbildungsfaktoren wirken. Für die Vogelwelt wiesen u. a. SICK (1967) und HAFFER & FITZPATRICK (1985) auf den Einfluß von Flüssen als Ausbreitungsschranken insbesondere auf unterwuchsbewohnende, relativ standorttreue Arten hin. Für Vogelarten mit höherem Ausbreitungspotential wirken sie im allgemeinen nicht als artbildungsfördernde Barrieren. Dies konnte auch für einige in Amazonien weitverbreitete Kolibris der Gattungen *Agyrtia* und *Polyerata* nachgewiesen werden (WELLER 1998). In beiden Gruppen kommen Vertreter derselben Art beiderseits des Amazonas vor und unterscheiden sich entweder nur auf Unterartniveau (*Agyrtia versicolor*) oder nicht signifikant und zeigen mehr oder minder deutliche Hybridmerkmale (*Polyerata fimbriata*).

Herkunft der Kolibris – ein Grundtyp?

Entsprechend der Progressionsregel HENNIGS (1950) lassen sich plesiomorphe, d.h. ursprüngliche Merkmale vor allem bei stammesgeschichtlich älteren Vertretern nachweisen, während jüngere

Vertreter einer Tiergruppe verstärkt durch apomorphe, d.h. „fortschrittliche“ Kennzeichen charakterisiert sind. Bei den Trochilidae wird die Unterfamilie der Schattenkolibris (Phaethornithinae) allgemein als relativ ursprünglich betrachtet, während die Eigentlichen Kolibris (Trochilinae) als stärker abgeleitet erscheinen (JOHNSGARD 1983). Für diese Theorie sprechen folgende Merkmale und Lebensweisen:

1. Im Gefieder zeigen Schattenkolibris als überwiegend waldbewohnende Arten düstere, nicht-metallische Farben, während die meisten anderen Vertreter Farbglanzeffekte aufweisen, möglicherweise eine Anpassung an die vielfältigen Lebensräume dieser Unterfamilie.

2. Alle Schattenkolibris zeigen kaum farbliche Unterschiede der Geschlechter, während die Mehrzahl der Trochilinae geschlechtsdimorph ist, d.h. männliche und weibliche Individuen einer Art sind verschieden gefärbt. Männchen besitzen häufig auffällige gefärbte Schmuckfedern oder Körperanhänge, was auf sexuelle Selektion im Rahmen eines stärker ausgeprägten Balzverhaltens zurückgeführt werden kann (z. B. Schauflüge).

3. In der Nahrungswahl bevorzugen Schattenkolibris einen höheren Anteil Insekten, die Eigentlichen Kolibris eher Blütennektar. Insekten werden als ursprünglichere Nahrungsform nektarivorer Vögel angesehen (vgl. Theorien zur Entstehung der Nektarivorie).

4. Als biogeographisches Zentrum der Familie der Kolibris wird das nordöstliche Südamerika postuliert, da Formen des westlichen Südamerikas und Mittelamerikas mehr abgeleitete Merkmale zeigen. Obwohl das gesamte Verbreitungsgebiet der Schattenkolibris sowohl weite Bereiche Südamerikas als auch Mittelamerikas umfaßt, treten sie vor allem in Brasilien in zahlreichen Arten auf und haben dort offenbar ihren Ursprung. Hierbei ist anzumerken, daß nur wenige, allerdings relativ plesiomorph (ursprünglich) erscheinende Vertreter der Trochilinae wahrscheinlich ebenfalls in dieser Region entstanden sind (z. B. Gattungen *Agyrtia*, *Polyerata*; WELLER 1998).

Andere Merkmale und Eigenschaften weisen aber auch auf Spezialisierungen bei Schattenkolibris hin, die eher als apomorphe Charakteristika einzustufen sind. Im Körperbau fällt der relativ lange, gebogene Schnabel auf, eine spezielle Anpassung an Blüten mit gekrümmter Kronröhre (z.B. Bananengewächse, Heliconiaceae). Demgegenüber besitzen die meisten trochilinen Kolibris kürzere und gerade bis schwach gebogene Schnäbel, erscheinen also weniger spezialisiert. Das könnte andeuten, daß das Merkmal Schnabelform von einfachen (geraden) zu komplexeren (gekrümmten) Schnäbeln modifiziert wurde. Eine weitere morphologische Besonderheit stellt der abgestufte, teilweise kontrastierte Schwanz der Schattenkolibris dar. Er dürfte eher Bedeutung im

Revier- und Balzverhalten besitzen, während der zumeist kurze, leicht bis mäßig gegabelte Schwanz der Eigentlichen Kolibris besser den grundlegenden Anpassungen und Strategien des Nahrungserwerbs, des Balz- und Brutverhaltens und auch der Feindabwehr (u.a. erhöhte Manövrierfähigkeit; verminderte Abstoßung während des Brütens) Rechnung trägt.

Als weiteres Indiz für eine Spezialisierung der Schattenkolibris kann die eigentümliche Nestform gelten (vgl. WELLER 1999). Die an Pflanzenblättern aufgehängte Konstruktion ist wahrscheinlich nur eine Modifizierung des Napfnestes, des bei den Eigentlichen Kolibris und den meisten anderen Vögelgruppen am häufigsten verbreiteten Nesttyps. Intermediäre Merkmale im Nestbau und in der Morphologie der Zahnschnabelkolibris (*Androdon*, *Doryfera*) lassen diese Artengruppe als Übergangsform beider Unterfamilien erscheinen (SCHUCHMANN 1995).

Die vorangehenden Ausführungen verdeutlichen, daß die Hypothesen über die Stammesgeschichte der Kolibris zu wenig gesichert sind, um definitive Schlußfolgerungen über den Ursprung der wichtigsten Artengruppen und ihrer Verwandtschaftsverhältnisse zu ziehen. Eine Deutung ihrer Herkunft und Evolution im Grundtypmodell (Definition bei JUNKER & SCHERER 1998) erscheint ebenfalls nicht unproblematisch, zumindest unter Berücksichtigung des Kriteriums der Kreuzbarkeit von Gattungen verschiedener Unterfamilien.

Kreuzungen zwischen unterschiedlichen Kolibriarten oder -gattungen kommen in der Natur offenbar nicht selten vor und haben häufig zu taxonomischen Fehlschlüssen hinsichtlich der Gültigkeit von Arten geführt (HINKELMANN et al. 1991). Da intermediäre Merkmale in Körperbau und Gefiederfärbung als Resultat von Kreuzungen in der Vergangenheit häufig übersehen worden sind, wurde eine Reihe von Arten beschrieben, die sich bei genauerer Überprüfung als Hybriden erweisen. Insbesondere sind solche Artbeschreibungen kritisch zu betrachten, die nur auf der Untersuchung eines einzelnen Belegexemplares beruhen. Ein prominentes Beispiel dafür stellt der Fall der sog. Táchira-Amazilie (*Amazilia distans*, WETMORE & PHELPS 1956) aus Venezuela dar, die kürzlich als Gattungshybrid *Amazilia* x *Hylocharis* identifiziert werden konnte (WELLER & SCHUCHMANN 1997, GRAVES 1998).

Hybriden sind bislang ausschließlich aus der Unterfamilie der Eigentlichen Kolibris bekannt geworden. Insgesamt wurde Hybridisierung zwischen mehr als 30 Gattungen nachgewiesen (u. a. HARTERT 1900, BERLIOZ 1927, 1929, 1938, 1964, GRANTSAU 1988, GRAVES 1996, 1997, eigene Studien). Zahlreiche Beispiele für direkte und indirekte Kreuzbarkeit liefern insbesondere die südamerikanischen artenreichen Gattungen *Amazilia*, *Polyerata*, *Hylocharis*, *Thalurania* und *Chlorostilbon*.

sowie die nordamerikanischen Arten der Gattungen *Selasphorus*, *Stellula* und *Archilochus* bzw. *Calypte* (SHORT & PHILLIPS 1966). Zweifelsohne deutet das gehäufte Auftreten von Hybridexemplaren auf enge phylogenetische Beziehungen der beteiligten Taxa hin, worauf MAYR & SHORT (1970) hinwiesen. So wird z.B. für die in Nordamerika endemischen Kolibrivertreter Monophylie, d. h. eine gemeinsame phylogenetische Abstammung von süd- und mittelamerikanischen Vorfahren angenommen (JOHNSGARD 1983).

Die teilweise starken Unterschiede in
Morphologie und Verhalten sind
im Rahmen der Variabilität von
Grundtypen und der Polyvalenz von
Stammformen interpretierbar.

Unterschiede in wesentlichen morphologischen und verhaltensbiologischen Merkmalen (z. B. Bioakustik, Brutbiologie) sind vermutlich die Ursache für fehlende Kreuzungsnachweise zwischen den Eigentlichen Kolibris und den Schattenkolibris (einschließlich der Zahnschnabelkolibris). Beide Unterfamilien werden als monophyletisch angesehen. Wahrscheinlich haben sich ihre Evolutionslinien in einem frühen Stadium der Stammesgeschichte der Kolibris getrennt und unabhängig voneinander weiterentwickelt. Allerdings sind alle Vertreter der Kolibris durch den gemeinsamen Besitz einer Kombination einzigartiger Merkmale von anderen, auch habituell ähnlich erscheinenden Vogelfamilien deutlich abgrenzbar. Deshalb erfüllen Kolibris durchaus die Anforderungen an einen Grundtyp. Die teilweise starken Unterschiede in Morphologie und Verhalten sind im Rahmen der Variabilität von Grundtypen und der Polyvalenz von Stammformen interpretierbar (JUNKER & SCHERER 1998). Vor diesem Hintergrund erscheint die heutige Formenvielfalt der Trochiliden deshalb als Resultat vielfacher paralleler und aufeinanderfolgender Artbildungsprozesse unter den sich rasch verändernden geologischen und klimatischen Bedingungen Südamerikas.

Dank: Mein herzlicher Dank gilt der SG Wort und Wissen e. V. für ihre finanzielle Unterstützung meiner Promotion, in deren Verlauf ich mich in die vorangehende Thematik einarbeiten konnte. Für logistische Hilfe und Betreuung sowie die Überlassung von Arbeitsmöglichkeiten danke ich dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Sektion Ornithologie, Bonn, sowie PD Dr. K.-L. SCHUCHMANN für eine kritische Diskussion meiner Ergebnisse und o.g. Fragestellungen.

Literatur

- BERLIOZ J (1927) Remarques sur l'hybridation naturelle chez les Oiseaux. Bull. Soc. Zool. Paris 52, 393-401.
- BERLIOZ J (1929) Un cas nouveau d'hybridité chez les Trochilidés. Oiseau 10, 304-343.
- BERLIOZ J (1938) Notes critiques sur les Trochilidés. Oiseau 8 (n.s.), 3-19.
- BERLIOZ J (1964) La collection de Trochilidés A. L. Butler. Oiseau 34 (n.s.), 91-105.
- BLEIWEISS R, KIRSCH JAW & MATHEUS JC (1994) DNA-DNA hybridization evidence for subfamily structure among hummingbirds. Auk 111, 8-19.
- BLEIWEISS R, KIRSCH JAW & MATHEUS JC (1997) DNA hybridization evidence for the principal lineages of hummingbirds (Aves: Trochilidae). Mol. Biol. Evol. 14, 325-343.
- BROWN JR KS & MIELKE OFF (1972) The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Pt. II. Introduction and general comments, with a supplementary revision of the tribe. Zoologica, N. Y. Zoological Society.
- BROWN WL (1957) Centrifugal speciation. Annu. Rev. Ecol. Syst. 6, 339-364.
- CHAPMAN F (1917) The distribution of bird life in Colombia; a contribution and biological survey of South America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 36, 1-729.
- CHAPMAN F (1926) The distribution of bird life in Ecuador. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 45, 1-784.
- CONNOR EF (1986) The role of Pleistocene forest refugia in the evolution and biogeography of tropical biotas. Trends Ecol. Evol. 1, 165-168.
- ENDLER JA (1982) Pleistocene forest refuges: fact or fancy? 641-657. In: PRANCE GT (ed), Biological diversification in the tropics. New York.
- FAEGRI K & VAN DER PIJL L (1966) The Principles of Pollination Ecology. Pergamon, Oxford.
- FJELDSÅ J (1990) Biogeographic patterns in birds of high Andean relict woodlands. Acta XX Congr. Int. Ornithologici: 342-353.
- FJELDSÅ J (1995) Geographical patterns of neoendemic and older relict species of Andean forest birds: the significance of ecologically stable areas. 89-102. In: CHURCHILL SP et al. (eds), Biodiversity and conservation of neotropical montane forests. The New York Botanical Garden, New York.
- FREY JK (1993) Modes of peripheral isolate formation and speciation. Syst. Biol. 42, 373-381.
- GARCIA-MORENO J, ARCTANDER P & FJELDSÅ J (1999) Speciation at the tree-line in the Andes: A case study with *Metalura* hummingbirds. Auk (im Druck).
- GERWIN JA & ZINK RM (1989) Phylogenetic patterns in the genus *Heliodoxa* (Aves: Trochilidae): an allozymic perspective. Wilson Bull. 101, 525-544.
- GRANTS AU R (1988) Os Beija-flores do Brasil. Rio de Janeiro.
- GRAVES GR (1985) Speciation in the Carbonated Flower-Piercer (*Diglossa carbonaria*) complex of the Andes. Condor 84, 1-14.
- GRAVES GR (1996) Diagnosis of hybrid hummingbirds (Aves: Trochilidae). 2. Hybrid origin of *Eriocnemis soderstromi* Butler. Proc. Biol. Soc. Wash. 109, 764-769.
- GRAVES GR (1997) Diagnosis of hybrid hummingbirds (Aves: Trochilidae). 3. Hybrid origin of *Calothorax decoratus* Gould. Proc. Biol. Soc. Wash. 109, 764-769.
- GRAVES GR (1998) Diagnosis of hybrid hummingbirds (Aves: Trochilidae). 5. Probable hybrid origin of *Amazilia distans* Wetmore & Phelps. Proc. Biol. Soc. Wash. 111, 28-34.
- HAFFER J (1967) Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. Amer. Mus. Novit. 2294, 1-57.
- HAFFER J (1968) Über die Entstehung der nördlichen Anden und das vermutliche Alter kolumbianischer Vogelarten. J. Ornithol. 109, 67-69.

- HAFFER J (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165, 131-137.
- HAFFER J (1979) Quaternary biogeography of tropical lowland South America. 107-140. In: DUELLMAN W (ed) *The South American Herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal*. The University of Kansas, Lawrence.
- HAFFER J & FITZPATRICK JW (1985) Geographic variation in some Amazonian forest birds. *Ornithol. Monogr.* 36, 147-168.
- HARTERT E (1900) Trochilidae. In: Reichenow A (ed), *Das Tierreich*. 9. Lieferung. Dtsch. Zool. Ges. Berlin.
- HEINDL M & SCHUCHMANN KL (1998) Biogeography, geographic variation, and taxonomy of the Andean hummingbird genus *Metallura* GOULD, 1847. *J. Ornithol.* 139, 425-473.
- HENNIG W (1950) *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin.
- HINKELMANN C, NICOLAI B & DICKERMAN RW (1991) Notes on a hitherto unknown specimen of *Neolesbia nehrkorni* (Berlepsch, 1887; Trochilidae) with a discussion of the hybrid origin of this 'species'. *Bull. Brit. Orn. Cl.* 111, 190-199.
- HOOGHIEMSTRA H, MELICE JL, BERGER JL & SHACKLETON NJ (1993) Frequency spectra and paleoclimatic variability of the high-resolution 30-1450 kyr Funza I pollen record (Eastern Cordillera, Colombia). *Quat. Sc. Rev.* 12, 141-156.
- JOHNSGARD PA (1983) *The hummingbirds of North America*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- JOHOW F (1900) Zur Bestäubungsbiologie chilenischer Blüten. *Verh. Dtsch. Wiss. Ver. Santiago* 4, 232-253.
- JUNKER R & SCHERER S (1998) *Evolution. Ein kritisches Lehrbuch*. Weyel, Gießen.
- KLICKA J & ZINK RM (1997) The importance of recent Ice Ages in speciation: A failed paradigm. *Science* 277, 1666-1669.
- MAYR E (1967) *Artbegriff und Evolution*. Parey, Hamburg.
- MAYR E & PHELPS Jr WH (1967) The origin of the bird fauna of the south Venezuelan highlands. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 136, 269-328.
- MAYR E & SHORT LL (1970) Species taxa of North American birds: A contribution to comparative systematics. *Publ. Nuttall Ornithol. Club* 9, 1-127.
- POLEY D (1994) Kolibris. N. Brehm-Büch. 484, Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- PRANCE GT (1973) Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. *Acta Amazonica* 3, 5-28.
- SALO J, KALLIOLA R, HÄKINEN I, MÄKINEN Y, NIEMELÄ P, PUKAKKA M & COLEY PD (1986) River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* 322, 254-258.
- SCHUCHMANN KL (1995) Taxonomy and biology of the Tooth-billed Hummingbird *Androdon aequatorialis*. *Mitt. Zool. Mus. Berl.* 71, Suppl. Ann. Orn. 16, 109-113.
- SCHUCHMANN KL & DUFFNER K (1993) Geographische Variation und Speziationmuster der andinen Kolibrigattung *Agelaiocercus* Zimmer 1930. *Mitt. Zool. Mus. Berl.* 69, Suppl.: Ann. Orn. 17, 75-92.
- SCHUCHMANN KL & HEINDL M (1997) Biogeographie, geographische Variation und Taxonomie der andinen Kolibrigattung *Chalcostigma* REICHENBACH, 1854. *Mitt. Zool. Mus. Berl.* 73, Suppl. Ann. Orn. 21, 131-153.
- SHORT LL & PHILLIPS AR (1966) More hybrid humming birds from the United States. *Auk* 83, 253-265.
- SIBLEY CG & AHLQUIST J (1990) *Phylogeny and classification of birds of the world*. Yale University Press, New Haven, LONDON.
- SICK H (1967) Rios e enchentes na Amazonia como obstáculo para a avifauna. 495-520. In: LENT H (ed), *Atas do simpósio sobre a biota Amazônica 5 (Zool.)*. Conselho Nacional de Pesquisas, Rio de Janeiro.
- SIMPSON B (1979) Quaternary biogeography of the high montane regions of South America. 157-188. In: DUELLMAN W (ed) *The South American Herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal*. The University of Kansas, Lawrence.
- STEYERMARK JA (1986) Speciation and endemism in the flora of the Venezuelan tepuis. 317-373. In: VUILLEUMIER F & MONASTERIO M (eds), *High altitude tropical biogeography*. Oxford Univ. Press, New York.
- TROLL C (1930) Die geologische Verkettung Süd- und Mittelamerikas. *Mitt. Geogr. Gesell. München* 23, 53-76.
- VAN DER HAMMEN T (1974) The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *J. Biogeogr.* 1, 3-26.
- VAN DER HAMMEN T & GONZALES E (1960) Upper Pleistocene and Holocene climate and vegetation of the 'Sabana de Bogota' (Colombia, South America). *Leid. geol. Meded.* 25, 126-315.
- VAN DER HAMMEN T & GONZALES E (1964) A pollen diagram from the Quaternary of the Sabana de Bogotá and its significance for the geology of the Northern Andes. *Geologie mijnb.* 43, 113-117.
- VANZOLINI P & WILLIAMS EE (1970) South American Anoles: The geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* group (Sauria, Iguanidae). *Arq. Zool.* 19, 1-198.
- WELLER AA (1998) *Biogeographie, geographische Variation und Taxonomie der Gattung Amazilia (Aves: Trochilidae)*. Unveröff. Diss. Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.
- WELLER AA (1999) Schillerfarben und Schwirrflug – Faszination Kolibris (1). *SI-Journ.* 6, 8-13.
- WELLER AA (im Druck) A new hummingbird subspecies from southern Bolívar, Venezuela, with notes on biogeography and taxonomy of the *Saucerottia viridigaster-cupreicauda* group. *Orn. Neotrop.*
- WELLER AA & SCHUCHMANN KLS (1997) The hybrid origin of a Venezuelan trochilid, *Amazilia distans* Wetmore & Phelps 1956. *Orn. Neotrop.* 8, 107-112.
- WETMORE A & PHELPS Jr WH (1956) Further additions to the list of birds of Venezuela. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 69, 1-12.