

# **Ressourcennutzung und Paarungssystem der nektarivoren Flughundart *Macroglossus minimus* (Pteropodidae: Macroglossinae) in West-Malaysia**

**Dissertation**

an der Fakultät für Biologie  
der Ludwig-Maximilians-Universität München



vorgelegt von  
**Steffen Watzke**  
München, Juni 2006

1. Gutachten: Prof. Dr. York Winter  
2. Gutachten: Prof. Dr. Susanne Renner  
Sondergutachten: Prof. Dr. Elisabeth Kalko

Tag der mündlichen Prüfung:

24.11.2006

Diese Arbeit ist entstanden mit Unterstützung eines „DAAD Doktorandenstipendiums im Rahmen des gemeinsamen Hochschulsonderprogramms III von Bund und Ländern“ sowie der Promotionsförderung, die ich von der Abteilung Begabtenförderung der Konrad-Adenauer-Stiftung erhalten habe.

Mit Sachmitteln unterstützt wurde diese Arbeit durch die Ethologische Gesellschaft e.V. sowie durch Bat Conservation International, USA (BCI 2000 Scholarship & BCI 2002 Oracle Scholarship).

# Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis .....	4
Zusammenfassung .....	8
Kapitel 1: Bestäubungsbiologie von <i>Sonneratia caseolaris</i> .....	11
1. Einleitung und Fragestellung .....	11
2. Material und Methoden .....	13
2.1. Untersuchungsgebiet .....	13
2.2. Zugang zur Flussmangrove .....	13
2.3. Phänologie und Blütendichte.....	13
2.4. Erfassung des Besucherspektrums an Blüten von <i>Sonneratia caseolaris</i> .....	13
2.4.1. Beobachtung des Blütenbesucherspektrums von <i>Sonneratia caseolaris</i> .....	13
2.4.2. Fang des Blütenbesucherspektrums.....	14
2.5. Identifizierung des Reproduktionssystems von <i>Sonneratia caseolaris</i> .....	14
2.5.1. Bestäubungsexperimente .....	14
<i>Kontrollgruppe</i> .....	15
<i>Test auf Fremdbestäubung</i> .....	15
<i>Test auf Selbstkompatibilität</i> .....	15
<i>Test auf spontane Autogamie</i> .....	15
2.5.2. Frucht- und Samenbildung .....	15
2.5.3. Bestimmung der Samenqualität.....	16
<i>Test des idealen Keimungsmilieus: Salzkonzentrationsreihen</i> .....	16
<i>Keimung der Samen aus den Bestäubungsgruppen</i> .....	16
2.6. Intraspezifischer Pollentransfer im natürlichen Habitat .....	17
2.7. Statistische Auswertung.....	17
3. Ergebnisse .....	18
3.1. Blütenbiologie .....	18
3.2. Erfassung des Besucherspektrums an Blüten von <i>Sonneratia caseolaris</i> .....	18
3.2.1. „All animal scan sampling“ .....	18
3.2.2. Fang des Besucherspektrums.....	21
3.2.3. Videoaufzeichnung des Besucherspektrums .....	22
3.3. Bestäubungsexperimente .....	22
3.3.1. Fruchtansatz.....	22
3.3.2. Fruchtmaße und Samenzahlen.....	23
3.4. Bestimmung des idealen Keimungsmilieus .....	26
3.5. Samenqualität: Keimungsraten .....	29
3.6. Intraspezifischer Pollentransfer im natürlichen Habitat .....	31
4. Diskussion.....	33
4.1. Diversität und funktionale Bedeutung der Blütenbesucher .....	33
4.2. Ist <i>Sonneratia caseolaris</i> chiropterophil? .....	34
4.3. Besuchsrate der Blütenbesucher – Einfluss der Erfassungsmethode.....	35
4.4. Bestimmung des idealen Keimungsmilieus .....	36
4.5. Das Reproduktionssystem von <i>Sonneratia caseolaris</i> .....	36
4.6. Schlussfolgerung.....	38
5. Literatur .....	39

<b>Kapitel 2: Ressourcenproduktion chiropterophiler Pflanzenarten .....</b>	<b>43</b>
<b>1. Einleitung und Fragestellung .....</b>	<b>43</b>
<b>2. Das Untersuchungsgebiet.....</b>	<b>45</b>
<b>2.1. Gebietsbeschreibung und Untersuchungszeitraum.....</b>	<b>45</b>
<b>2.2. Erstellung einer Karte des Untersuchungsgebietes.....</b>	<b>46</b>
<b>3. Material und Methoden .....</b>	<b>47</b>
<b>3.1. Charakterisierung der Nahrungspflanzen .....</b>	<b>47</b>
3.1.1. Bestimmung und Nomenklatur.....	47
3.1.2. Nektarsekretionsmessung .....	47
3.1.3. Messungen des „standing crops“ .....	48
3.1.4. Phänologie, Blütenzahlen und -dichte .....	48
<i>Sonneratia caseolaris</i> .....	48
<i>Musa x paradisiaca</i> .....	49
<i>Durio zibethinus</i> .....	50
<b>3.2. Nektarenergiedichte im Untersuchungsgebiet.....</b>	<b>50</b>
<b>3.3. Populationsgröße von <i>Macroglossus minimus</i> auf der Grundlage der nahrungsenergetischen Tragfähigkeit des Untersuchungsgebiets .....</b>	<b>50</b>
<b>3.4. Statistische Auswertung.....</b>	<b>50</b>
<b>4. Ergebnisse .....</b>	<b>51</b>
<b>4.1. Charakterisierung der Nahrungspflanzen nektarivorer Flughunde.....</b>	<b>51</b>
<i>Sonneratia caseolaris</i> (L.) Engl.....	51
<i>Musa spp. und Musa x paradisiaca</i> L. ....	51
<i>Durio zibethinus</i> Murray .....	52
<i>Eugenia spp. und Eugenia malaccensis</i> L. ....	52
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.....	53
<b>4.2. Ressourcenproduktion .....</b>	<b>53</b>
4.2.1. Räumliches und zeitliches Blütenangebot .....	53
<i>Musa x paradisiaca</i> .....	53
<i>Eugenia malaccensis</i> .....	54
<i>Sonneratia caseolaris</i> .....	55
<i>Durio zibethinus</i> .....	56
4.2.2. Nektarsekretion.....	57
4.2.3. Ressourcendichte .....	63
4.2.4. Verfügbare Nektar („standing crop“) .....	64
<b>4.3. Nahrungsenergetische Tragfähigkeit des Untersuchungsgebiets: Theoretische Populationsgröße von <i>Macroglossus minimus</i>.....</b>	<b>70</b>
<b>5. Diskussion.....</b>	<b>72</b>
<b>5.1. Räumliche und zeitliche Ressourcenverfügbarkeit.....</b>	<b>72</b>
5.1.1. Blütenzahlen und Blütendichte.....	72
5.1.2. Nektarsekretion und „standing crop“.....	72
<b>5.2. Nahrungsenergetische Tragfähigkeit des Untersuchungsgebiets: Theoretische Populationsgröße von <i>Macroglossus minimus</i>.....</b>	<b>76</b>
<b>6. Literatur .....</b>	<b>79</b>

<b>Kapitel 3: Sind Blüten mehr als nur Nahrungsquelle für <i>Macroglossus minimus</i>?</b>	<b>82</b>
<b>1. Einleitung und Fragestellung</b>	<b>82</b>
<b>2. Material und Methoden</b>	<b>85</b>
<b>2.1. Fang der Flughunde und Datenaufnahme</b>	<b>85</b>
<b>2.2. Individuelle Markierung</b>	<b>86</b>
<b>2.3. Wiederfangrate und Abschätzung der Populationsgröße von <i>Macroglossus minimus</i> im Untersuchungsgebiet</b>	<b>87</b>
<b>2.4. Berechnung ökologisch relevanter Aspekte der Morphologie</b>	<b>88</b>
<b>2.5. Identifizierung der Nahrungspflanzen anhand von Pollenproben</b>	<b>89</b>
2.5.1. Pollenvergleichssammlung	89
2.5.2. Probennahme im Freiland	89
2.5.3. Präparation und Auswertung	89
<b>2.6. Vergleich des Nahrungsspektrums beider nektarivorer Flughundarten</b>	<b>90</b>
<b>2.7. Telemetrie</b>	<b>90</b>
2.7.1. Identifizierung der Quartiere	92
2.7.2. Identifizierung und Flächenberechnung der Aktionsräume	92
2.7.3. Aktivitätsaufzeichnung	93
<b>2.8. Verhaltensbeobachtungen an Flughunden</b>	<b>94</b>
2.8.1. Erstellung eines Ethogramms	94
2.8.2. Automatisierte Videoaufzeichnungen	94
2.8.3. Focal animal sampling	95
<i>Verhaltensbeobachtungen im Freiland</i>	95
<i>Verhaltensbeobachtungen an Kunstblüten im Flugkäfig</i>	95
<b>2.9. Statistische Auswertung</b>	<b>96</b>
<b>3. Ergebnisse</b>	<b>97</b>
<b>3.1. Erfassung der nektarivoren Flughunde in Kampong Kuantan</b>	<b>97</b>
3.1.1. Artenspektrum und Individuenzahlen	97
3.1.2. Geschlechterverhältnis	98
3.1.3. Wiederfänge	98
3.1.4. Wiederfangergebnisse: Abschätzung der Populationsgröße von <i>Macroglossus minimus</i>	101
<i>Wiederfangquote</i>	101
<i>Modell: gleitende 3-Monatsabschnitte</i>	102
3.1.5. Ökologisch relevante morphologische Unterschiede der beiden Flughundarten	102
<i>Größe und Körpermasse</i>	102
<i>Charakterisierung der Flügelform und Flügelproportionen</i>	102
3.1.6. Reproduktion	104
<b>3.2. Pollenproben: Identifizierung des Nahrungspflanzenspektrums</b>	<b>106</b>
<b>3.3. Vergleichende Analyse des Nahrungsspektrums beider Flughundarten</b>	<b>107</b>
3.3.1. Überlappung des Nahrungsspektrums	107
3.3.2. Die Ressourcennutzung beider Flughundarten im Jahresverlauf	108
<b>3.4. Telemetrie</b>	<b>110</b>
3.4.1. Nutzung von Quartieren	110
<i>Tagesquartiere</i>	110
<i>Nachtquartiere</i>	111
3.4.2. Nächtliche Aktionsräume und Raumnutzung	111
3.4.3. Zeitbudgets und Aktivitätsmuster	117
<b>3.5. Räumliche und zeitliche Muster der Nahrungsressourcennutzung</b>	<b>122</b>
3.5.1. Erkenntnisse aus der Telemetrie	122
3.5.2. Ergebnisse der Videoaufzeichnungen	123
3.5.3. Aktivität und Nektarsekretion	125

3.5.4. Blütenbesuchsverhalten und Mondphase .....	129
<b>3.6. Verhaltensspektrum von <i>Macroglossus minimus</i> an Nahrungspflanzen.....</b>	<b>130</b>
3.6.1. Ethogramm .....	130
3.6.2. „Focal flower sampling“ mittels Videoaufzeichnung.....	132
<i>Verhaltensfassung an Musa x paradisiaca</i> .....	132
<i>Verhaltensfassung an Sonneratia caseolaris</i> .....	133
3.6.3. Individualisierte Beobachtung des Blütenbesuchsverhaltens von <i>Macroglossus</i> <i>minimus</i> .....	134
<i>Blütenbesuchsverhalten im Freiland</i> .....	134
<i>Blütenbesuchsverhalten an Kunstblüten im Flugkäfig</i> .....	139
<b>3.7. Hodengröße und körperliche Kondition .....</b>	<b>141</b>
<b>4. Diskussion.....</b>	<b>144</b>
<b>4.1. Realisierung der Koexistenz von <i>Eonycteris spelaea</i> und <i>Macroglossus minimus</i> .</b> .....	<b>144</b>
4.1.1. Ökomorphologische Aspekte.....	144
4.1.2. Energetische Aspekte.....	145
4.1.3. Interspezifische Territorialität .....	146
4.1.4. Räumliche Unterschiede der Ressourcennutzung.....	147
4.1.5. Zeitliche Unterschiede der Ressourcennutzung.....	147
<b>4.2. Nahrungsressourcennutzung von <i>Macroglossus minimus</i> .....</b>	<b>148</b>
<b>4.3. Lunarphobie und Prädationsrisiko – Verhaltensänderung in Vollmondnächten.</b> .....	<b>152</b>
<b>4.4. Blüten als zentrale Adresspunkte.....</b>	<b>155</b>
4.4.1. Verteilung der Weibchen im Raum .....	155
4.4.2. Reproduktionsbiologische Charakteristika.....	157
4.4.3. Das Problem der Partnerfindung .....	158
4.4.4. Ressourcenmonopolisierung möglich?.....	161
4.4.5. Sonderfall Flugkäfig? .....	163
4.4.6. Schlussfolgerung .....	163
<b>4.5. Abschätzung der Populationsgröße von <i>Macroglossus minimus</i>.....</b>	<b>163</b>
<b>5. Literatur .....</b>	<b>166</b>
<b>Kapitel 4: Tagesenergiebedarf von <i>Macroglossus minimus</i>.....</b>	<b>173</b>
<b>1. Einleitung und Fragestellung .....</b>	<b>173</b>
<b>2. Material und Methoden .....</b>	<b>174</b>
2.1. Aufbau und Funktion der Kunstblüten.....	174
2.2. Flugkäfig.....	175
2.3. Versuchstiere.....	175
<b>3. Ergebnisse .....</b>	<b>177</b>
<b>4. Diskussion.....</b>	<b>178</b>
<b>5. Literatur .....</b>	<b>180</b>
<b>Danksagung.....</b>	<b>181</b>
<b>Anhang .....</b>	<b>184</b>

## Zusammenfassung

Im Zeitraum zwischen April 2000 und März 2003 wurden in einem Flussmangrovenökosystem an der Westküste West-Malaysias Untersuchungen zur Ressourcennutzung der obligat nektarivoren Flughundart *Macroglossus minimus* (Pteropodidae: Macroglossinae) durchgeführt. In dem nahe des Ortes Kampong Kuantan gelegenen Flussabschnitt des Sungai Selangor kam neben *Macroglossus minimus* mit *Eonycteris spelaea* noch eine weitere obligat nektarivore Flughundart vor, die allerdings nicht im Untersuchungsgebiet resident war. Beide Flughundarten ernährten sich in Kampong Kuantan hauptsächlich von den beiden Pflanzenarten *Sonneratia caseolaris* und *Musa x paradisiaca*. Aufgrund der damit gegebenen transparenten und einfachen Struktur des Nahrungsenergieflusses war dieses System in idealer Weise zum einen dazu geeignet, das Nahrungsangebot der nektarivoren Flughunde zu quantifizieren und die Ressourcennutzungsstrategien von *Macroglossus minimus* sowie die Mechanismen der Koexistenz der beiden Flughundarten zu untersuchen. Zum anderen eignete es sich auch dazu, die Auswirkungen der Blütenbesuchstätigkeit der Nektarivorengilde auf die Flughundnahrungspflanze *Sonneratia caseolaris* experimentell zu überprüfen.

Die vorliegende Arbeit hatte folgende Ziele: (1) Untersuchung des Reproduktionssystems der Mangrovenpflanze *Sonneratia caseolaris* und experimentelle Überprüfung der Bestäubungsleistung nektarivorer Flughunde (Kapitel 1). (2) Messung der Nektarenergieproduktion der Nahrungspflanzen nektarivorer Flughunde im Nachtverlauf und Messung der Nahrungsressourcendichte im Untersuchungsgebiet sowie Berechnung der nahrungsenergetischen Tragfähigkeit des Untersuchungsgebietes für *Macroglossus minimus* (Kapitel 2). (3) Untersuchung der strukturierenden Parameter der Koexistenz von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* und Untersuchung der Ressourcennutzungsstrategie von *Macroglossus minimus* bezüglich der Raumnutzung, des Aktivitätsbudgets sowie des Verhaltens an Nahrungspflanzen (Kapitel 3). Beantwortung der Frage, ob die geschlechtsspezifischen Unterschiede des Ressourcennutzungsverhaltens von *Macroglossus minimus* im Zusammenhang mit dem Sozialverhalten und dem Paarungssystem dieser Flughundart stehen (Kapitel 3). (4) Messung des Tagesenergieumsatzes von *Macroglossus minimus* (Kapitel 4), welcher als Grundlage der in Kapitel 2 angestellten Berechnung der nahrungsenergetischen Tragfähigkeit des Untersuchungsgebietes diente.

Das Kapitel 1 befasst sich vornehmlich mit der Frage, ob die Mangrovenpflanze *Sonneratia caseolaris*, deren Blüten in Malaysia regelmäßig von Flughunden besucht wurden, dort zur Bestäubung auf diese Flughunde angewiesen ist. Dazu wurde die Blütenbesuchergilde identifiziert und deren Bestäubungspotential erfasst. Bestäubungsexperimente zeigten, dass *Sonneratia caseolaris* zwar unter experimentellen Bedingungen zu spontaner Autogamie befähigt war. Der Reproduktionserfolg war jedoch sowohl bei natürlicher als auch bei künstlicher Fremdbestäubung signifikant größer als bei Selbstbestäubung. Die Gilde der Blütenbesucher umfasste neben den nektarivoren Flughunden auch Lepidoptera, Diptera und Hymenoptera sowie als Zufallsgäste Planipennia, Coleoptera, Hemiptera und Araneida. Allerdings fungierten nur nektarivore Flughunde und zu einem wesentlich geringeren Anteil als diese auch Schwärmer als Bestäuber von *Sonneratia caseolaris*. Die nektarivoren Flughunde waren aufgrund ihrer Körpergröße und ihrer Verhaltensweisen (hohe Besuchsfrequenz, große Bewegungsräume) dazu in der Lage, Pollen über weite Distanzen zu transportieren und so die Fremdbestäubung von *Sonneratia caseolaris* sicherzustellen. Daher war *Sonneratia caseolaris* in Malaysia für die Bestäubung auf den Blütenbesuch nektarivorer Flughunde angewiesen. Die großen Verfrachtdistanzen des Pollens von *Sonneratia caseolaris* wurden experimentell mit einem fluoreszierenden Pollensubstitut nachgewiesen: Innerhalb eines Umkreises von 500 Metern um eine mit fluoreszierendem Pulver markierte Blüte hatten annähernd 60 % der untersuchten Blüten Partikel dieses Pulvers auf ihren Narben.

Im Gegensatz zu den „big bang“-Blüchern *Durio zibethinus* und *Eugenia spp.* bildeten nur die beiden „steady state“-Blütenpflanzenarten *Musa x paradisiaca* und *Sonneratia caseolaris* im Untersuchungsgebiet über den gesamten Jahresverlauf hinweg kontinuierlich neue Blüten aus und waren somit verlässliche Nahrungsquellen für nektarivore Flughunde (Kapitel 2). Wenngleich das Nahrungsangebot somit keinen saisonalen Schwankungen unterworfen war, variierte es von Nacht zu Nacht. Aus dem Produkt der Blütenzahlen im Untersuchungsgebiet und der nächtlichen Nektarproduktion pro Blüte ließ sich die tägliche mittlere Energiemenge bzw. -Energiedichte berechnen. Diese betrug für die beiden „steady state“-Nahrungspflanzen zusammen  $9060 \text{ kJ d}^{-1}$  bzw.  $81,8 \text{ kJ ha}^{-1} \text{ d}^{-1}$ , wobei der gesamte Bestand von *Sonneratia caseolaris* etwa 4 Mal mehr Nektarenergie produzierte als alle blühenden Kulturbananenstauden. Auf Grundlage der kleinsten gemessenen Nektarenergiemenge der beiden „steady state“-Nahrungspflanzen (die mit  $4860 \text{ kJ d}^{-1}$  bzw. einer Energiedichte von  $43,9 \text{ kJ ha}^{-1} \text{ d}^{-1}$  nur rund die Hälfte der im nächtlichen Mittel vorhandenen Nektarenergie ausmachte) und dem an Kunstblüten in einem großen Freiflugkäfig unter naturähnlichen Bedingung gemessenen Tagesenergieumsatz von *Macroglossus minimus* (im Mittel pro Individuum  $65,8 \text{ kJ d}^{-1}$  bzw. bezogen auf die Körpermasse der Tiere  $3,58 \text{ kJ g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ , keine signifikanten Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen, Kapitel 4) wurde die theoretische Populationsgröße von *Macroglossus minimus* im Untersuchungsgebiet berechnet. Diese betrug 74 Individuen, was einer Individuendichte von 0,7 Individuen pro Hektar entsprach. Die Berechnung der Populationsgröße auf Grundlage der Netzfänge von Flughunden führte zu vergleichbaren Ergebnissen (Kapitel 3).

Exponierte, hoch am Baum geöffnete Blüten von *Sonneratia caseolaris* enthielten geringere Nektarenergiemengen („standing crop“) als versteckt und niedrig blühende Blüten. Dies wies darauf hin, dass exponierte Blüten von den Blütenbesuchern bevorzugt ausgebeutet wurden. Gleichfalls zeigten die großen Unterschiede der Nektarenergiemengen in den Blüten einer Infloreszenz von *Musa x paradisiaca*, dass die Flughunde nicht alle Blüten gleichmäßig und erschöpfend ausbeuteten.

*Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* bevorzugten in Kampong Kuantan im Jahresverlauf mit *Sonneratia caseolaris* und *Musa x paradisiaca* die gleichen Nahrungspflanzen („shared preference resource allocation“), die Nischenüberlappung der beiden Arten war daher erheblich (Kapitel 3). Die vergleichende Untersuchung der Flügelproportionen beider Flughundarten und deren räumliche und zeitliche Ressourcennutzung zeigten, dass sie unterschiedliche Strategien der Nahrungsressourcennutzung verfolgten, die ihre Koexistenz in Kampong Kuantan ermöglichten. Im interspezifischen Wettbewerb kam es außerdem zur aktiven Verdrängung von *Eonycteris spelaea* durch territoriale Männchen von *Macroglossus minimus*.

Im Ressourcennutzungsverhalten von *Macroglossus minimus* gab es erhebliche geschlechtsspezifische Unterschiede. Die nächtlichen Aktionsräume der Weibchen waren mit 8,3 ha rund 3,5 Mal größer als die Aktionsräume der Männchen (2,4 ha). Die Aktionsräume der Männchen waren räumlich voneinander abgegrenzt (Territorien) und hatten keine oder allenfalls geringe Überschneidungen. Die Aktionsräume der Weibchen überlappten stark mit anderen Individuen; die größten Überlappungen der Aktionsräume gab es jedoch zwischen Männchen und Weibchen. Männliche *Macroglossus minimus* hatten im Nachtverlauf eine längere Gesamtkonktivität und häufigere Flugaktivitätsphasen sowie kürzere Ruhephasen als Weibchen. Auch im Verhalten an Blüten gab es geschlechtsspezifische Unterschiede. Von den beobachteten *Macroglossus minimus* wurde jedes der männlichen Tiere viel häufiger an einer Blüte registriert als eines der weiblichen Individuen. Dies hing vor allem damit zusammen, dass Männchen sehr häufig an den Blüten innerhalb ihrer Territorien patrouillierten, eine Verhaltensweise, die von Weibchen nicht gezeigt wurde. Die Männchen von *Macroglossus minimus* waren an den Blüten innerhalb ihrer Territorien sowohl intra- als auch interspezifisch aggressiv gegenüber anderen Flughunden. Die durch die Patrouillen erzielte Präsenz der Männchen an den Blüten in ihren Territorien war abhängig von ihrer Kondition und residualen Hodenlänge und stand im Zusammenhang mit ihrer Paarungsstrategie. Die Hypothese, dass Blüten für *Macroglossus*

*minimus* nicht nur Nahrungsquellen darstellen, sondern auch zentrale Adresspunkte des Paarungssystems sind, wird durch die Beobachtung mehrerer Kopulationen und Kopulationsversuche auf Kulturbananeninfloreszenzen sowie auch auf Kunstblüten im Flugkäfig gestützt. Das Verhalten von Männchen an Kunstblüten unterschied sich nicht von den an Blüten im Freiland erfassten Verhaltensweisen. Die Reproduktion von *Macroglossus minimus* in Kampong Kuantan erfolgte asaisonal und asynchron. Die Art hat ein bislang für Fledertiere nicht beschriebenes promiskuitives Paarungssystem mit der Ausbildung männlicher Paarungsterritorien, wobei Männchen die Weibchen weder direkt noch indirekt über die Verteidigung einer von den Weibchen benötigten Ressource monopolisieren konnten.

Die Männchen von *Macroglossus minimus* reduzierten in Vollmondnächten ihre Flugaktivität erheblich, eine Beobachtung, die im Zusammenhang mit möglichen Strategien zur Prädationsvermeidung diskutiert wird.

## Kapitel 1

### Die Bestäubungsbiologie der Mangrovenpflanze *Sonneratia caseolaris* (Sonneratiaceae)

#### 1. Einleitung und Fragestellung

Viele Blütenpflanzen sind selbstbestäubend oder zu einem gewissen Grad selbstkompatibel, können also obligat oder fakultativ von Pollen derselben Blüte oder desselben Individuums bestäubt werden (Wyatt 1983, Heß 1990, Dafni 1992). Bei anderen Pflanzenarten hängt die Bestäubung von abiotischen Faktoren, wie dem Wind (Anemophilie) oder dem Wasser (Hydrophilie) ab, wobei auf letzteren Bestäubungstyp nur ein sehr kleiner Anteil der Pflanzenarten entfällt (Heß 1990, Durka 2002). In diesen Fällen ist die Anwesenheit eines Blütenbesuchers, der sich als Pollenvektor eignet, nicht erforderlich. Für die Bestäubung aller weiteren Pflanzenarten sind jedoch biotische Pollenvektoren nötig.

Häufig sind Blütenbesucher dieser xenogamen Pflanzen nur „Diebe“ (fressen Nektar und Pollen, ohne die Blüte zu beschädigen) oder „Räuber“ (beschädigen die Blüte), die an der Blüte Nahrung aufnehmen, ohne der Pflanze einen Bestäubungsdienst zu leisten (Inouye 1980). Dabei verursachen sie der Pflanze Kosten, die sogar zu reduziertem Fortpflanzungserfolg führen können (Irwin & Brody 1999, Maloof & Inouye 2000, Irwin & Maloof 2002, Irwin 2003). Die Bestäubungsmutualismen sind von unterschiedlicher Spezifität: So gibt es Pflanzenarten, die ihren Pollen jedem Blütenbesucher mitgeben können und solche, die eine zum Teil extreme Anpassung an den Pollenvektor vollzogen haben (Heß 1990, Begon et al. 1991, Fenster et al. 2004). Die Ökologie von Bestäubungsmutualismen wurde unter anderem von Howe & Westley (1993) und Waser et al. (1996) zusammengefasst.

Abhängig von der bestäubenden Tiergruppe haben sich verschiedene ökologische Blumentypen entwickelt. Nach Heß (1990) sind dies Käfer-, Wespen-, Fliegen-, Bienen-, Tagfalter-, Nachtfalter-, Vogel- und Fledertierblumen. Dabei sind die Insekten die mit Abstand größte und – was den Variantenreichtum der Bestäubungsstrategien anbelangt – die vielfältigste Gruppe. Aus diesem Grund hat man die mit den anderen Blumentypen verbundenen Bestäubungssysteme lange Zeit zu Unrecht für exotische Spielereien der Natur gehalten. Immerhin befinden sich unter den 291 Familien der Angiospermen 112 mit ornithophilen Arten (Heß 1990). Auch Fledertiere besuchen Blüten und sind damit wichtige Pollenvektoren in tropischen und subtropischen Ökosystemen (Dobat & Peikert-Holle 1985). Die Bedeutung dieses Phänomens wurde jedoch lange unterschätzt, obwohl es bereits von Porsch (1931), Pijl (1936) und Vogel (1958, 1968, 1969 a & b) beschrieben wurde.

Diese Interaktion zwischen Fledertieren und Blütenpflanzen hat zum Teil starken Einfluss auf die evolutionäre Entwicklung beider Gruppen genommen und wird z.B. von Heithaus (1982) und Dobat & Peikert-Holle (1985) beschrieben. Allerdings vermuten einige Autoren, dass die Partner dieser Bestäubungsmutualismen weit weniger stark spezialisiert sind, als anfänglich vermutet wurde (z.B. Heithaus 1982, Dobat & Peikert-Holle 1985, Marshall 1985).

Obwohl die Chiropterophilie (Fledertierblütigkeit) vieler Pflanzenarten aus den unterschiedlichsten Familien seit langem bekannt ist und vor allem in jüngerer Zeit intensiv untersucht wurde (z.B. Elmqvist et al. 1992, Sazima et al. 1994, Fleming & Sosa 1994, Fleming et al. 1996, Fujita 1997, Nassar et al. 1997, Machado et al. 1998, Tschapka et al. 1999, Arizaga et al. 2000, Tschapka 2004, Raju et al. 2004, Machado & Vogel 2004, Vogel et al. 2004, Vogel et al. 2005), beschränkten sich die bisherigen Untersuchungen meist weitgehend auf die Beschreibung des Phänomens aus Sicht der Fledertiere (z.B. Heinrich 1975, Gould 1978, Law 1994, Freeman 1995, Law 1995, Helversen & Helversen 2003), oder es wurden in erster Linie die

morphologischen Anpassungen der Blüte (das „Blüte-Bestäuber-Interface“) beschrieben (z.B. Helversen 1993, Stroo 2000, Helversen et al. 2003). Den Konsequenzen für den Reproduktionserfolg der Pflanze und der Beurteilung der Bestäubungseffizienz (der „Güte“ von Fledertieren als Vehikel für Blütenpollen) sowie der Bestäuberspezifität (der „Enge“ bzw. Spezialisierung der Fledertier-Pflanze-Beziehung), wurde bisher weniger Aufmerksamkeit geschenkt (z.B. Heithaus et al. 1974, Woodside & Pyke 1995, Valiente-Banuet et al. 1996, Gribel & Gibbs 2002, Tschapka 2003). Für ein besseres Verständnis der mutualistischen Pflanze-Bestäuber-Beziehung ist es jedoch notwendig, die Auswirkungen der Blütenbesuchstätigkeit von Fledertieren auf den Reproduktionserfolg ihrer Nahrungspflanzen und damit deren Grad der Chiropterophilie (fakultativ oder obligat) zu quantifizieren.

Bereits in den siebziger Jahren des letzten Jahrhunderts lieferten Start (1974) und Start & Marshall (1976) aus Malaysia detaillierte Beobachtungen über die dort vorkommenden, obligat nektarivoren Flughundarten *Macroglossus minimus* (Geoffroy 1810), *Macroglossus sobrinus* (K. Andersen 1911) und *Eonycteris spelaea* (Dobson 1871) sowie die von ihnen besuchten Pflanzenarten. Darunter befinden sich auch Pflanzen von hoher wirtschaftlicher Bedeutung wie zum Beispiel die Durian (*Durio zibethinus* Murr.) (Start 1974, Start & Marshall 1976, Gould 1978, Fujita & Tuttle 1991). Allerdings beruhten die Schlussfolgerungen, dass die von Flughunden besuchten Pflanzen in Malaysia auf deren Bestäubungstätigkeit angewiesen sind, meist nur auf der Beobachtung der Flughunde beim Blütenbesuch oder auf dem Nachweis der Blütenpollen im Fell oder Kot der Tiere. Ein Beweis hierfür wurde, mit Ausnahme von Mardan & Zainal (1986), die den Besuch von Durianblüten durch Flughunde experimentell ausschlossen, nach meinem Wissen nicht erbracht. Auch die Blüten des Mangrovenbaums *Sonneratia caseolaris* (L.) Engler 1897 (Sonneratiaceae) werden, entsprechend der Vermutung von Start (1974) und Start & Marshall (1976) in den Mangrovegebieten Malaysias von den beiden Flughundarten *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* bestäubt, wobei diese Autoren davon ausgingen, dass das malaysische Vorkommen von *Macroglossus minimus* sogar eng an das Vorkommen der Gattung *Sonneratia* spp. gebunden ist. Jedoch wurde nicht nachgewiesen, dass die Flughunde die Pflanze beim Blütenbesuch bestäuben, oder ob die Bestäubungsleistung entgegen der bisherigen Annahme von anderen Blütenbesuchern erbracht wird.

*Sonneratia caseolaris* wächst in Flussmangrovesgesellschaften, wo sie oft bestandsbildend ist (Tomlinson 1986). In West-Malaysia ist *Sonneratia caseolaris* an den Unterläufen fast aller größeren Flüsse vertreten (Chang et al 1996), so auch am Fluss Sungai Selangor, an dem ich die Feldstudien zur vorliegenden Arbeit durchgeführt habe.

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die folgenden Fragen zu beantworten:

- Ist *Sonneratia caseolaris* im Untersuchungsgebiet auf die Bestäubung durch blütenbesuchende Flughunde angewiesen, liegt also echte Chiropterophilie vor? Oder ist *Sonneratia caseolaris* in der Lage, sich selbst zu bestäuben?
- Wie setzt sich das Spektrum der Blütenbesucher zusammen und welche Blütenbesucher fungieren als Pollenvektoren?
- Lässt sich der Bestäubungserfolg der Blütenbesucher experimentell quantifizieren?
- Ist die Pflanze-Bestäuberbeziehung dieses Systems spezialisiert oder generalisiert?

Hierzu wurden die Taxa der Blütenbesuchergilde der Mangrovenpflanze *Sonneratia caseolaris* identifiziert und über die Beobachtung ihres jeweiligen Blütenbesuchsverhaltens der Anteil der nektarivoren Flughunde an der Bestäubungsleistung ermittelt. Mittels gezielter Bestäubungsexperimente einschließlich der Quantifizierung des Frucht- und Samenansatzes und der Keimungsfähigkeit der Samen wurden die Auswirkungen der Blütenbesucher auf den Reproduktionserfolg von *Sonneratia caseolaris* analysiert.

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Untersuchungsgebiet

Die Feldarbeiten wurden am Unterlauf des Flusses Sungai Selangor im Bereich des Dorfes Kampong Kuantan in West-Malaysia durchgeführt. Eine ausführliche Beschreibung der Lage und Struktur des Untersuchungsgebietes befindet sich in Kap. 2.

### 2.2. Zugang zur Flussmangrove

Studien an und in Mangrovengesellschaften sind meist mit einer erheblichen Einschränkung der Zugänglichkeit dieser Zönosen verbunden (Tomlinson 1986). Auch die Flussmangrove im Untersuchungsgebiet entlang des Sungai Selangor konnte nur an sehr wenigen Stellen und mit großen Einschränkungen vom Land aus erreicht werden. Deshalb war für die Durchführung aller Studien, angefangen von den Beobachtungen des Besucherspektrums der Blüten bis hin zur experimentellen Manipulation der Pflanzen im Rahmen von Bestäubungsexperimenten, die Nutzung eines Bootes obligatorisch. Aufgrund der sich täglich leicht verschiebenden Gezeiten konnten die *Sonneratia caseolaris*-Bestände jedoch nicht zu jeder beliebigen Tages- und Nachtzeit, sondern nur in einem engen Zeitfenster etwa 1,5 h vor bis 1,5 h nach einer Flut erreicht werden. Selbst innerhalb dieses etwa 3-stündigen Zeitfensters war jedoch der unbeschränkte Zugang nicht immer gewährleistet. Aufgrund der Dynamik der Tiden und deren Überlagerung durch andere Ereignisse (monatliche Spring- und Nipptiden, jährliche äquinociale Tiden, Veränderung der Abflussmenge des Flusses) sowie der mit einer Zeitverzögerung erscheinenden Flutwelle (das Untersuchungsgebiet lag 24 Flusskilometer von der Flussmündung entfernt, s. Kap. 2) kam es teilweise zu sehr schnellen Änderungen des Wasserpegels. Nicht selten änderte sich dieser innerhalb einer Stunde vor bzw. nach dem Scheitelpunkt der Flutwelle um deutlich mehr als 1 m.

### 2.3. Phänologie und Blütendichte

Die Erfassungsmethoden für die Blühphänologie und die Blütendichte folgten Dafni (1992) und werden detailliert in Kap. 2 beschrieben. Die Angaben zu den Zeitpunkten von Sonnenuntergang (SU) und Sonnenaufgang (SA) sowie der astronomischen Dämmerung (AD, bei Sonnenuntergang: Mittelpunkt der Sonne steht mindestens  $12^\circ$ , höchstens aber  $18^\circ$  unter dem Horizont. Bei Sonnenaufgang: In umgekehrter Reihenfolge) entstammen dem Programm Skymap Pro 8.0 (Sky Map Software, England).

### 2.4. Erfassung des Besucherspektrums an Blüten von *Sonneratia caseolaris*

Die Erfassung des Besucherspektrums erfolgte mit drei aufeinander abgestimmten Methoden unterschiedlicher Auflösungsgenauigkeit (vgl. Dafni 1992): (1) Der Videoaufzeichnung des Besucherspektrums und -verhaltens an *Sonneratia*-Blüten (vor allem zur Erfassung größerer Blütenbesucher), (2) den Beobachtungen der Blütenbesucher an den Blüten (vor allem zur Erfassung von Arthropoden) sowie (3) dem Fang von Besuchern an Blüten (zur Erfassung von Blütenbesuchern, die vornehmlich im Inneren der Blüte verweilten sowie zur genaueren Bestimmung anderer Besucher). Die Vorgehensweise bei der Videoaufzeichnung des Besucherspektrums an *Sonneratia*-Blüten wird in Kap. 3 beschrieben. Das Besucherspektrum wurde in Gruppen zusammengefasst, die den taxonomischen Ordnungen entsprachen. Eine weitere Differenzierung erwies sich als nicht sinnvoll.

#### 2.4.1. Beobachtung des Blütenbesucherspektrums von *Sonneratia caseolaris*

Voll aufgeblühte, gut einsehbare *Sonneratia*-Blüten wurden aus etwa 3 m Entfernung vom Boot aus mit einer schwachen Stirnlampe (Fa. Petzl, 4,5 V, keine Halogenlampe!) beobachtet. Alle Blütenbesucher wurden – soweit im Feld möglich – bestimmt und ihr Verhalten erfasst.

Bei der Verhaltensbeobachtung wurden nur solche Verhaltensweisen aufgezeichnet, die im unmittelbaren Zusammenhang mit einem möglichen Bestäubungserfolg standen: Annäherungsvektoren an die Blüte, Bewegungsmuster auf der Blüte sowie Berührungen von Staubblättern und Narbe. Anhand dieser Erhebungen wurden die Besucher nach Inouye (1980) als Bestäuber, Diebe oder Räuber klassifiziert. Die Beobachtungen erfolgten als „all animal scan samplings“ (Lehner 1996), deren Dauer auf 5 min pro Blüte festgesetzt war. Die Beobachtungen wurden auf Mikrokassetten erfasst und später ausgewertet.

#### **2.4.2. Fang des Blütenbesucherspektrums**

Da sowohl die Videoaufzeichnung als auch die Beobachtung des Besucherspektrums methodenbedingte Erfassungsunschärfen bei sehr kleinen und lange in der Blüte verweilenden Blütenbesuchern aufwies, wurden zusätzlich ganze Blüten beprobt. Dazu wurde ein großer, transparenter Plastikbeutel (Volumen ca. 8 l), in welchem sich ein mit Ethylether getränkter Wattebausch befand, von unten über eine Blüte gestülpt. Der Plastikbeutel wurde sofort über der Blüte zusammengezogen, um das Entkommen von Blütenbesuchern zu verhindern. Die Blüte wurde abgeschnitten und im Plastikbeutel belassen. Die Auszählung und Bestimmung des Besucherspektrums erfolgte zu einem späteren Zeitpunkt im Labor. Darüber hinaus wurden Individuen, die während der Beobachtung im Freiland nicht bestimmt werden konnten, gezielt mit einem weichen Insektenkäschchen an der Blüte abgefangen, mit Ethylether abgetötet und später im Labor identifiziert.

### **2.5. Identifizierung des Reproduktionssystems von *Sonneratia caseolaris***

#### **2.5.1. Bestäubungsexperimente**

Zur Klärung der Frage, ob *Sonneratia caseolaris* auf Fremdbestäubung angewiesen ist, wurden gezielte experimentelle Manipulationen (Bestäubungsexperimente) an Blüten vorgenommen. Dabei wurden der relative Frucht- und Samenansatz sowie die Samenqualität der verschiedenen Versuchsansätze vergleichend ausgewertet. Die Vorgehensweise folgte Rathcke (1983) und Dafni (1992). Soweit vorhanden, gingen die im Rahmen der Voruntersuchung gesammelten Daten aus dem Jahr 1998 in die Auswertung ein.

Während hoher Wasserpegel wurden die sich in der folgenden Nacht öffnenden Blütenknospen mit individuell beschriftetem, farbigem Klebeband markiert. Die Markierung wurde etwa 0,5 bis 1 m über den Blüten an dem die Knospe tragenden Zweig befestigt. Um sicherzustellen, dass noch kein Pollen von anderen Blüten freigesetzt worden war, der von Blütenbesuchern hätte übertragen werden können, wurden diese Arbeiten tagsüber durchgeführt. Damit die Blüten in den Wochen nach den Bestäubungsexperimenten wieder gefunden werden konnten, wurden an den Bäumen zusätzlich Markierungen mit rot-weißen Trassierbändern angebracht, die zudem mit einem GPS-Gerät (Garmin 12 XL) eingemessen wurden. Jede markierte Knospe wurde einer der im Folgenden beschriebenen 4 Versuchsgruppen zugeordnet:

1. Kontrollgruppe (K): Blüte unverhüllt, der natürlichen Besucheraktivität ausgesetzt,
2. Fremdbestäubung (F): Blüte emaskuliert, verhüllt und nach Einbruch der Nacht von Hand mit Pollen anderer Individuen bestäubt,
3. Selbstkompatibilität (S): Blüte verhüllt und nach dem Einbruch der Nacht von Hand mit eigenem Pollen bestäubt (Selbstung),
4. Spontane Autogamie (AS): Blüte verhüllt, unbehandelt.

„Verhüllt“ bedeutet, dass jede Blüte dieser Gruppe mit einem dünnen, auf einen leichten Drahtkäfig aufgezogenen Plastikbeutel während der gesamten Dauer der nächtlichen Anthese verhüllt war. Die Verhüllung wurde vor Einbruch der Dämmerung angebracht und verhinderte den Besucheranflug an die Blüte. Sie wurde am nächsten Morgen nach dem Verblühen der

Blüte wieder abgenommen. Dabei waren die Verhüllungen so angebracht, dass sie nicht in Kontakt mit den Blütenteilen kommen konnten. Sofern während der Phase der Verhüllung ein experimenteller Eingriff erforderlich war (manuelle Bestäubung, Gruppen F und S), wurde die Verhüllung vorsichtig abgenommen und nach dem Eingriff umgehend wieder an der Blüte angebracht. An den unverhüllten Blüten hatten die Blütenbesucher ungehinderten Zugang zu Nektar und Pollen.

### *Kontrollgruppe*

Der mittlere Frucht- und Samenansatz sowie die Samenqualität dieser Gruppe nicht manipulierter, unverhüllter Blüten dienten als Referenz.

### *Test auf Fremdbestäubung*

Um den maximal möglichen Samenansatz von *Sonneratia caseolaris* zu bestimmen, wurden Blüten experimentell fremdbestäubt (Dafni 1992). Um Eigenpollen fernzuhalten, wurden die Knospen dieser Gruppe unmittelbar vor der Verhüllung leicht geöffnet und dann emaskuliert, d.h. alle Antheren wurden entfernt. Obwohl die Staubbeutel bei *Sonneratia caseolaris* vor der Anthese keine Pollenkörner freisetzen (eigene Beob.), wurde hierbei sehr sorgfältig darauf geachtet, eine mögliche Verschleppung blüteneigenen Pollens auf die Narbe zu vermeiden. Die Blüten wurden dann zwischen 20:15 und 21:30 Uhr mit dem Pollen von mindestens 4 Blüten anderer Individuen von Hand bestäubt. Dazu wurden einige Staubbeutel dieser anderen Blüten abgeschnitten, ihre Pollen in eine Petrischale abgestreift und nach gründlicher Durchmischung mit einem Wattestäbchen auf die Narben der Empfängerblüten aufgetragen.

### *Test auf Selbstkompatibilität*

Mit dieser Versuchsgruppe wurde überprüft, ob *Sonneratia caseolaris* bei manueller Selbstbestäubung (manuelle Übertragung von Eigenpollen auf die Narbe) zu einem Fruchtansatz und zur Samenbildung fähig ist. Zwischen 20:15 und 21:30 Uhr wurden die Narben dieser Blüten mit Pollen derselben Blüte bestäubt (Selbstung). Dabei wurden Pollenkörner mit einem frischen Wattestäbchen von den Staubbeuteln abgestreift und auf die Narbe übertragen.

### *Test auf spontane Autogamie*

Hierbei wurde die Fähigkeit der Pflanze zur spontanen Pollenübertragung von den Staubbeuteln auf die Narbe ein- und derselben Blüte getestet. Aus diesem Grund wurden die Blüten dieser Gruppe zuvor nicht emaskuliert. Die Blüten wurden nur verhüllt; bis zum Verblühen erfolgten keine weiteren Manipulationen.

## **2.5.2. Frucht- und Samenbildung**

Nach der Durchführung der Bestäubungsexperimente wurde der Fruchtansatz der Blüten aus den vier Bestäubungsgruppen im Abstand von 2 Wochen vom Boot aus kontrolliert. Näherten sich die Früchte der Reife, wurden sie mit Stoffbeuteln verhüllt, welche zur Sicherung an anderen Ästen befestigt wurden. Dieses Verfahren war notwendig, um die Früchte aufzufangen, die sonst bei Erreichen der Reife in das Wasser gefallen wären. Der eigentliche Reifezeitpunkt konnte im Vorfeld nicht genau bestimmt werden, da er sich nicht durch die Änderung äußerer Merkmale (z.B. Farbänderungen) ankündigte. Trotz der nach der Verhüllung der Früchte täglich durchgeführten Kontrollen konnten nicht alle aufgefangenen Früchte vermessen werden, da diese zum einen sehr rasch zerfielen und dabei die Samen freisetzen (meist innerhalb weniger Stunden) und zum anderen einige Früchte durch Affen und andere Fruchtfresser beschädigt oder zerstört worden waren. Alle intakten Früchte wurden im Labor vermessen (Höhe und Durchmesser, mit einer Schieblehre auf 1,0 mm genau gemessen) und gewogen (Feinwaage, Fa. Mettler Toledo, auf 0,1 g genau). Das Fruchtvolumen wurde näherungsweise über die

Formel für das Zylindervolumen ( $V = \pi r^2 h$ ) berechnet. Danach wurden die Samen entnommen, bei 60 °C im Trockenschrank (Fa. Memmert) bis zur Massekonstanz getrocknet und anschließend auf 0,01g genau gewogen (alle Samen einer Frucht zusammen) und gezählt. Daraus wurde dann die mittlere Masse eines Samens berechnet. Vor der Trocknung wurden jedoch von jeder Frucht 60 Samen für die im Folgenden beschriebenen Keimungsexperimente zur Bestimmung der Samenqualität entnommen.

### 2.5.3. Bestimmung der Samenqualität

Da Größe und Masse einer Frucht und auch deren Samenanzahl nicht gleichbedeutend mit hoher Samenqualität sein muss, stellt die Bestimmung der Samenqualität einen weiteren wichtigen Aspekt zur Identifizierung eines Reproduktionssystems dar (Dafni 1992). Die Samenqualität (Keimungsfähigkeit) lässt sich über Aussaatexperimente bestimmen (Dafni 1992). Für Mangrovenpflanzen entscheidet aber auch die Keimungsdauer über die Etablierungschancen in diesem dynamischen Lebensraum (Tomlinson 1986). Viele Mangrovenpflanzen haben besondere, die Keimungsdauer verkürzende Fortpflanzungsformen entwickelt, um die Überlebenschancen ihrer Sämlinge zu erhöhen. Ein bekanntes Beispiel hierfür ist die Viviparie der Rhizophoraceae, bei denen die Keimung der Samen bereits an der Mutterpflanze erfolgt. Auch die Entwicklung schwimmfähiger Früchte, welche – wie bei *Sonneratia caseolaris* – mehrere tausend ebenfalls schwimmfähige Samen enthalten können, erhöht den Fortpflanzungserfolg (Tomlinson 1986).

#### *Test des idealen Keimungsmilieus: Salzkonzentrationsreihen*

Bei der Mangrovenpflanze *Sonneratia caseolaris*, die wegen des Salzgehaltes ihres Standortes mit einem zum Teil hohen osmotischen Druck im Wurzelbereich zurechtkommen muss (Tomlinson 1986), war es nahe liegend, zunächst den für die Auskeimung der Samen idealen Salzgehalt des Wassers zu bestimmen. Deshalb wurden im Vorfeld der Bestäubungsexperimente Untersuchungen zur Salztoleranz der Samen von *Sonneratia caseolaris* durchgeführt.

Dazu wurden im Labor aus zufällig ausgewählten *Sonneratia*-Früchten jeweils dieselbe Anzahl Samen entnommen und frei schwimmend in Petrischalen ausgesät, die zur Hälfte mit Wasser der folgenden Salzkonzentrationen befüllt waren: 0,0, 0,1, 0,25, 0,5, 1,0, 1,5, 2,0, 2,5, 3,0, 3,5, 4,0, 5,0 und 10,0 %. Dieses Verfahren wurde gewählt, da die Samen von *Sonneratia caseolaris* im natürlichen Habitat frei flottierend im Wasser keimten, bevor sie sich mit ihrer Keimwurzel im Mangrovenschlamm festsetzten (eigene Beob.). Zur Aufsalzung des zur Verfügung stehenden Umkehrosmosewassers wurde Meersalz aus dem Aquarienhandel benutzt. Die Salzmenge wurde mit einer Feinwaage (Fa. Mettler Toledo, auf 0,1 g genau) abgewogen, in 500 ml Wasser gelöst und bis 1000 ml aufgefüllt. Je Salzkonzentration wurden mindestens 160 Samen zur Keimung angesetzt, die zu je 10 Samen auf Petrischalen verteilt wurden. Diese Verteilung wurde vorgenommen, um bei einem eventuellen Befall durch Schimmelpilze oder andere Krankheitserreger nicht das gesamte Samenmaterial zu verlieren. Der Keimungsverlauf wurde anschließend täglich protokolliert. Ein Same galt als gekeimt, sobald die Keimwurzel zu sehen war. Darüber hinaus wurde der Zeitpunkt des Freiwerdens der Keimblätter notiert. Die Versuchsdauer war abhängig vom Keimungsverlauf, betrug aber im Minimum 35 d. Versuchsreihen mit rascher Auskeimung der Samen konnten früher abgeschlossen werden als solche mit verzögerter Keimung.

#### *Keimung der Samen aus den Bestäubungsgruppen*

Um den Keimungsverlauf der Früchte aus den Bestäubungsexperimenten zu erfassen, wurden aus jeder eingesammelten Frucht 60 Samen entnommen und auf 6 halb mit Wasser gefüllte Petrischalen zu je 10 Samen verteilt. Der Salzgehalt des für Keimungsexperimente verwendeten Wassers betrug 0,1 %, da sich bei diesem in den vorausgegangenen Versuchen (Bestimmung des idealen Keimungsmilieus) die höchste Keimungsrate gezeigt hatte. Der Keimungs-

verlauf (sichtbare Keimwurzel, Freiwerden der Keimblätter) wurde anschließend täglich protokolliert. Die Keimungsraten der einzelnen Versuchsgruppen wurden auf signifikante Unterschiede verglichen.

## 2.6. Intraspezifischer Pollentransfer im natürlichen Habitat

Die Messung der Distanzen, über die Pollen unter natürlichen Bedingungen von Blüte zu Blüte transportiert werden, liefert wichtige Erkenntnisse über das Reproduktionssystem einer Pflanze und die daran beteiligten Pollenvektoren (Dafni 1992).

Um den Pollenfluss und die Pollenverfrachtungsdistanzen zu messen, entschied ich mich für die Substituierung von Pollen intakter Blüten durch fluoreszierendes Pulver. Die Verwendung eines solchen Pollensubstitutes ist unter Feldbedingungen relativ einfach durchführbar und stellt eine sehr zuverlässige Methode zur Quantifizierung der Verfrachtungsdistanzen dar (Dafni 1992, Adler & Irwin 2006). Das Pulver wird auf die Antheren einer Blüte aufgetragen und bleibt an Pollenvektoren haften, die diese Blüte besuchen. Auf diese Weise wird das fluoreszierende Pulver gemeinsam mit den Pollenkörnern auf andere Blüten verfrachtet. Auf den Narben der Empfängerblüten ist schließlich der Nachweis der Fluoreszenz mit einem Fluoreszenzmikroskop möglich.

Vor Einbruch der Dämmerung wurde der gesamte Flussabschnitt im Untersuchungsgebiet nach sich in der jeweiligen Nacht öffnenden *Sonneratia*-Blütenknospen abgesucht. Diese wurden mit nummeriertem, farbigem Klebeband markiert, um das Wiederauffinden am nächsten Tag zu erleichtern. Zudem wurde die Position jeder einzelnen markierten Blütenknospe mit dem GPS-Gerät vermessen. Anhand der Positionsdaten erfolgte die Berechnung der Entfernungen jeder einzelnen Blüte zu allen anderen Blüten der Versuchsreihe. Nach Einbruch der Nacht wurde in jeder Versuchsreihe eine einzige Blüte ausgewählt, deren Antheren vollständig in das fluoreszierende Pulver (Radiant Colour, Richmond, Kalifornien) eingetaucht wurden. Dies sollte die Übertragung einer möglichst großen Menge des Pulvers auf die Ausgangsblüte gewährleisten. Um die Verbreitung des Pollens in beide Richtungen entlang des Flussufers zu erfassen, wurde eine Ausgangsblüte etwa in der Mitte der bearbeiteten Flussstrecke gewählt. In jeder Versuchsreihe wurden mehrere Ausgangsblüten mit je einer anderen Pulverfarbe markiert (höchstens 4 Blüten mit gelb, rot, grün, blau). Nach der Markierung mit fluoreszierendem Pulver erfolgten keine weiteren Manipulationen der Blüten. Mit der ersten Flut am nächsten Morgen wurden alle am Vorabend markierten Stellen erneut aufgesucht und die Griffel der abgeblühten Blüten vorsichtig mit einer Schere abgetrennt. Dabei musste darauf geachtet werden, keine fluoreszierenden Pulverteilchen zu verschleppen. Die abgetrennten Griffel wurden in nummerierte Eppendorff-Cups überführt und kühl gestellt. Die Auswertung der Ergebnisse erfolgte im Labor unter einem Fluoreszenzmikroskop (Axioskop 40, Fa. Zeiss, Vergrößerung: 50x bis 400x). Dabei wurden für jeden untersuchten Griffel die Präsenz fluoreszierender Pulverteilchen auf der Narbenoberfläche sowie der Anteil der vom Pulver bedeckten Fläche an der gesamten Narbenoberfläche festgehalten. Die Erfassung des Bedeckungsgrades erfolgte über folgende Häufigkeitsklassen: 0: keine Fluoreszenz; 1: mind. 5 fluoreszierende Partikel, aber weniger als 5 % Bedeckung der Narbenoberfläche; 2:  $5 \leq x < 10$  % der Narbenoberfläche bedeckt; 3:  $10 \leq x < 25$  % der Narbenoberfläche bedeckt; 4:  $\geq 25$  % Bedeckung der Narbenoberfläche. Aus den gewonnenen Daten wurde ein entfernungsabhängiges Verteilungsprofil erstellt.

## 2.7. Statistische Auswertung

Die statistische Auswertung erfolgte mit den Programmen SPSS 13.0 (SPSS Inc., Chicago, Illinois) und STATISTICA 5.0 (StatSoft, Tulsa OK). Die Angabe der Signifikanzniveaus erfolgte mit höchstens 5 Dezimalstellen, dabei galt  $p < 0,05$  als signifikant,  $p < 0,01$  als hoch signifikant und  $p < 0,001$  als höchst signifikant. Die Abbildungen wurden erstellt mit dem Programm SigmaPlot 9.0 (Systat Software Inc., Point Richmond, CA).

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Blütenbiologie

In Kampong Kuantan begann die Anthese der radiärsymmetrischen Blüten von *Sonneratia caseolaris* (Farbtafel 1) erst nach Einbruch der Nacht; ihr Zeitpunkt war im Mittel um 20:07 Uhr  $\pm 14,3$  min bzw. 60,0  $\pm 14,9$  min nach Sonnenuntergang (SU) und 15,0  $\pm 15,3$  min vor der astronomischen Dämmerung (AD) (n=23 Blüten). Der Antherenfall als Zeichen des Verblühens begann im Mittel um 4:31 Uhr  $\pm 26,7$  min bzw. 60,4  $\pm 31,0$  min vor AD und 120,6  $\pm 31,2$  min vor Sonnenaufgang (SA) (n=23 Blüten). Die Öffnung einer Blüte wurde häufig durch einen Blütenbesuch eines Flughundes ausgelöst. Die durchschnittliche Blühdauer einer *Sonneratia caseolaris*-Blüte betrug somit 8,4  $\pm 0,5$  h (n=23 Blüten). Manche Blüten öffneten sich überhaupt nicht, da bei ihnen die Staubbeutel im Blüteninneren festzustecken schienen. Diese Blüten wurden jedoch trotzdem von Blütenbesuchern aufgesucht. Zeitgleich mit der Anthese begannen die Blüten stark säuerlich nach verdorbener Milch oder Käse zu riechen.

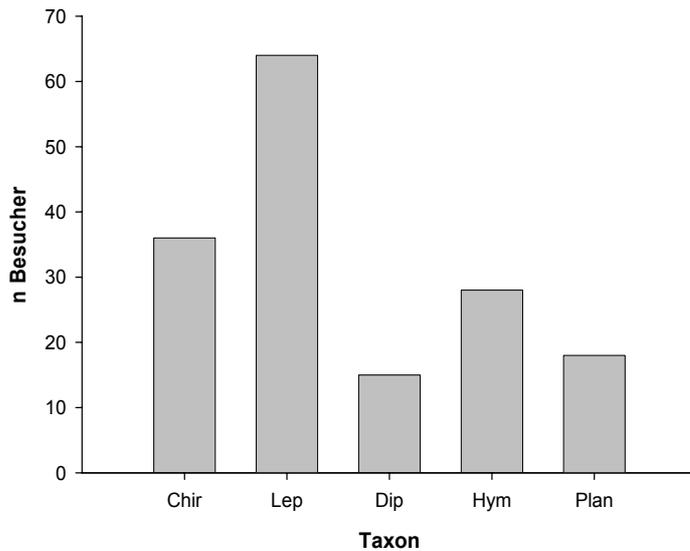
Die *Sonneratia caseolaris*-Population blühte im Untersuchungsgebiet asaisonal und kontinuierlich, so dass sich in jeder Nacht Blüten öffneten. Die Ergebnisse der Erfassung der Phänologie und Blütendichte von *Sonneratia caseolaris* werden in Kap. 2 beschrieben. Die Blüten produzierten während ihrer gesamten Lebensspanne im Mittel 792  $\pm 81$   $\mu$ l Nektar (n=23) mit einem Zuckergehalt (Masseanteil: % Masse/Masse) von 19,2  $\pm 0,7$  % (n=23). Dies entsprach einer Nektarenergiemenge von 2,82  $\pm 0,30$  kJ (n=23), wobei die Blüten den größten Anteil der gesamten Energiemenge vor 23:00 Uhr produzierten (1,71  $\pm 0,33$  kJ, n=23, stündliche Nektarsekretionsmessung). Um 19:00 Uhr, also vor der Anthese, hatte noch keine der gemessenen Blüten Nektar sezerniert. Keine der gemessenen Blüten produzierte nach 3:00 Uhr weiteren Nektar. Die Ergebnisse der Nektarsekretionsmessung sowie der stündliche Sekretionsverlauf werden in Kap. 2 dargestellt.

#### 3.2. Erfassung des Besucherspektrums an Blüten von *Sonneratia caseolaris*

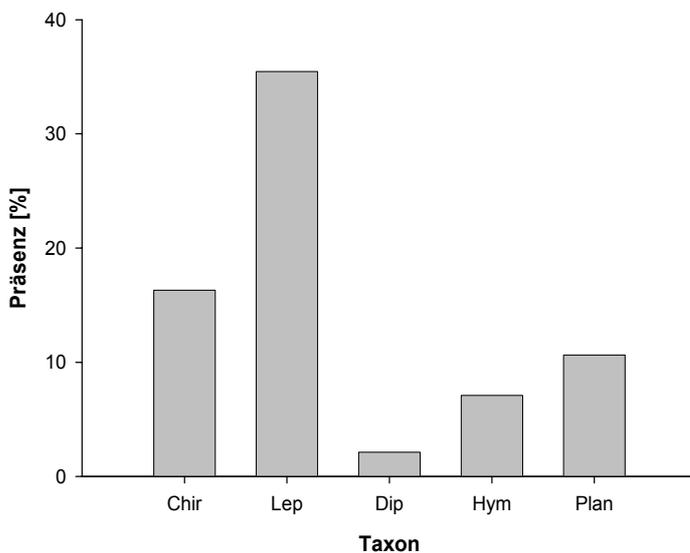
Ein wesentliches Charakteristikum der Bestäubungsqualitäten eines Pollenvektors ist dessen Blütenbesuchsrate. Deren Messung lässt wichtige Rückschlüsse auf die Frucht- und Samenbildung zu (Dafni 1992).

##### 3.2.1. „All animal scan sampling“

An 5 Terminen im Januar und Februar 2003 wurde an 141 voll geöffneten Blüten von *Sonneratia caseolaris* ein „all animal scan sampling“ durchgeführt. Dabei wurden folgende Besuchergruppen nachgewiesen: Chiroptera, Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera und Planipennis (Abb. 1).

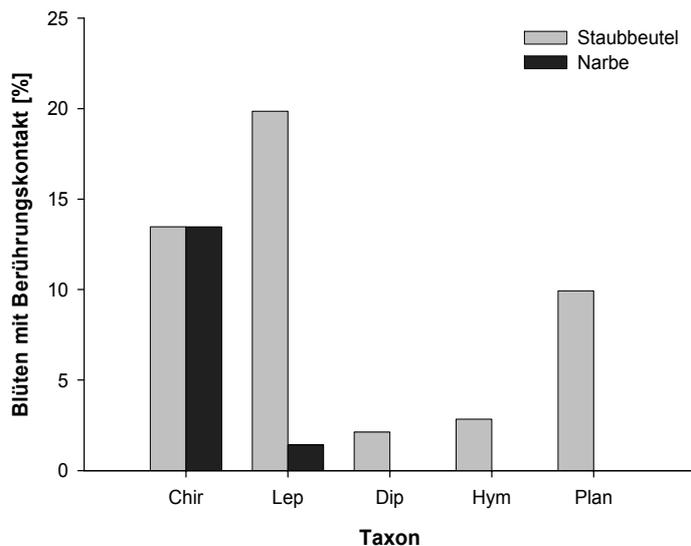


**Abb. 1:** Anzahl der an den Blüten von *Sonneratia caseolaris* nachgewiesenen Besucher. Ergebnisse des „all animal scan samplings“, Dauer: 5 min pro Blüte; n=141 Blüten. Die Abkürzungen bedeuten: Chir: Chiroptera, Lep: Lepidoptera, Dip: Diptera, Hym: Hymenoptera, Plan: Planipennia. Die Darstellung gibt die Zusammenfassung auf Ordnungsniveau wieder.

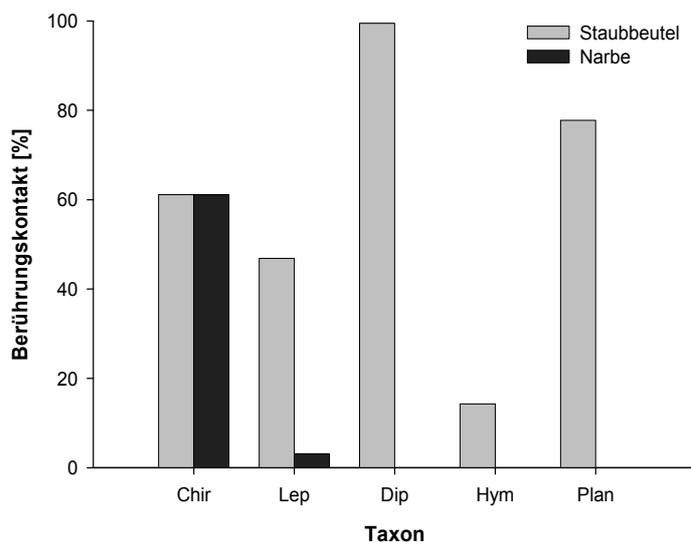


**Abb. 2:** Anteil der Blüten von *Sonneratia caseolaris*, an denen die nachgewiesenen Taxa vertreten waren. Ergebnisse des „all animal scan samplings“, Dauer: 5 min pro Blüte; n=141 Blüten. Die Abkürzungen bedeuten: Chir: Chiroptera, Lep: Lepidoptera, Dip: Diptera, Hym: Hymenoptera, Plan: Planipennia. Die Darstellung gibt die Zusammenfassung auf Ordnungsniveau wieder.

Mit *Macroglossus minimus* (n=36 Erfassungen) war dabei nur eine Flughundart vertreten. Die ebenfalls im Gebiet vorkommende, obligat nektarivore Flughundart *Eonycteris spelaea* konnte während des „all animal scan samplings“ nicht an den beobachteten Blüten von *Sonneratia caseolaris* nachgewiesen werden. Die Lepidoptera (n=57) waren neben den Sphingidae (n=7) noch durch weitere Familien vertreten (v.a. Arctiidae und Noctuidae). Die Hymenoptera (n=28) waren hauptsächlich durch Weberameisen (Formicidae, *Oecophylla spec.*, n=24) repräsentiert, nur 4 Individuen gehörten zu den Apidae (*Apis dorsata*, eine auch nachts aktive Art). Mit der Ordnung Planipennia war eine Insektengruppe auf den beobachteten Blüten vertreten, die ich dort nicht erwartet hatte. Bei den Diptera handelte es sich überwiegend um sehr kleine (<1 mm) Nematocera, die während der Beobachtungen ausnahmslos auf den Staubbeuteln sitzend aufgefunden wurden. Innerhalb der 5 min dauernden Scans wurden an 16,3 % der Blüten nektarivore Flughunde und an 35,5 % der Blüten Lepidoptera nachgewiesen (Abb. 2), wobei die Sphingidae nur an 5,0 % der Blüten auftraten.



**Abb. 3:** Anteil der Blüten von *Sonneratia caseolaris*, an denen Berührungen der blütenbesuchenden Taxa mit Staubbeuteln bzw. Narbe stattfanden. Ergebnisse des „all animal scan samplings“, Dauer: 5 min pro Blüte; n=141 Blüten. Die Abkürzungen bedeuten: Chir: Chiroptera, Lep; Lepidoptera, Dip: Diptera, Hym: Hymenoptera, Plan: Planipennia. Die Darstellung gibt die Zusammenfassung auf Ordnungsniveau wieder.



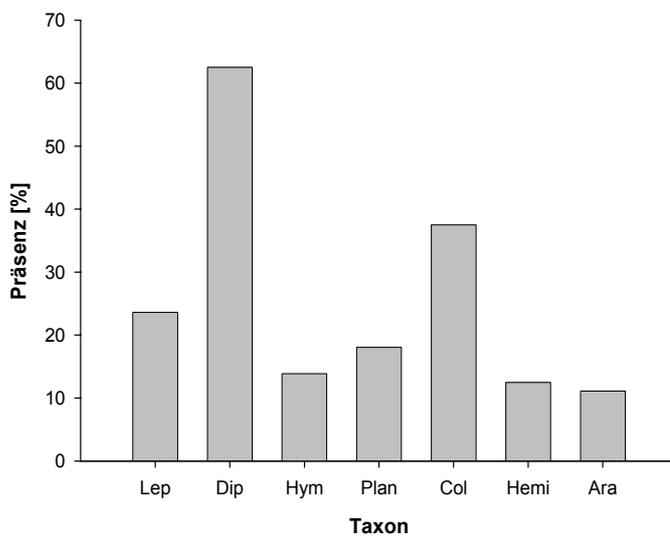
**Abb. 4:** Mittlere Wahrscheinlichkeit, mit der Besucher der Blüten von *Sonneratia caseolaris* Staubbeutel bzw. Narbe berührten. Ergebnisse des „all animal scan samplings“, Dauer: 5 min pro Blüte; n=141 Blüten. Die Abkürzungen bedeuten: Chir: Chiroptera, Lep: Lepidoptera, Dip: Diptera, Hym: Hymenoptera, Plan: Planipennia. Die Darstellung gibt die Zusammenfassung auf Ordnungsniveau wieder.

Außer den Flughunden kamen während der Scans ausschließlich Schwärmer sowohl mit der Narbe als auch mit den Staubbeuteln von *Sonneratia*-Blüten in Kontakt (Abb. 3 und 4). Dabei berührten 86 % der erfassten Sphingidae die Staubbeutel und 29 % die Narbe. Da Schwärmer während der Beobachtungen jedoch nur an 5 % aller beobachteten Blüten nachgewiesen wurden, war demzufolge der Anteil der *Sonneratia*-Blüten, deren Narben während der Scans von Schwärmern berührt wurden, mit 1,5 % sehr gering. Landete hingegen ein Flughund an einer Blüte, kam es in allen beobachteten Fällen zu einer Berührung von Narbe und Staubbeuteln. Aufgrund des geringen Beobachtungsabstands zu den Blüten (ca. 3 m) sowie alternativer Verhaltensweisen von *Macroglossus minimus* im Blütenumfeld (z.B. Patrouille, Kap. 3), landeten nicht alle erfassten Tiere zur Nahrungsaufnahme an den Blüten (nur 61 %). Der Anteil der Blüten mit Flughundlandungen lag bei 13,5 % aller beobachteten Blüten. Die Anzahl der Blüten mit Narbenberührungen durch Flughunde und die Anzahl der Blüten, deren Narben von Schwärmern berührt wurden, unterschieden sich hoch signifikant voneinander (Chi-Quadrat-Test mit Yates-Korrektur,  $df=1$ ,  $\chi^2=11,82$ ,  $p<0,001$ ).

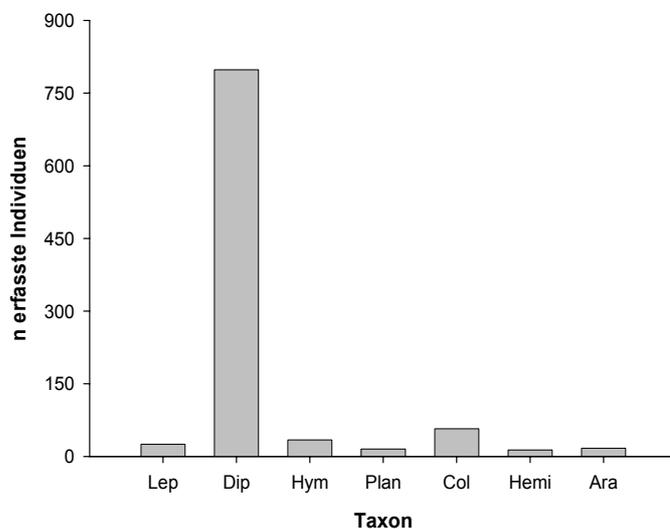
Alle anderen nachgewiesenen Taxa berührten ausschließlich die Staubbeutel, wobei sich die Tiere oft erheblich mit Pollen beluden. Die Biene *Apis dorsata* sammelte gezielt Pollen ein. Kleinere Falter schlüpfen häufig direkt am Blütenkelch zwischen den Filamenten hindurch, ohne überhaupt in die Nähe der Staubbeutel gekommen zu sein. Dieses Verhalten stellte bei den Ameisen sogar den Regelfall dar; nur eine Ameise berührte während der Scans die Staubbeutel. Außer den Schwärmern und den Flughunden schieden alle anderen erfassten Blütenbesucher als Bestäuber aus, da die Übertragung von Pollen auf die Narbe aufgrund der fehlenden Berührung derselben nicht stattfinden konnte.

### 3.2.2. Fang des Besucherspektrums

Die Zusammensetzung der Taxa an den beprobten *Sonneratia caseolaris*-Blüten (n=72) unterschied sich von der des „all animal scan samplings“ (Abb. 5 & 6). Zusätzlich zu den bereits durch die Beobachtung erfassten Taxa wurden noch Coleoptera, Hemiptera und Araneida erfasst. Diese drei Taxa waren während der Beobachtung nie auf den Blüten erfasst worden. Bei den in großer Zahl gefundenen Dipteren handelte es sich um die gleiche Form, die bereits bei den Scans in viel geringerer Zahl beobachtet werden konnte. Die Dipteren saßen vornehmlich im Blüteninneren und waren deshalb beim „all animal scan sampling“ nicht erfasst worden.



**Abb. 5:** Anteil der Blüten von *Sonneratia caseolaris*, an denen die nachgewiesenen Taxa vertreten waren. Ergebnisse aus den Blütenbeprobungen; n=72 Blüten. Die Abkürzungen bedeuten: Lep: Lepidoptera, Dip: Diptera, Hym: Hymenoptera, Plan: Planipennia, Col: Coleoptera, Hemi: Hemiptera, Ara: Araneida. Die Darstellung gibt die Zusammenfassung auf Ordnungsniveau wieder.

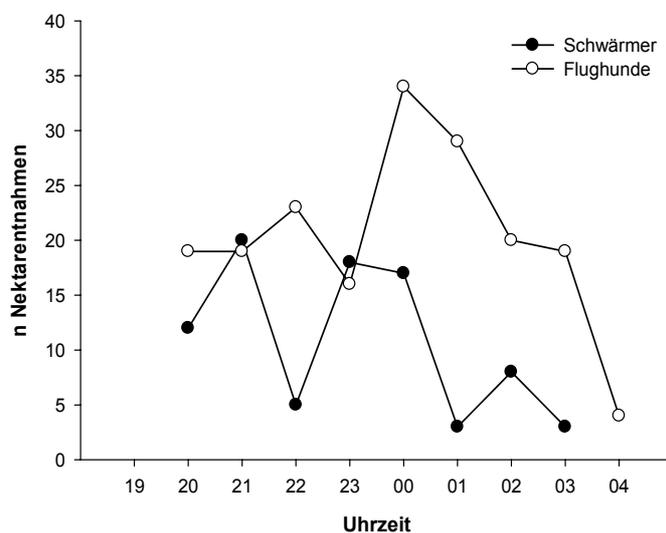


**Abb. 6:** Anzahl der an den Blüten von *Sonneratia caseolaris* nachgewiesenen Besucher. Ergebnisse aus den Blütenbeprobungen; n=72 Blüten. Die Abkürzungen bedeuten: Lep: Lepidoptera, Dip: Diptera, Hym: Hymenoptera, Plan: Planipennia, Col: Coleoptera, Hemi: Hemiptera, Ara: Araneida. Die Darstellung gibt die Zusammenfassung auf Ordnungsniveau wieder.

### 3.2.3. Videoaufzeichnung des Besucherspektrums

Im Januar 2003 wurden in insgesamt 6 Nächten Videoaufzeichnungen des Besucherspektrums an *Sonneratia*-Blüten vorgenommen. Die Aufnahmedauer erstreckte sich über die gesamte Blühdauer der jeweiligen Blüte. Die Gesamtlänge des aufgezeichneten Videomaterials betrug 53,4 h. Alle gefilmten Blüten wurden von Flughunden besucht. Insgesamt wurden 183 Landungen von nektarivoren Flughunden erfasst (mittlere Anzahl Landungen pro Blüte und Nacht:  $30,5 \pm 16,6$ ;  $n=6$  Nächte, Minimum: 16 Landungen, Abb. 7); alle Landungen waren von *Macroglossus minimus*, es wurde keine Landung von *Eonycteris spelaea* nachgewiesen. Die weiteren Ergebnisse der Videoaufzeichnungen des Verhaltens nektarivorer Flughunde an *Sonneratia caseolaris* werden in Kap. 3 dargestellt.

An allen gefilmten Blüten zusammengenommen wurden 86 Nektarentnahmen von Schwärmern erfasst (mittlere Anzahl Blütenbesuche pro Blüte und Nacht:  $14,3 \pm 11,4$ ;  $n=6$  Nächte, Abb. 7). Eine Blüte wurde überhaupt nicht von Schwärmern besucht, an einer weiteren wurden nur 3 Schwärmerbesuche während der gesamten Nacht registriert.



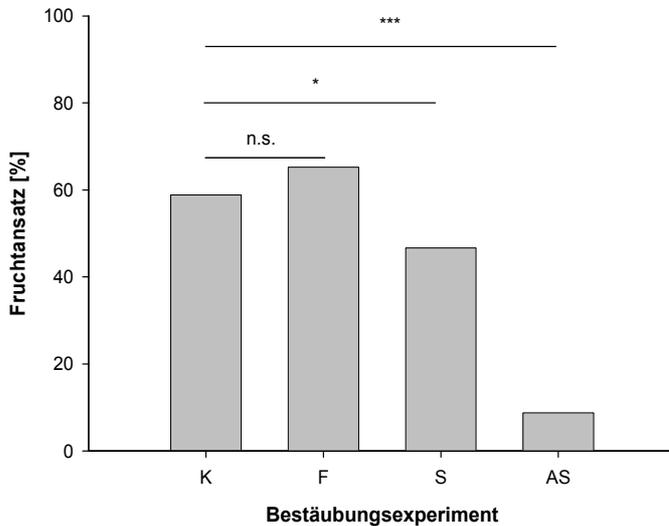
**Abb. 7:** Summe aller über die Videoaufzeichnung an *Sonneratia caseolaris* erfassten Blütenbesuchereignisse von nektarivoren Flughunden und Schwärmern.  $N=6$  Nächte,  $n=6$  Blüten. Berücksichtigt wurden nur echte Nektarentnahmen (Flughunde: Landungen auf Blüten, Schwärmer: Schwirflüge vor Blüten). Stündlicher Auftrag der Ereignisse. Gesamtdauer der Videoaufzeichnungen: 53,4 h.

## 3.3. Bestäubungsexperimente

### 3.3.1. Fruchtansatz

In den Jahren 1998 und 2002 wurden insgesamt 554 Blüten von *Sonneratia caseolaris* für die Bestäubungsexperimente markiert. Dabei entfielen auf die Kontrollgruppe (K) 253 Blüten (45,7 % aller Blüten), auf die Gruppe Fremdbestäubt (F) 118 Blüten (21,3 %), auf die Gruppe Selbstbestäubt (S) 103 Blüten (18,6 %) und auf die Gruppe Spontane Autogamie (AS) 80 Blüten (14,4 %). Alle ausgereiften Früchte, die aus den Bestäubungsexperimenten hervorgegangen waren, wurden als Fruchtansatz gewertet. In Kampong Kuantan hatte *Sonneratia caseolaris* in der Gruppe K einen relativen Fruchtansatz von 58,9 % (Abb. 8). Die Gruppe F hatte einen relativen Fruchtansatz von 65,2 %, der keinen signifikanten Unterschied zur Kontrollgruppe aufwies (Chi-Quadrat-Test mit Yates-Korrektur,  $df=1$ ,  $\chi^2=1,08$ ,  $p>0,05$ ). Verhüllte und selbstbestäubte Blüten von *Sonneratia caseolaris* (S) hatten einen relativen Fruchtansatz von 46,6 %; dies zeigte, dass *Sonneratia caseolaris* in Kampong Kuantan selbstkompatibel war. Der relative Fruchtansatz in Gruppe S war dennoch signifikant geringer als der Fruchtansatz der Gruppe K (Chi-Quadrat-Test mit Yates-Korrektur,  $df=1$ ,  $\chi^2=3,95$ ,  $p<0,05$ ). Die Gruppe AS bildete nur sehr wenige Früchte aus (8,8 %); der Unterschied zum Fruchtansatz der Gruppe K war höchst

signifikant (Chi-Quadrat-Test mit Yates-Korrektur,  $df=1$ ,  $\chi^2=59,06$ ,  $p<0,00001$ ). Die Pflanzen konnten also unter experimentellen Bedingungen auch unter Ausschluss von Bestäubern autogam Früchte ausbilden; deren Zahl blieb jedoch sehr gering.



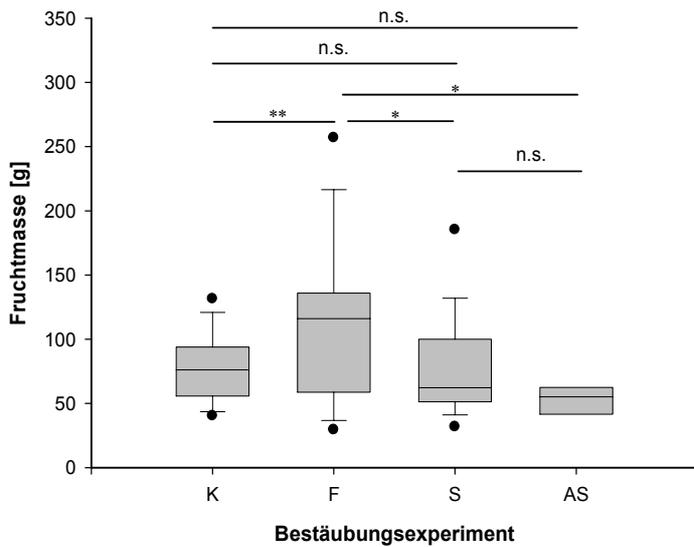
**Abb. 8:** Fruchtausatz in den einzelnen Bestäubungsgruppen. Dargestellt ist die prozentuale Ausbildung von ausgereiften Früchten; Bezugsgröße sind die in die Bestäubungsgruppen eingeschlossenen Blüten (100 %). K: Kontrollgruppe (unverhüllt, nicht emaskuliert),  $n=253$  Blüten; F: Fremdbestäubt (emaskuliert, verhüllt, fremdbestäubt),  $n=118$  Blüten; S: Selbstbestäubt (verhüllt, selbstbestäubt),  $n=103$  Blüten; AS: spontane Autogamie (verhüllt, unbehandelt),  $n=80$  Blüten. n.s.: nicht signifikant, \*:  $p<0,05$ , \*\*\*:  $p<0,001$ .

### 3.3.2. Fruchtmaße und Samenzahlen

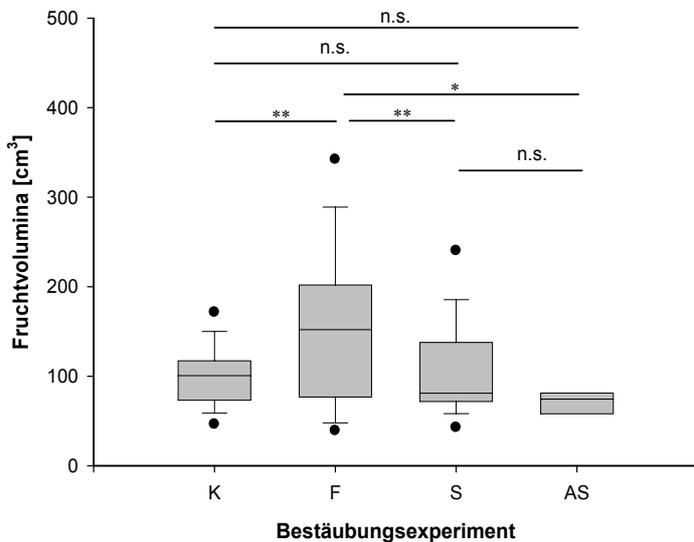
127 Früchte, die aus den Bestäubungsexperimenten hervorgegangen waren, konnten eingesammelt, vermessen und gewogen werden. Aus ihnen wurden insgesamt 259073 Samen gewonnen, die pro Frucht getrocknet, gezählt und gewogen wurden (Übersicht über die Früchte aus den Bestäubungsgruppen in Tab. 1). Die durchschnittliche Dauer der Fruchtreife vom Tag des Bestäubungsexperiments bis zum Abfallen der Frucht betrug  $51,4 \pm 2,9$  d ( $n=127$ ). Die Reifungsdauer der Früchte aus den verschiedenen Gruppen unterschieden sich nicht signifikant (One-Way ANOVA,  $F_{3,123}=1,619$ ,  $p>0,05$ ).

**Tab. 1:** Übersicht über die Früchte aus den Bestäubungsexperimenten. K: Kontrollgruppe (unverhüllt, nicht emaskuliert), F: Fremdbestäubt (emaskuliert, verhüllt, fremdbestäubt), S: Selbstbestäubt (verhüllt, selbstbestäubt), AS: spontane Autogamie (verhüllt, unbehandelt). SD: Standardabweichung

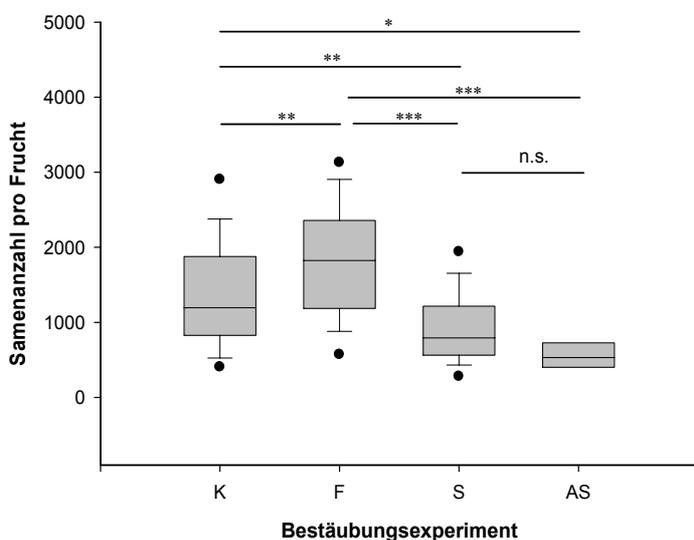
Gruppe	Parameter	n	Mittelwert	SD	Minimum	Maximum
K	Masse [g]	50	78,8	27,2	34,4	156,0
	Volumen [cm <sup>3</sup> ]	44	100,4	36,7	40,5	225,1
	Samenzahl pro Frucht	49	1374,4	711,0	328	3165
	Samenmasse [g]	49	0,005	0,003	0,002	0,015
F	Masse [g]	33	113,3	66,2	19,8	325,1
	Volumen [cm <sup>3</sup> ]	32	155,0	89,9	27,3	419,6
	Samenzahl pro Frucht	35	1844,7	722,8	475	3208
	Samenmasse [g]	35	0,005	0,002	0,002	0,011
S	Masse [g]	31	79,0	43,1	20,8	242,0
	Volumen [cm <sup>3</sup> ]	31	105,3	55,3	29,6	299,8
	Samenzahl pro Frucht	34	910,8	463,8	187	2123
	Samenmasse [g]	34	0,006	0,003	0,002	0,015
AS	Masse [g]	6	53,8	12,8	36,9	73,2
	Volumen [cm <sup>3</sup> ]	6	71,9	14,8	51,2	93,8
	Samenzahl pro Frucht	6	554,3	211,8	264	872
	Samenmasse [g]	6	0,006	0,001	0,005	0,008



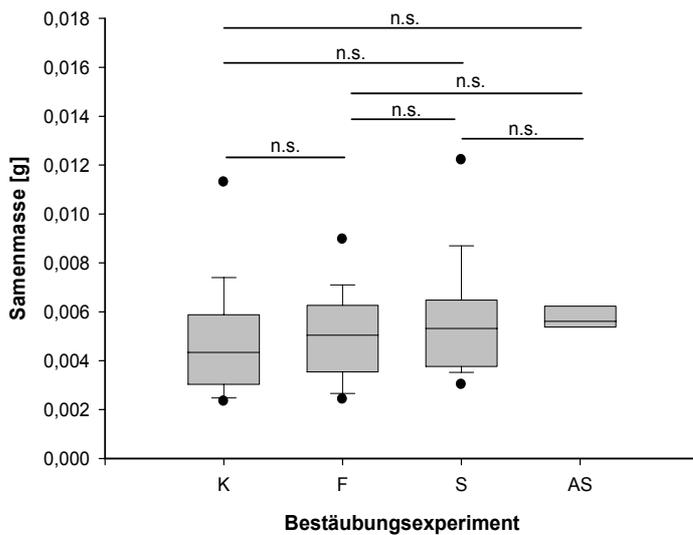
**Abb. 9:** Fruchtmassen in den einzelnen Bestäubungsgruppen. In die Darstellung wurden nur Früchte einbezogen, deren Reifegrad eine fehlerfreie Bestimmung der Masse ermöglichte. K: Kontrollgruppe (unverhüllt, nicht emaskuliert), F: Fremdbestäubt (emaskuliert, verhüllt, fremdbestäubt), S: Selbstbestäubt (verhüllt, selbstbestäubt), AS: spontane Autogamie (verhüllt, unbehandelt). Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil. n.s.: nicht signifikant, \*:  $p < 0,05$ , \*\*:  $p < 0,01$ . Angaben zur Anzahl der Früchte in den einzelnen Gruppen in Tab. 1.



**Abb. 10:** Fruchtvolumina in den einzelnen Bestäubungsgruppen. Zur Berechnung des Fruchtvolumens wurde näherungsweise angenommen, dass es sich bei der Fruchtform um einen Zylinder handelt ( $V = \pi r^2 h$ ). In die Darstellung wurden nur Früchte einbezogen, deren Reifegrad eine fehlerfreie Größenmessung ermöglichte. K: Kontrollgruppe (unverhüllt, nicht emaskuliert), F: Fremdbestäubt (emaskuliert, verhüllt, fremdbestäubt), S: Selbstbestäubt (verhüllt, selbstbestäubt), AS: spontane Autogamie (verhüllt, unbehandelt). Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil. n.s.: nicht signifikant, \*:  $p < 0,05$ , \*\*:  $p < 0,01$ . Angaben zur Anzahl der Früchte in den einzelnen Gruppen in Tab. 1.



**Abb. 11:** Samenanzahl der Früchte in den einzelnen Bestäubungsgruppen. In die Darstellung wurden alle vollständigen Früchte einbezogen. K: Kontrollgruppe (unverhüllt, nicht emaskuliert), F: Fremdbestäubt (emaskuliert, verhüllt, fremdbestäubt), S: Selbstbestäubt (verhüllt, selbstbestäubt), AS: spontane Autogamie (verhüllt, unbehandelt). Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil. n.s.: nicht signifikant, \*:  $p < 0,05$ , \*\*:  $p < 0,01$ , \*\*\*:  $p < 0,001$ . Angaben zur Anzahl der Früchte in den einzelnen Gruppen in Tab. 1.



**Abb. 12:** Samenmassen (Trockenmasse) der Früchte in den einzelnen Bestäubungsgruppen. In die Darstellung wurden alle vollständigen Früchte einbezogen. K: Kontrollgruppe (unverhüllt, nicht emaskuliert), F: Fremdbestäubt (emaskuliert, verhüllt, fremdbestäubt), S: Selbstbestäubt (verhüllt, selbstbestäubt), AS: spontane Autogamie (verhüllt, unbehandelt). Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil. n.s.: nicht signifikant. Angaben zur Anzahl der Früchte in den einzelnen Gruppen in Tab. 1.

Die verschiedenen Bestäubungsgruppen unterschieden sich hinsichtlich der Fruchtmassen hoch signifikant (One-Way ANOVA,  $F_{3,116}=5,788$ ,  $p=0,001$ ; Abb. 9 und Tab. 2) und hinsichtlich der Fruchtvolumina sowie Samenzahlen pro Frucht höchst signifikant (One-Way ANOVA,  $F_{3,109}=6,770$ ,  $p=0,0003$ ; Abb. 10 und Tab. 3 sowie One-Way ANOVA,  $F_{3,120}=15,349$ ,  $p<0,00001$ ; Abb. 11 und Tab. 4). Wie schon bei dem relativen Fruchtansatz waren es die Früchte aus der Gruppe F, die im Mittel die höchsten Messwerte erzielten. Sowohl bezüglich der Masse, des Volumens als auch der Samenzahl pro Frucht bestanden signifikante Unterschiede der Früchte der Gruppe F zu den Früchten aller anderen Gruppen, also auch zu jenen der Kontrollgruppe.

Die Kontrollgruppe wies weder bezüglich der Masse noch des Volumens der Früchte signifikante Unterschiede zu den Gruppen S und AS auf. Allerdings bestanden bezüglich der Samenanzahlen sowohl zwischen der Kontrollgruppe und den Gruppen S und AS als auch zwischen K und F zum Teil hoch signifikante Unterschiede (Abb. 11 und Tab. 4). Sehr deutlich waren die Unterschiede der Fruchtmassen, der Fruchtvolumina und der Samenanzahl pro Frucht zwischen der Gruppe F und den Gruppen S und AS: Die Früchte der Gruppen S und AS waren deutlich leichter und kleiner und enthielten zudem viel weniger Samen als die Früchte der Gruppe F. Die Samenmassen der Bestäubungsgruppen (Abb. 12) unterschieden sich nicht signifikant voneinander (One-Way ANOVA,  $F_{3,120}=1,216$ ,  $p>0,05$ ; s. Tab. 5).

**Tab. 2:** Vergleich der Fruchtmassen [g] aus den verschiedenen Bestäubungsgruppen. K: Kontrollgruppe (unverhüllt, nicht emaskuliert), F: Fremdbestäubt (emaskuliert, verhüllt, fremdbestäubt), S: Selbstbestäubt (verhüllt, selbstbestäubt), AS: spontane Autogamie (verhüllt, unbehandelt). Ergebnisse einer One-Way ANOVA mit Bonferroni-Korrektur. SF: Standardfehler

Parameter	Wert	SF	p	95 % Konfidenzintervall	
K vs. F	-34,5372	10,0455	<0,01	-61,5020	-7,5724
K vs. S	-0,2353	10,2389	>0,05	-27,7191	27,2484
K vs. AS	25,0015	19,3512	>0,05	-26,9423	76,9453
F vs. S	34,3019	11,2028	<0,05	4,2305	64,3732
F vs. AS	59,5387	19,8781	<0,05	6,1806	112,8969
S vs. AS	25,2368	19,9765	>0,05	-28,3853	78,8591

**Tab. 3:** Vergleich der Fruchtvolumina [ $\text{cm}^3$ ] aus den verschiedenen Bestäubungsgruppen. K: Kontrollgruppe (unverhüllt, nicht emaskuliert), F: Fremdbestäubt (emaskuliert, verhüllt, fremdbestäubt), S: Selbstbestäubt (verhüllt, selbstbestäubt), AS: spontane Autogamie (verhüllt, unbehandelt). Ergebnisse einer One-Way ANOVA mit Bonferroni-Korrektur. SF: Standardfehler

Parameter	Wert	SF	p	95 % Konfidenzintervall	
K vs. F	-54,6637	14,0956	<0,01	-92,5423	-16,7850
K vs. S	-4,8955	14,2267	>0,05	-43,1263	33,3352
K vs. AS	28,5166	26,4036	>0,05	-42,4367	99,4699
F vs. S	49,7681	15,2895	<0,01	8,6812	90,8551
F vs. AS	83,1802	26,9911	<0,05	10,6481	155,7124
S vs. AS	33,4121	27,0598	>0,05	-39,3045	106,1288

**Tab. 4:** Vergleich der Samenanzahl pro Frucht aus den verschiedenen Bestäubungsgruppen. K: Kontrollgruppe (unverhüllt, nicht emaskuliert), F: Fremdbestäubt (emaskuliert, verhüllt, fremdbestäubt), S: Selbstbestäubt (verhüllt, selbstbestäubt), AS: spontane Autogamie (verhüllt, unbehandelt). Ergebnisse einer One-Way ANOVA mit Bonferroni-Korrektur. SF: Standardfehler

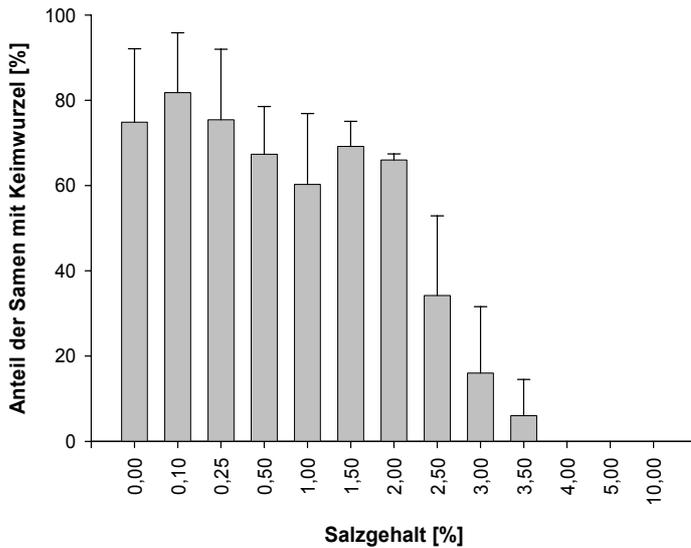
Parameter	Wert	SF	p	95 % Konfidenzintervall	
K vs. F	-470,2286	141,9292	<0,01	-850,9819	-89,4753
K vs. S	463,6050	143,1415	<0,01	79,5994	847,6107
K vs. AS	820,0952	277,3779	<0,05	75,9738	1564,2166
F vs. S	933,8336	154,4241	<0,00001	519,5601	1348,1071
F vs. AS	1290,3238	283,3651	<0,0001	530,1404	2050,5072
S vs. AS	356,4902	283,9743	>0,05	-405,3274	1118,3078

**Tab. 5:** Vergleich der Samenmassen [g] aus den verschiedenen Bestäubungsgruppen. K: Kontrollgruppe (unverhüllt, nicht emaskuliert), F: Fremdbestäubt (emaskuliert, verhüllt, fremdbestäubt), S: Selbstbestäubt (verhüllt, selbstbestäubt), AS: spontane Autogamie (verhüllt, unbehandelt). Ergebnisse einer One-Way ANOVA mit Bonferroni-Korrektur. SF: Standardfehler

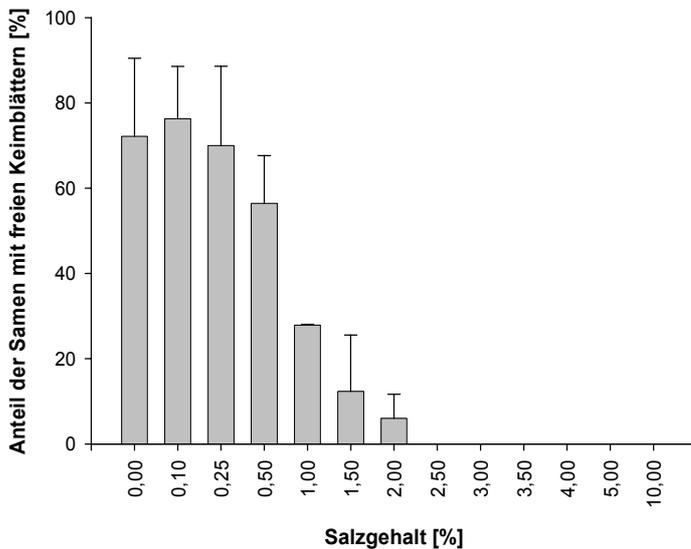
Parameter	Wert	SF	p	95 % Konfidenzintervall	
K vs. F	-0,0002	0,0005	>0,05	-0,0016	0,0012
K vs. S	-0,0009	0,0005	>0,05	-0,0023	0,0005
K vs. AS	-0,0010	0,0010	>0,05	-0,0037	0,0017
F vs. S	0,0002	0,0005	>0,05	-0,0012	0,0016
F vs. AS	-0,0007	0,0006	>0,05	-0,0022	0,0008
S vs. AS	-0,0001	0,0010	>0,05	-0,0029	0,0026

### 3.4. Bestimmung des idealen Keimungsmilieus

Zur Bestimmung des für die Auskeimung der Samen von *Sonneratia caseolaris* idealen Salzgehaltes wurden in Kampong Kuantan 28 Früchte eingesammelt, die unter natürlichen Bestäubungsbedingungen entstanden waren. Die mittlere Dauer der Versuchsreihen betrug  $867 \pm 20$  h ( $n=28$ ) bzw. 36,1 d. Der Keimungsverlauf in den 13 Versuchsreihen wies bezüglich der Zeitpunkte des Erscheinens der Keimwurzel („Keimungsrate“, Abb. 13) und des Freiwerdens der Keimblätter (Abb. 14) in den einzelnen Gruppen deutliche Unterschiede auf: Die höchste Keimungsrate (Ausbildung einer Keimwurzel) lag bei einem Salzgehalt von 0,1 %. Der Vergleich der Keimungsraten der Gruppe 0,1 % mit allen anderen Gruppen ergab signifikante Unterschiede zu allen Gruppen mit Salzkonzentrationen über 2,0 % (One-Way ANOVA,  $F_{12,17}=13,614$ ,  $p<0,00001$ ; Tab. 6). Noch deutlicher waren die Unterschiede zwischen der Gruppe 0,1 % und allen anderen Gruppen hinsichtlich des Freiwerdens beider Keimblätter (One-Way ANOVA,  $F_{12,17}=26,029$ ,  $p<0,00001$ ; Tab. 7). Hierbei ergaben sich bereits ab einem Salzgehalt über 0,5 % signifikante Unterschiede zu der Gruppe 0,1 %. Ab einem Salzgehalt von 2,5 % wurden keine Keimblätter mehr frei, ab 4,0 % Salzkonzentration fand überhaupt keine Keimung mehr statt.



**Abb. 13:** Keimungsraten der Samen von *Sonneratia caseolaris*. Als gekeimt wurde ein Same gewertet, wenn er die Keimwurzel ausgebildet hatte. N=2727 Samen aus 28 Früchten. Angegeben sind die Ergebnisse in Prozent aller pro Salzkonzentration angesetzten Samen.



**Abb. 14:** Anteil der Samen von *Sonneratia caseolaris*, bei denen beide Keimblätter frei geworden sind. N=2727 Samen aus 28 Früchten. Angegeben sind die Ergebnisse in Prozent aller pro Salzkonzentration angesetzten Samen.

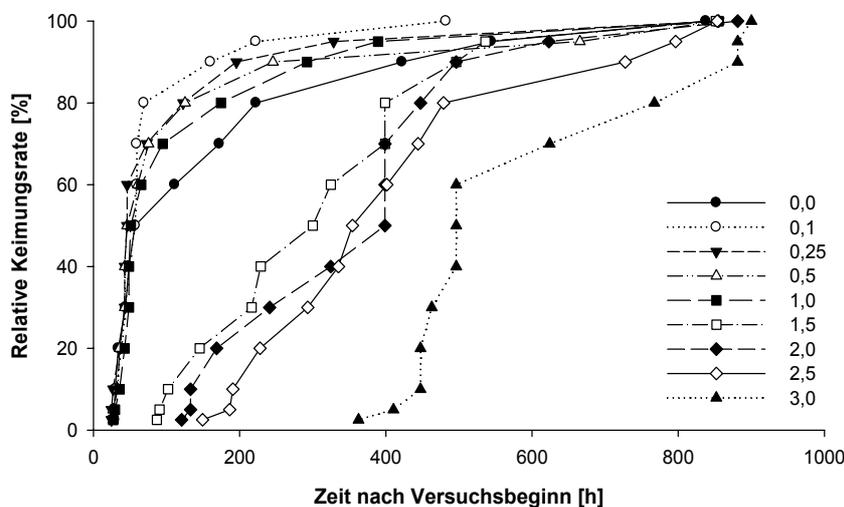
Aus der Darstellung des zeitlichen Keimungsverlaufes (Abb. 15) geht hervor, dass die Samen mit zunehmendem Salzgehalt des Wassers nicht nur eine deutlich schlechtere Keimungsrate hatten, sondern dass sie auch wesentlich länger zur Auskeimung brauchten. Während in der Gruppe 0,1 % 80 % der bis Versuchsende gekeimten Samen nach 69 h (2,9 d) Keimwurzeln ausgebildet hatten, dauerte dies bei 3,0 % Salzgehalt mit 767 h (32,0 d) mehr als 10 Mal so lange. Dieser große Unterschied verringerte sich bis zum Versuchsende, war aber immer noch deutlich (0,1 %: 482 h, 3,0 %: 900 h). 95 % der bis Versuchsende gekeimten Samen der Versuchsreihe 0,1 % brachten die Keimwurzel in weniger als 10 d hervor (222 h, 9,25 d), während zu diesem Zeitpunkt in der Versuchsreihe 3,0 % noch kein einziger Samen gekeimt war.

**Tab. 6:** Vergleich der Keimungsraten (sichtbare Keimwurzel) der Samen von *Sonneratia caseolaris* in Wasser mit verschiedenen Salzkonzentrationen [%]. Dargestellt sind die Ergebnisse des Vergleichs der Versuchsreihe 0,1 % mit allen anderen Versuchsreihen. Ergebnisse einer One-Way ANOVA mit Bonferroni-Korrektur. SF: Standardfehler

Parameter	Wert	SF	p	95 % Konfidenzintervall	
0,1 vs. 0,0	-6,9700	10,9583	>0,05	-52,673	38,733
0,1 vs. 0,25	-0,5864	12,2517	>0,05	-51,684	50,511
0,1 vs. 0,5	7,5140	12,2517	>0,05	-43,583	58,611
0,1 vs. 1,0	14,5833	12,2517	>0,05	-36,514	65,681
0,1 vs. 1,5	5,6741	12,2517	>0,05	-45,423	56,771
0,1 vs. 2,0	8,8407	12,2517	>0,05	-42,257	59,938
0,1 vs. 2,5	40,6741	10,2505	>0,05	-2,077	83,425
0,1 vs. 3,0	58,8407	12,2517	>0,05	7,743	109,938
0,1 vs. 3,5	68,8407	12,2517	<0,01	17,743	119,938
0,1 vs. 4,0	74,8407	12,2517	<0,001	23,743	125,938
0,1 vs. 5,0	74,8407	12,2517	<0,001	23,743	125,938
0,1 vs. 10,0	74,8407	12,2517	<0,001	23,743	125,938

**Tab. 7:** Vergleich des Anteils der frei gewordenen Keimblätter der Samen von *Sonneratia caseolaris* in verschiedenen Salzkonzentrationen [%]. Dargestellt sind die Ergebnisse des Vergleichs der Versuchsreihe 0,1 % mit allen anderen Versuchsreihen. Ergebnisse einer One-Way ANOVA mit Bonferroni-Korrektur. SF: Standardfehler

Parameter	Wert	SF	p	95 % Konfidenzintervall	
0,1 vs. 0,0	-4,1253	8,0479	>0,05	-37,690	29,440
0,1 vs. 0,25	2,1441	8,9979	>0,05	-35,382	39,671
0,1 vs. 0,5	15,7240	8,9979	>0,05	-21,803	53,251
0,1 vs. 1,0	44,2983	8,9979	=0,01	6,772	81,825
0,1 vs. 1,5	59,8263	8,9979	<0,001	22,300	97,353
0,1 vs. 2,0	66,1597	8,9979	<0,0001	28,633	103,686
0,1 vs. 2,5	72,1597	7,5281	<0,00001	40,763	103,557
0,1 vs. 3,0	72,1597	8,9979	=0,00003	34,633	109,686
0,1 vs. 3,5	72,1597	8,9979	=0,00003	34,633	109,686
0,1 vs. 4,0	72,1597	8,9979	=0,00003	34,633	109,686
0,1 vs. 5,0	72,1597	8,9979	=0,00003	34,633	109,686
0,1 vs. 10,0	72,1597	8,9979	=0,00003	34,633	109,686



**Abb. 15:** Keimungsgeschwindigkeit und Keimungsdauer der Samen von *Sonneratia caseolaris* in verschiedenen Salzkonzentrationen [%]. N=2727 Samen aus 28 Früchten. Darstellung der Versuchsreihen nur bis zu einem Salzgehalt einschließlich 3,0 %. Als gekeimt wurde ein Same gewertet, wenn er die Keimwurzel ausgebildet hatte. Prozentual-additive Darstellung; Bezugsbasis ist die in den jeweiligen Salzkonzentrationen gekeimte Samenanzahl (100%). Angaben in Legende: [% Salzgehalt].

### 3.5. Samenqualität: Keimungsraten

Die Samen aus den Früchten der verschiedenen Bestäubungsgruppen (n=60 Samen je Frucht, n=112 Früchte; Gesamt: n=6720 Samen) wurden in mit zur Hälfte mit Wasser des Salzgehaltes 0,1 % befüllten Petrischalen zur Keimung angesetzt. Die Zahl der Versuchsreihen entsprach der Anzahl der Früchte und verteilte sich wie folgt auf die 4 Bestäubungsgruppen: K: 48, F: 29, S: 29 und AS 6 Versuchsreihen à 6 Petrischalen. Die Dauer der Keimungsexperimente betrug im Mittel  $1161 \pm 38$  h (n=112) oder 48,4 d.

Wie schon zuvor bei den Parametern Fruchtmasse, Fruchtvolumen und Samenzahl unterschieden sich auch die Keimungsraten der Samen aus den verschiedenen Bestäubungsgruppen (Abb. 16 und 17) deutlich. Die Unterschiede der Gruppen bezüglich der Keimfähigkeit (Ausbildung einer Keimwurzel, Farbtafel 2) sowie der Ausbildung freier Keimblätter waren höchst signifikant (One-Way ANOVA,  $F_{3,108}=8,010$ ,  $p<0,0001$ ; Tab. 8 sowie One-Way ANOVA,  $F_{3,108}=8,825$ ,  $p<0,0001$ ; Tab. 9). Besonders deutlich waren diese Unterschiede erneut zwischen der Gruppe F und den Gruppen S und AS.

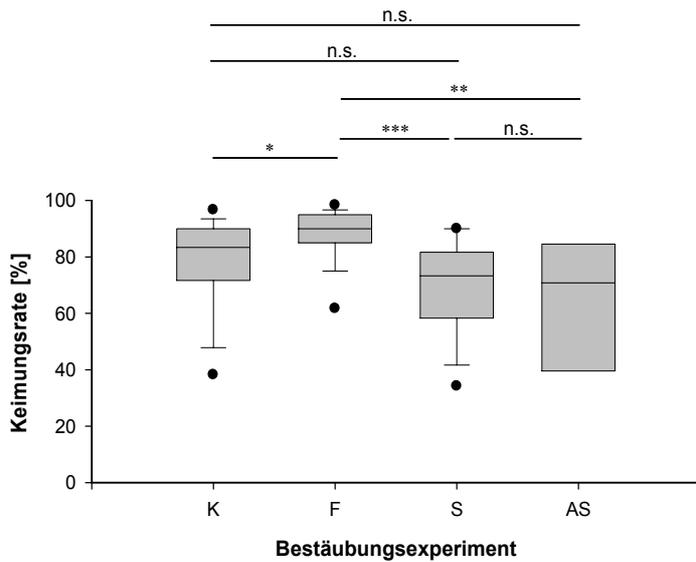
**Tab. 8:** Vergleich der Keimungsraten (gemessen an sichtbaren Keimwurzeln) der Samen von *Sonneratia caseolaris* aus den verschiedenen Bestäubungsgruppen. K: Kontrollgruppe (unverhüllt, nicht emaskuliert), F: Fremdbestäubt (emaskuliert, verhüllt, fremdbestäubt), S: Selbstbestäubt (verhüllt, selbstbestäubt), AS: spontane Autogamie (verhüllt, unbehandelt). Ergebnisse einer One-Way ANOVA mit Bonferroni-Korrektur. SF: Standardfehler

Parameter	Wert	SF	p	95 % Konfidenzintervall	
K vs. F	-10,1830	3,7258	<0,05	-20,1968	-0,1691
K vs. S	8,4320	3,7258	>0,05	-1,5819	18,4459
K vs. AS	12,6944	6,8595	>0,05	-5,7420	31,1309
F vs. S	18,6149	4,1601	<0,05	7,4336	29,7962
F vs. AS	22,8774	7,1048	<0,01	3,7817	41,9731
S vs. AS	4,2625	7,1048	>0,05	-14,8333	23,3582

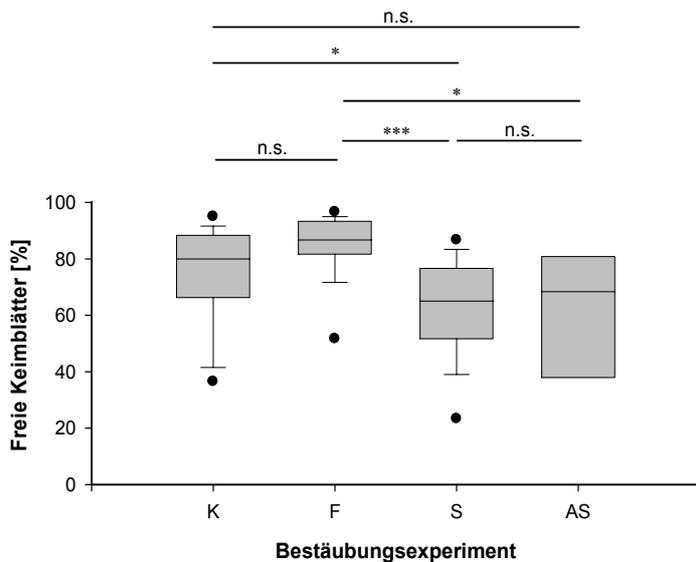
**Tab. 9:** Vergleich der Keimungsraten (gemessen an freien Keimblättern) der Samen von *Sonneratia caseolaris* aus den verschiedenen Bestäubungsgruppen. K: Kontrollgruppe (unverhüllt, nicht emaskuliert), F: Fremdbestäubt (emaskuliert, verhüllt, fremdbestäubt), S: Selbstbestäubt (verhüllt, selbstbestäubt), AS: spontane Autogamie (verhüllt, unbehandelt). Ergebnisse einer One-Way ANOVA mit Bonferroni-Korrektur. SF: Standardfehler

Parameter	Wert	SF	p	95 % Konfidenzintervall	
K vs. F	-10,6351	4,0753	>0,05	-21,5885	0,3183
K vs. S	11,6408	4,0753	<0,05	0,6874	22,5942
K vs. AS	11,7500	7,5031	>0,05	-8,4162	31,9162
F vs. S	22,2759	4,5505	<0,0001	10,0455	34,5062
F vs. AS	22,3851	7,7714	<0,05	1,4977	43,2724
S vs. AS	0,1092	7,7714	>0,05	-20,7781	20,9965

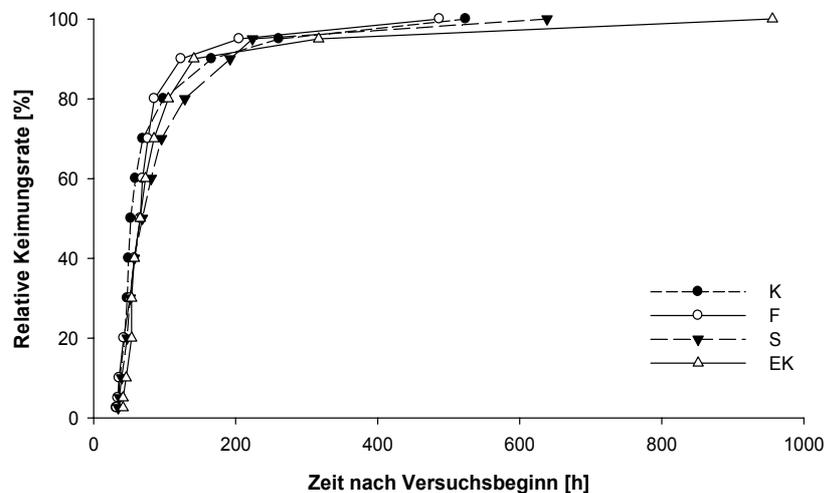
Bis zu dem Zeitpunkt, an welchem 50 % aller bis Versuchsende gekeimten Samen eine Keimwurzel ausgebildet hatten, zeigten sich keine deutlichen Unterschiede im Keimungsverlauf der Versuchsgruppen (im Mittel: K: 52 h, F: 66 h, S: 68 h, AS: 65 h; Abb. 18). Mit ansteigender relativer Keimungsrate traten jedoch deutliche Unterschiede auf. So dauerte es bei der Gruppe AS mit 955 h (39,8 d) rund doppelt so lange bis zum Erreichen von 100 % relativer Keimung wie bei der Gruppe F, in welcher diese Keimungsrate bereits nach 487 h (20,3 d) erreicht wurde.



**Abb. 16:** Keimungsrate der Samen von *Sonneratia caseolaris* aus den Früchten der einzelnen Bestäubungsgruppen. Als gekeimt wurde ein Same gewertet, wenn er die Keimwurzel ausgebildet hatte. K: Kontrollgruppe (unverhüllt, nicht emaskuliert), n=2880 Samen; F: Fremdbestäubt (emaskuliert, verhüllt, fremdbestäubt), n=1740 Samen; S: Selbstbestäubt (verhüllt, selbstbestäubt), n=1740 Samen; AS: spontane Autogamie (verhüllt, unbehandelt); n=360 Samen. Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil. n.s.: nicht signifikant, \*: p<0,05, \*\*: p<0,01, \*\*\*: p<0,001.



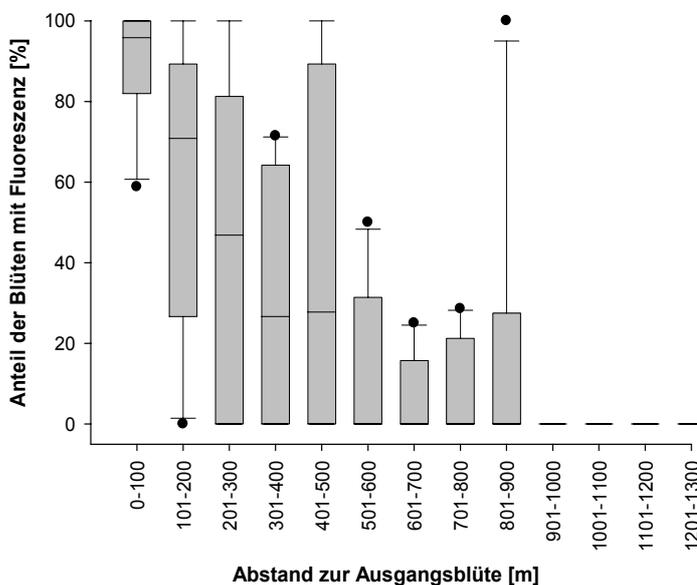
**Abb. 17:** Anteil der Samen von *Sonneratia caseolaris*, bei denen beide Keimblätter frei geworden sind. Die Samen stammten aus den Früchten der einzelnen Bestäubungsgruppen. K: Kontrollgruppe (unverhüllt, nicht emaskuliert); n=2880 Samen; F: Fremdbestäubt (emaskuliert, verhüllt, fremdbestäubt), n=1740 Samen; S: Selbstbestäubt (verhüllt, selbstbestäubt), n=1740 Samen; AS: spontane Autogamie (verhüllt, unbehandelt); n=360 Samen. Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil. n.s.: nicht signifikant, \*: p<0,05, \*\*\*: p<0,001.



**Abb. 18:** Keimungsgeschwindigkeit und -dauer der Samen von *Sonneratia caseolaris* aus den Früchten der verschiedenen Bestäubungsgruppen. Als gekeimt wurde ein Same gewertet, wenn er die Keimwurzel ausgebildet hatte. Prozentual-additive Darstellung; Bezugsbasis ist die in den jeweiligen Versuchsreihen gekeimte Samenzahl (100%). Angaben in Legende: K: Kontrollgruppe, F: Fremdbestäubt, S: Selbstbestäubt, AS: spontane Autogamie.

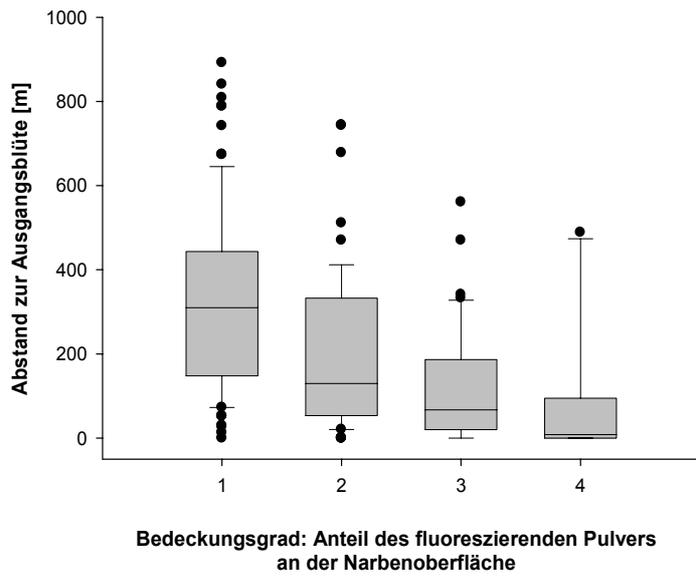
### 3.6. Intraspezifischer Pollentransfer im natürlichen Habitat

Um den experimentellen Nachweis über die Pollenverfrachtungsdistanzen an *Sonneratia caseolaris* in Kampong Kuantan zu erbringen, wurden in den Nachmittagsstunden vor den Versuchsnächten (n=3) entlang des Flussabschnittes im Untersuchungsgebiet insgesamt 162 Blüten mit nummeriertem Klebeband markiert („Empfängerblüten“). Nach Einbruch der Nacht und Öffnung der Blüten wurden in der ersten Nacht 2 Blüten, in der zweiten und dritten Versuchsnacht jeweils 4 Blüten mit jeweils einem andersfarbigen, fluoreszenzmikroskopisch zuverlässig unterscheidbaren, fluoreszierenden Pulver markiert („Ausgangsblüten“, Farbtafel 2). Hieraus ergaben sich insgesamt 536 mögliche Paarungen einer Ausgangsblüte zu einer der markierten Empfängerblüten. Dabei betrug die maximale Entfernung einer Ausgangsblüte zu einer der Empfängerblüten 1144 m, der minimale Abstand betrug 0,5 m. In allen Versuchsreihen konnte das fluoreszierende Pulver in einer mit der Distanz zur Ausgangsblüte abnehmenden Wahrscheinlichkeit nachgewiesen werden. Die maximale Entfernung des Fluoreszenznachweises auf der Narbe einer markierten *Sonneratia*-Blüte zur Ausgangsblüte betrug 892 m. Einen Überblick über die entfernungsabhängigen Fluoreszenznachweise auf den Blütenstempeln gibt Abb. 19. Der Anteil der positiv auf Fluoreszenz getesteten Blüten (unabhängig von der Entfernung, die Ausgangsblüten ausgenommen) lag bei 39,2 % aller markierten Blüten. Im Mittel aller 10 Versuchsreihen konnte auf 89,6 % der Blütennarben innerhalb eines Radius von 100 m um die jeweilige Ausgangsblüte Fluoreszenz nachgewiesen werden. Bei Blüten, die innerhalb eines Radius von 200 m um die jeweilige Ausgangsblüte lagen, betrug dieser Anteil 80,2 %, innerhalb eines Radius von 300 m 69,3 % und selbst innerhalb eines Radius von 500 m hafteten noch bei 58,8 % aller Blüten fluoreszierende Pulverpartikel an den Narben.



**Abb. 19:** Fluoreszenz auf den Stempeln der Empfängerblüten von *Sonneratia caseolaris* in Abhängigkeit von der Entfernung zu der mit fluoreszierendem Pulver markierten Ausgangsblüte. N=10 Versuchsreihen zur Verfrachtung eines fluoreszierenden Pollensubstitutes aus Blüten von *Sonneratia caseolaris*; n=536 mögliche Paarungen einer Ausgangsblüte mit einer Empfängerblüte. Aufgetragen ist der prozentuale Anteil der Narben mit Fluoreszenz an allen markierten Blüten (n=162). Die Abbildung fasst die pro Versuchsreihe gemittelte nachgewiesene Fluoreszenz (unabhängig von deren Intensität) für jeden 100 m-Abschnitt zusammen. Die Ausgangsblüten wurden nicht in die Darstellung einbezogen. Box-Whisker-Plots: Darstellung aller Extremwerte.

Der Anteil der vom fluoreszierenden Pulver bedeckten Fläche an der gesamten Oberfläche der Narbe einer Empfängerblüte („Intensität“, in 4 kategorisierten Bedeckungsgraden) nahm mit zunehmender Entfernung zur Ausgangsblüte ab (Abb. 20). Die 4 Gruppen unterschieden sich höchst signifikant voneinander (Kruskal-Wallis H-Test,  $df=1$ ,  $\chi^2=50,42$ ,  $p<0,00001$ ). Die maximale Distanz einer Blüte, deren Narbe zu mehr als 25 % mit einem der verwendeten fluoreszierenden Pulver bedeckt war, betrug 488 m zur Ausgangsblüte (Abb. 20).



**Abb. 20:** Kategorisierte Bedeckungsgrade: Abstände zu der mit fluoreszierendem Pulver markierten Ausgangsblüte, abhängig vom Bedeckungsgrad der Narbenoberfläche mit fluoreszierendem Pulver. Nur Blüten mit dem Nachweis von Fluoreszenz auf der Narbenoberfläche. Aufgrund der zeitgleichen Verwendung mehrerer fluoreszierender Pulverfarben waren Mehrfachnachweise möglich (n=216 Fluoreszenznachweise auf n=162 markierten Blüten). Bedeckungsgrade: 1: mind. 5 fluoreszierende Partikel, 2:  $5 \leq x < 10$  % der Narbenfläche, 3:  $10 \leq x < 25$  % der Narbenfläche, 4:  $\geq 25$  % der Narbenfläche. Bedeckungsgrad bezieht sich auf nur eine Pulverfarbe! N=10 Versuchsreihen zur Verfrachtung eines fluoreszierenden Pollensubstitutes aus Blüten von *Sonneratia caseolaris*. Die Ausgangsblüten wurden nicht in die Darstellung einbezogen. Box-Whisker-Plots: Darstellung aller Extremwerte.

## 4. Diskussion

### 4.1. Diversität und funktionale Bedeutung der Blütenbesucher

Die Blüten von *Sonneratia caseolaris* wurden im Untersuchungsgebiet von einem breiten Spektrum an Blütenbesuchern besucht. Dieses Spektrum blieb jedoch auf nachtaktive Arten beschränkt, da sich die Blüten erst nach dem Beginn der Nacht öffneten und vor dem Morgengrauen bereits wieder verblüht waren. Dabei unterschieden sich die Blütenbesucher nicht nur bezüglich ihrer Besuchsfrequenz, sondern auch und vor allem durch ihr Blütenbesuchsverhalten. Obwohl die Besuchsfrequenz einer blütenbesuchenden Art ein guter Richtwert für die Bestäubungseffizienz dieser Art sein kann (Bronstein 1995, Cunningham 1995 & 1996), ist für den Reproduktionserfolg der Pflanze häufig das Verhalten der Besucher an den Blüten wesentlich entscheidender als deren Besuchsfrequenz alleine (Herrera 2000, Mayfield et al. 2001).

Mit den nektarivoren Flughunden und den Schwärmern hatten nur zwei der Blütenbesuchertaxa regelmäßigen Berührungskontakt sowohl mit den Staubbeuteln als auch mit den Narben der Blüten. Bei den beobachteten Landungen von Flughunden an *Sonneratia*-Blüten kam es ausnahmslos zu Berührungen der reproduktiven Blütenorgane, da die Tiere mit den Flügeln und den Beinen fast die gesamte Blüte umfassten, so dass ein Großteil der Antheren sowie der Stempel zwischen Flughundkörper und Blüte eingeschlossen waren.

Dass die Schwärmer während der Beobachtungen nur in 29 % der Besuche Berührungskontakte mit der Narbe hatten, dürfte im Wesentlichen auf zwei Verhaltensmerkmale dieser Tiergruppe zurückzuführen sein: (1) schwirrten Schwärmer bei der Nektarentnahme unmittelbar vor der Blüte und landeten im Gegensatz zu anderen Blütenbesuchern nicht auf ihnen und (2) näherten sich Schwärmer in der Mehrzahl der beobachteten Fällen der Blüte von schräg unten vorne, kamen also beim Anflug an die Blüte nicht mit dem leicht nach oben gebogenen, weit hervorstehenden Griffel in Kontakt. Verglichen mit den Ergebnissen des „all animal scan samplings“ ergaben die Videoaufzeichnungen wesentlich häufigere Besuche von Schwärmern an *Sonneratia caseolaris*-Blüten. Diese Aufzeichnungen ließen allerdings nicht mit der für eine präzise Auswertung erforderlichen Auflösung erkennen, ob beim Blütenbesuch der Tiere auch Berührungen von Staubbeuteln und Narbe stattfanden. Daher kann die Anzahl der Blütenbesuche nicht mit der Zahl tatsächlich erfolgter Kontakte der Tiere mit den Narben und/oder Staubbeuteln der Blüten gleichgesetzt werden. Allerdings erwarte ich, dass es bei den Blütenbesuchen durch Schwärmer während der Videoaufzeichnungen in einer vergleichbaren Größenordnung zu Berührungen der Narbe kam wie beim „all animal scan sampling“ (also in nur etwa 29 % der Fälle). Von im Mittel 14,3 Schwärmerbesuchen pro Nacht an den gefilmten Blüten wären auf der Grundlage dieser Annahme durchschnittlich 4,1 Berührungen einer Narbe pro Nacht erfolgt. Dem stehen 30,5 Landungen (und damit Berührungen von Staubbeuteln und Narbe) von Flughunden pro Nacht und Blüte gegenüber. Dass die Schwärmer tatsächlich regelmäßig die Narben von *Sonneratia*-Blüten berührten, konnte an den im Rahmen des Fluoreszenzexperimentes mikroskopisch untersuchten Blütennarben festgestellt werden. Auf 47 % der 162 untersuchten Narbenoberflächen wurden Schuppen von Lepidoptera nachgewiesen. Da die Narbenoberflächen der *Sonneratia*-Blüten sehr klebrig waren und Falter ganz allgemein bei Berührung sehr leicht ihre Schuppen verlieren, blieben diese offensichtlich beim Kontakt der Tiere mit der Narbe dort kleben. Dass diese Schuppen von den Schwärmern stammten ist insofern wahrscheinlich, da während der Beobachtungen kein Nachweis einer Narbenberührung eines anderen Falters erbracht wurde. Sollten bei jeder Narbenberührung eines Schwärmers Schuppen an der Narbe der besuchten Blüte kleben geblieben sein, würde dies bedeuten, dass nur 47 % der Blütennarben von mindestens einem Schwärmer berührt worden waren. Folglich wäre das Bestäubungspotential der Schwärmer für *Sonneratia caseolaris* noch geringer, als in Anbetracht der Ergebnisse des „all animal scan samplings“ und der Videoaufzeichnungen angenommen wurde.

Entsprechend der Klassifizierung der Blütenbesuchertypen nach Inouye (1980) waren – mit Ausnahme der Flughunde und Schwärmer – alle während der Beobachtungen und Beprobungen erfassten Blütenbesucher Nektardiebe oder „Zufallsgäste“, die nicht zum Reproduktionserfolg der Pflanze beitrugen (Tab. 10). Zu letzteren dürften die Käfer, Hemipteren und Spinnen zählen, die in den eingesammelten Proben vertreten waren, jedoch nie während des „all animal scan samplings“ nachgewiesen werden konnten. Es ist gut möglich, dass diese Tiere zum Zeitpunkt der Probenahme gar nicht an oder in der Blüte saßen, sondern am die Blüte tragenden Zweig oder an den blüthenahen Blättern. Aufgrund der Art der Probenahme (Plastikbeutel wurde über die gesamte Blüte gestülpt, um ein Entweichen flinker Blütenbesucher zu vermeiden) kann nicht ausgeschlossen werden, dass diese Taxa auf diesem Weg in die Probe gelangten. Vor allem bei den phloemsaftaugenden Hemiptera dürfte dies der wahrscheinlichste Weg gewesen sein. Die regelmäßig auf den Blüten von *Sonneratia caseolaris* beobachteten Planipennia schienen auf der Jagd nach den Nematocera zu sein ohne Pollen oder Nektar aufzunehmen; folglich trugen sie ebenfalls nicht zur Bestäubung der Blüten bei.

**Tab. 10:** Klassifizierung der an *Sonneratia caseolaris* nachgewiesenen Blütenbesucher nach Inouye (1980). +: Besucher berührte Staubbeutel bzw. Narbe; -: Besucher berührte nicht Staubbeutel bzw. Narbe; (): mit Einschränkungen. Erweitert durch die Kategorie Zufallsgäste, die sich an der Blüte aufhielten, ohne nach Nektar, Pollen oder anderen Blütenbestandteilen zu suchen.

Besucher	Kontakt mit		Klassifikation
	Staubbeutel	Narbe	
Chiroptera	+	+	Bestäuber
Lepidoptera	ohne Sphingidae	(+)	Diebe
	Sphingidae	+	(Bestäuber)
Diptera	(+)	-	Diebe
Hymenoptera	(+)	-	Diebe
Planipennia	+	-	Zufallsgäste
Coleoptera	-	-	Zufallsgäste
Hemiptera	-	-	Zufallsgäste
Araneida	-	-	Zufallsgäste

#### 4.2. Ist *Sonneratia caseolaris* chiropterophil?

Für die Chiropterophile von *Sonneratia caseolaris* sprechen neben den für Fledertierblumen charakteristischen Merkmalen „Geruch“ und „stabiler Bau“ (Dobat & Peikert-Holle 1985) auch die Größe der Blüten und die relative räumliche Anordnung von Staubbeuteln und Narbe zueinander. Daher muss ein effizienter Pollenvektor, um beim Besuch von *Sonneratia caseolaris*-Blüten sowohl die Staubbeutel als auch die Narbe zu berühren, eine gewisse Körpergröße besitzen, sofern er keine Verhaltensweisen zeigt, die ihm dies auch ohne die entsprechende Größe ermöglichen. Diese Anforderungen wurden nur von den Flughunden und den Schwärmern erfüllt. Weiterhin lagen die Volumina und Zuckergehalte des von *Sonneratia caseolaris* gebildeten Nektars innerhalb eines Bereiches, den viele Autoren von anderen chiropterophilen Pflanzen beschrieben haben (Heithaus et al. 1974, Gould 1978, Faegri & Pijl 1979, Voss et al. 1980, Baker & Baker 1990).

Bereits Start berichtete 1974 von der nur wenige Nachtstunden dauernden Lebensspanne einer Blüte von *Sonneratia caseolaris*. Der kurze, nächtliche Blühverlauf von *Sonneratia caseolaris* in Kampong Kuantan entsprach dieser Beschreibung. Pandit & Choudhury (2001) jedoch beschrieben einen gänzlich anderen Blühverlauf der *Sonneratia caseolaris*-Bestände an der Ostküste Indiens. Sie fanden eine Blühdauer von 20 h (beginnend mit der Anthese bis zum einsetzenden Antherenfall), die sich auch über die Tagesstunden erstreckte. Aufgrund des fehlenden Vorkommens obligat nektarivorer Flughunde (Corbet & Hill 1992) konnte *Sonneratia caseolaris* dort auch nicht auf dieselbe Weise wie in Malaysia bestäubt werden – Hauptbesucherggruppe waren vielmehr Nektarvögel (Nectariniidae). Pandit & Choudhury (2001) führten diese

Abweichungen der Blühdauer und des Bestäuberspektrums auf lokale Anpassungen zurück. In Kampong Kuantan schloss jedoch die nächtliche Blühphase von *Sonneratia caseolaris* nektarivore Vögel als potentielle Bestäubergruppe aus. Da die Schwärmer in erster Linie als Gelegenheitsbestäuber dieser Pflanzenart fungierten, kamen als Hauptbestäubergruppe nur die nektarivoren Flughunde in Betracht. In Malaysia muss *Sonneratia caseolaris* somit als chiroptereophile Pflanze angesehen werden.

### 4.3. Besuchsrate der Blütenbesucher – Einfluss der Erfassungsmethode

Die drei in dieser Studie angewandten Methoden zur Erfassung des Besucher- und Bestäuberspektrums an Blüten von *Sonneratia caseolaris* hatten unterschiedliche Erfassungsschärfen. Während beim „all animal scan sampling“ die in der Blüte sitzenden Tiere nicht erfasst und größere Blütenbesucher unter Umständen durch die Scheuchwirkung des geringen Beobachtungsabstandes vom Blütenbesuch abgehalten wurden, konnten mit der Beprobung der Blüten zwar die in der Blüte sitzenden Besucher erfasst werden, größere und flinkere Tiere (v.a. Bienen und Falter) entkamen jedoch wiederholt bei der Probennahme. Die Videoaufzeichnung als dritte Methode schließlich erlaubte die zuverlässige Erfassung größerer Blütenbesucher, bot aber aufgrund des relativ großen Abstands zur jeweils gefilmten Blüte und trotz der zusätzlichen Beleuchtung der Blüte mit IR-Scheinwerfern nicht genügend Auflösung, um auch kleine Blütenbesucher erfassen zu können.

Entgegen meinen Erwartungen konnte die zweite, regelmäßig in Kampong Kuantan vorkommende Flughundart *Eonycteris spelaea* nicht während der Beobachtungen des Besucherspektrums der Blüten von *Sonneratia caseolaris* erfasst werden. Während der Videoaufzeichnungen wurde diese Art registriert, allerdings wurde keine Landung an einer der gefilmten Blüten nachgewiesen (Kap. 3). Dies war deshalb überraschend, weil diese Flughundart bei anderen Arbeiten regelmäßig beim Blütenbesuch an *Sonneratia caseolaris* beobachtet werden konnte und im Fell gefangener Tiere große Pollenmengen dieser Pflanze nachgewiesen wurden (97 % der Fellabstreifungen von *Eonycteris spelaea* enthielten *Sonneratia*-Pollen, s. Kap. 3). Darüber hinaus berichtete Start (1974) von regelmäßigen Blütenbesuchen dieser Flughundart an den *Sonneratia caseolaris*-Beständen an der Westküste der malaysischen Halbinsel. Weshalb gelang nun weder während des „all animal scan samplings“ noch während der Videoaufzeichnungen ein Nachweis von *Eonycteris spelaea* beim Blütenbesuch an *Sonneratia caseolaris*? Dafür gibt es 3 mögliche Erklärungen: (1) Während des „all animal scan samplings“ wurde eine schwache Stirnlampe zur Erfassung und Beobachtung des Besucherspektrums benutzt. Jedoch besaß bereits sehr schwaches Licht eine starke Scheuchwirkung auf *Eonycteris spelaea* (eigene Beob.). Der geringe Beobachtungsabstand zu den Blüten von nur etwa 3 m dürfte folglich viele Individuen dieser Art vom Blütenbesuch abgehalten haben. (2) Alle während des „all animal scan samplings“ und der Videoaufzeichnung beobachteten Blüten befanden sich methodenbedingt in nur höchstens 2 Metern Höhe über der Wasseroberfläche oder dem Boden. Höchstwahrscheinlich mied *Eonycteris spelaea* aber diese tief hängenden Blüten, was mit seinen physikalischen Flugeigenschaften zusammenhängen könnte (schneller, aber wenig wendiger Flieger aufgrund langer, sehr schmaler Flügel, Kap. 3). (3) *Eonycteris spelaea* trat im Nachtverlauf „gepulst“ auf (Flughundart, die in Malaysia vornehmlich in Gruppen auf Nahrungssuche geht, Start 1974). Auch im Untersuchungsgebiet konnte diese Art nicht in jeder Fangnacht nachgewiesen werden (Kap. 3). Eventuell war *Eonycteris spelaea* somit während der „all animal scan samplings“ gar nicht im Untersuchungsgebiet bzw. in den Flussabschnitten, in welchen die Scans durchgeführt wurden, anwesend.

Auch auf *Macroglossus minimus* schien direktes Licht eine gewissen Scheuchwirkung zu haben, was während der Beobachtungen des Besucherspektrums mehrfach beobachtet wurde; diese war aber bei weitem nicht so stark ausgeprägt wie bei *Eonycteris spelaea*. Verbunden mit dem geringen Beobachtungsabstand beim „all animal scan sampling“ könnte das aber die Ursachen der abgebrochenen Landungen an den beobachteten *Sonneratia*-Blüten gewesen sein.

#### 4.4. Bestimmung des idealen Keimungsmilieus

Obwohl der Salzgehalt des Indischen Ozeans im Durchschnitt 3,4 % beträgt und sich Mangroven im Extremfall an einen Salzgehalt von bis zu 9 % anpassen können (Tomlinson 1986), lag die beste Keimungsfähigkeit der Samen von *Sonneratia caseolaris* bei einem relativ geringen Salzgehalt von nur 0,1 %. Dies entsprach jedoch aus zwei Gründen den Erwartungen: (1) Das natürliche Vorkommen von *Sonneratia caseolaris* ist auf die Mangrovegebiete in Flussunterläufen und Ästuaren beschränkt, also auf Bereiche, in denen die Salzkonzentrationen nur in seltenen Fällen Werte erreichen, wie sie an der Küste vorherrschen. (2) Hohe Salzgehalte belasten eine Pflanze über die starke osmotische Wasserbindung. Das Wasser wird mit zunehmender Salzkonzentration immer schlechter für eine Pflanze verfügbar, wodurch Ionenungleichgewichte im Protoplasma entstehen, welche negative Auswirkungen auf Enzyme und Membraneigenschaften haben können (Larcher 1994). Keimlinge sind dabei salzempfindlicher als erwachsene Pflanzen, weshalb selbst Halophyten die besten Keimungsraten im salzarmen Milieu haben (Larcher 1994).

#### 4.5. Das Reproduktionssystem von *Sonneratia caseolaris*

Die Bestäubungsexperimente mit der Quantifizierung der Fruchtansatzraten sowie der Samenanzahl und Samenqualität zeigten sehr deutlich, dass es sich bei *Sonneratia caseolaris* in Kampong Kuantan um eine Pflanzenart handelte, die auf die Bestäubungstätigkeit von Blütenbesuchern angewiesen war. Ohne Pollenvektoren brachte sie nur sehr wenige Früchte hervor: Die Fruchtansatzrate der Gruppe AS lag bei nur 8,8 %. Der Fruchtansatz in den Gruppen AS und S zeigte, dass *Sonneratia caseolaris* in Kampong Kuantan selbstkompatibel war. Die spontane Übertragung von Pollen auf die Narbe in der Gruppe AS dürfte am ehesten während der fast „explosionsartigen“ Blütenöffnung stattgefunden haben. Dem widerspricht allerdings, dass ich an frisch geöffneten, noch unbesuchten Blüten nie Pollenkörner auf der Narbe entdecken konnte (unter Verwendung einer Lupe mit 10-facher Vergrößerung). Vielmehr dürfte die Pollenübertragung im Experiment dadurch zustande gekommen sein, dass trotz des sorgfältigen Verhüllens die jeweilige Blüte die Innenseite der Verhüllung berührte (z.B. durch Bewegung der Äste im Wind) und somit Pollenkörner auf die Narbe übertragen wurden. Weiterhin ist denkbar, dass die Blüte durch die zusätzliche Masse der Verhüllung leicht nach unten kippte. Hierdurch wäre die Narbe eventuell mit von oben herabrieselndem Pollen beladen worden. Ich vermute, dass spontane Autogamie unter natürlichen Bedingungen sehr selten auftritt, zumal die Möglichkeiten hierzu durch die Blütenarchitektur (langer, weit über die Staubbeutel hinausragender Griffel) stark eingeschränkt sind.

Trotz dieser Selbstkompatibilität zeigte der Vergleich der beiden Gruppen F und S sehr deutlich, dass *Sonneratia caseolaris* bei Fremdbestäubung – gemessen an der Fruchtansatzrate, den Fruchtgrößen und den Fruchtmassen sowie der Samenanzahl und der Keimungsfähigkeit der Samen – einen signifikant höheren Reproduktionserfolg erzielte als bei autogamer Bestäubung.

Nicht erwartet wurden die zum Teil hochsignifikanten Unterschiede zwischen den erhobenen Frucht- und Samenparametern der Kontrollgruppe und der Gruppe F. Vielmehr hatte ich erwartet, dass es aufgrund der regen Blütenbesuchstätigkeit der Flughunde keine statistischen Unterschiede zwischen den Gruppen K und F geben sollte. Dieser Unterschied könnte zum einen auf eine generelle Pollenlimitierung (Morgan & Wilson 2005, Knight et al. 2005) oder eine verminderte Bestäubungseffizienz der Pollenvektoren unter natürlichen Bedingungen zurückzuführen sein (Cunningham 1995 & 1996). Zum anderen könnte dies auch daran gelegen haben, dass die Pollenvektoren beim Blütenbesuch nicht nur Pollen anderer Pflanzenindividuen übertragen hatten, sondern auch Pollen derselben Blüte oder Pollen benachbarter Blüten desselben Individuums (Geitonogamie, z.B. de Jong et al. 1993).

Obwohl Coupland et al. (2006) vermuteten, dass eine andere *Sonneratia*-Art (*Sonneratia alba*) in Australien bestäuberlimitiert ist, sprachen bei der von mir untersuchten *Sonneratia caseola-*

ris die großen Pollenmengen auf allen im Rahmen des Fluoreszenzexperimentes untersuchten Narben gegen eine Bestäuber- oder Pollenlimitierung. Zudem widersprach die Verfrachtung des fluoreszierenden Pulvers über große Distanzen sowie die große Anzahl der Empfängerblüten mit nachgewiesener Fluoreszenz einer Bestäuberlimitierung. Der Anteil des fluoreszierenden Pulvers auf der Narbenoberfläche kann nach Dafni (1992) als guter Näherungswert für den Anteil des auf eine Narbe gelangenden Fremdpollens und damit für den Anteil der Fremdbestäubung herangezogen werden. 58,8 % aller in einem Radius von 500 m um eine mit fluoreszierendem Pulver markierte Blüte liegenden Empfängerblüten hatten dieses Pulver auf ihrer Narben. Auf der Grundlage der Ergebnisse der Blütenzählungen (Kap. 2, im Mittel 14,4 Blüten in einem Flussabschnitt von 100 m) bedeutete dies für die hochgerechnete Anzahl von 144 Blüten in dem 1 km-Abschnitt (beiderseits der Ausgangsblüte je 500 m), dass rund 85 Blüten Pollen einer beliebigen anderen Blüte erhielten. Allerdings kann die Beeinflussung der Bestäubungsleistung der Tiere durch Umweltfaktoren (z.B. Temperatur, Luftfeuchte, Niederschlag) nicht ausgeschlossen werden. Obwohl *Macroglossus minimus* auch bei starken Regenfällen aktiv auf Nahrungssuche ging (eigene Beob.), dürfte die Wahrscheinlichkeit, mit der die Flughunde Pollenkörner von regennassen Blüten aufnehmen und erfolgreich auf andere Narben übertragen konnten, gegenüber niederschlagsfreien Nächten deutlich verringert gewesen sein. Dies könnte zumindest einen Teil der Unterschiede zwischen den experimentell fremdbestäubten Blüten (F) und selbstbestäubten Blüten (K) erklären.

Die Übertragung von Pollen derselben Blüte oder Pollen benachbarter Blüten desselben Pflanzenindividuums auf eine Narbe ist viel wahrscheinlicher: (1) Durch wiederholte Landungen eines Flughundes an ein und derselben Blüte kann der noch von den letzten Besuchen dem Fell anhaftende Pollen auf die Narbe übertragen werden. Außerdem kann nicht ausgeschlossen werden, dass ein Flughund, vor allem der schwere *Eonycteris spelaea*, beim Blütenbesuch den Griffel so umbiegt, dass dieser auf die Staubbeutel gedrückt wird. Dies ist jedoch angesichts des sehr kräftigen und relativ steifen Griffels der Blüte sehr unwahrscheinlich, zumal der Griffel bei zu starker Biegung leicht abbrach (eigene Beob.). (2) Besucher können weitere Blüten desselben Pflanzenindividuums besuchen und dabei Pollen zwischen den Blüten dieses Individuums übertragen (Geitonogamie). Dies ist jedoch vor allem bei Pflanzenarten wahrscheinlich, bei denen die Nektardichte pro Individuum so groß ist, dass die Blütenbesucher ihren Energiebedarf mit dem Nektar einer Pflanze decken können (Stephenson & Bertin 1983). Das „Risiko“ erhöhter Geitonogamie tritt deshalb vor allem bei Pflanzen auf, deren Blütezeit innerhalb eines kurzen Zeitraumes abläuft und die viele Blüten gleichzeitig hervorbringen (Massenblüte, „big bang“-Blühtypus, Gentry 1974). Sie wird zudem durch Pollenvektoren begünstigt, die innerhalb sehr kleinräumiger Areale fouragieren (Dafni 1992, de Jong et al. 1993, Gribel et al. 1999). Aufgrund der geringen Blütendichte von *Sonneratia caseolaris* im Untersuchungsgebiet (Kap. 2) mussten die Flughunde jedoch unter Umständen bei ihrer Nahrungssuche an dieser Pflanze weite Flugstrecken zurückzulegen, wobei sie den Blütenpollen über große Entfernungen transportieren konnten. Dadurch erhöhte sich auch die Chance der Fremdbestäubung für *Sonneratia caseolaris* (vgl. Handel 1983).

In 510 von 512 Pollenproben (99,9 %) aus Fellabstreifungen gefangener *Macroglossus minimus* konnten größere Mengen *Sonneratia*-Pollen nachgewiesen werden (Kap. 3), auch wenn der Fangort der Tiere nicht in unmittelbarer Nähe der *Sonneratia*-Bestände lag. Die Pollenkörner verblieben also relativ lange im Fell der Tiere, obwohl sich diese zwischendurch in ihren Nachtquartieren häufig beleckten (eigene Beob.). Sollten die Unterschiede zwischen den beiden Gruppen K und F bezüglich der Frucht- und Samenparameter ursächlich auf einen hohen Anteil autogamer oder geitonogamer Bestäubung in der Kontrollgruppe zurückzuführen sein, dürfte die Selbstbestäubung am ehesten auf die wiederholten Besuche eines Flughunds ein und derselben Blüte zurückzuführen sein (*Macroglossus minimus* kehrte im Nachtverlauf wiederholt zur Nahrungsaufnahme an die einmal besuchten Blüten zurück; Kap. 3) und nicht auf eine generelle Pollenlimitierung oder eine geringe Bestäubungseffizienz des Pollenvektors „Flughund“.

Pandit & Choudhury (2001) berichteten für *Sonneratia caseolaris* von einem sehr geringen Fruchtansatz unbeeinflusster Blüten von nur 5,8 %. Dies entspricht nur etwa einem Zehntel der von mir dokumentierten Fruchtansatzrate von 58,9 % in der Kontrollgruppe. Die genannten Autoren begründeten diese geringe Fruchtansatzrate mit den hohen Verlusten von Blüten und Früchten durch Affen und Ratten. Da sie aber keine Experimente zur Bestäubungseffizienz der an den *Sonneratia*-Blüten beobachteten Nektarvögel durchführten oder nachprüften, ob die Narben überhaupt Pollen durch deren Blütenbesuch empfangen, kann auch vermutet werden, dass die Nektarvögel für *Sonneratia caseolaris* keine geeigneten Pollenvektoren darstellten. Die Nektarvögel waren somit eventuell gar nicht dazu in der Lage, die fehlenden nektarivoren Flughunde funktional bezüglich der Bestäubungsleistung zu ersetzen. In diesem Fall wäre der Fruchtansatz von *Sonneratia caseolaris* tatsächlich bestäuberlimitiert.

Während der Kontrollen des Fruchtansatzes konnte nicht zwischen den von der Pflanze vorzeitig abgestoßenen Früchten und solchen, die z.B. von Haubenlanguren (*Presbytis cristata*) oder Hörnchen (meistens *Callosciurus notatus*) gefressen worden waren, unterschieden werden. Fehlten bei den Kontrollen Fruchtansätze, wurden diese deshalb – unanhängig von der möglichen Ursache – als Fruchtverlust gewertet. Da sich aber Languren und Hörnchen nach eigenen Beobachtungen nur selten in den *Sonneratia caseolaris*-Beständen aufhielten, dürfte der durch diese Tiere verursachte Fruchtverlust gering sein. Es kam dennoch immer wieder vor, dass eine Frucht, welche bereits mit einem Stoffbeutel verhüllt worden war, abgerissen oder angefressen wurde. Da der Fruchtansatz aber bereits zum Zeitpunkt des Anbringens des Stoffbeutels gewertet worden war, fiel dies bei der Messung der Fruchtansatzrate nicht ins Gewicht. Wesentlich größere Fruchtverluste könnten durch Insektenfraß und Parasitismus verursacht worden sein, denn immerhin 12 % der eingesammelten Früchte aus der Kontrollgruppe wiesen Fraßspuren (Bohrlöcher und Miniergänge) von Insektenlarven auf.

#### 4.6. Schlussfolgerung

Die Blütenmerkmale Gestalt, Geruch, Zeitpunkt der Anthese und Blühdauer wiesen auf eine ausgeprägte Anpassung von *Sonneratia caseolaris* an nächtliche Blütenbesucher hin. Die kurze, auf die Nachtstunden beschränkte Lebensspanne schloss alle tagaktiven Bestäuber aus. Die Größe der Blüten schloss weiterhin Bestäuber aus, die nicht die erforderliche Körpergröße oder Verhaltensweisen besaßen, um sowohl Narben als auch Staubbeutel der von ihnen besuchten Blüten zu berühren. Die Ergebnisse der in Kampong Kuantan durchgeführten Bestäubungsexperimente wiesen *Sonneratia caseolaris* als fakultativ autogame Pflanze aus, die aber bei Fremdbestäubung einen signifikant höheren Reproduktionserfolg hatte. Die experimentelle Simulation der Verbreitungsdistanzen von *Sonneratia*-Blütenpollen zeigte, dass die Pollen über mehrere hundert Meter zu anderen Blüten transportiert werden konnten. Von allen an den Blüten registrierten Besuchern waren dazu nur die nektarivoren Flughunde in der Lage. In Malaysia entsprach *Sonneratia caseolaris* also dem Blütentyp „Fledertierblume“, wobei das Bestäubungssystem (aufgrund des Bestäubungsanteils durch Schwärmer) nur schwach spezialisiert war. Alle anderen Blütenbesucher waren entweder Diebe, die Nektar und Pollen fraßen ohne die Blüte dabei zu bestäuben, oder Zufallsgäste.

Die folgenden Verhaltensmerkmale nektarivorer Flughunde trugen zu deren Bestäubungseffizienz bei: (1) Die hohe Besuchsfrequenz von Flughunden an den Blüten von *Sonneratia caseolaris*, (2) die großen Bewegungsräume der Tiere, innerhalb derer sie den dem Fell anhaftenden Pollen von Blüte zu Blüte transportieren konnten und so die Fremdbestäubung dieser Blüten gewährleisten, welche sie (3) während der Landung und der Nektarentnahme nicht beschädigten. Darüber hinaus waren die nektarivoren Flughunde während des gesamten Jahres im Untersuchungsgebiet vertreten und konnten dort in jeder Nacht beim Besuch der Blüten der asaisonal blühenden *Sonneratia caseolaris* nachgewiesen werden.

## 5. Literatur

- Adler, L.S. & Irwin, R.E. (2006): Comparison of Pollen Transfer Dynamics by Multiple Floral Visitors: Experiments with Pollen and Fluorescent Dye. *Annals of Botany* 97(1): 141-150
- Arizaga, S., Ezcurra, E., Peters, E., de Arellano, R.F. & Vega, E. (2000): Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. I. Floral biology and pollination mechanisms. *American Journal of Botany* 87(7): 1004-1010
- Baker, H.G. & Baker, I. (1990): The predictive value of nectar chemistry to the recognition of pollinator types. *Israel Journal of Botany* 39: 157-166
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1991): *Ökologie: Individuen, Populationen, Artengemeinschaften*. Basel, Boston, Berlin: Birkhäuser; 1024 S.
- Bronstein, J.L. (1995): The plant-pollinator landscape. In: Hansson, L., Fahrig, L. & Merriam, G. (eds.): *Mosaic landscapes and ecological processes*. London, Chapman and Hall: 256-288
- Chang, Y.T., Davison, G., Lee, S.W., Loh, C.L., Lim, B.L., Rasainthiran, M., Tan, A. & Yong, D. (1996): *Strategies for Conservation and Tourism Development at Sungai Selangor Riparian Forest*. Malaysian Nature Society; 132 pp.
- Corbet, G.B. & Hill, J.E. (1992): *The Mammals of the Indomalayan Region: a systematic review; part: Order Chiroptera*. Natural History Museum Publications, Oxford University Press; 54-161
- Coupland, G.T., Paling, E.I. & McGuinness, K.A. (2006): Floral abortion and pollination in four tropical mangroves from northern Australia. *Aquatic Botany* 84(2): 151-157
- Cunningham, S.A. (1995): Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Arecaceae): floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollinating bats. *American Journal of Botany* 82(12): 1527-1536
- Cunningham, S.A. (1996): Pollen supply limits fruit initiation by a rain forest understorey palm. *Journal of Ecology* 84: 185-194
- Dafni, A. (1992): *Pollination Ecology: A Practical Approach*. IRL Press at Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo; 250 pp.
- De Jong, T.J., Waser, N.M. & Klinkhamer, P.G.L. (1993): Geitonogamy: the neglected side of selfing. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 321-325
- Dobat, K. & Peikert-Holle, T. (1985): *Blüten und Fledermäuse*. Senckenberg-Buch 60, Frankfurt a.M.: Kramer; 370 S.
- Durka, W. (2002): Blüten- und Reproduktionsökologie. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 38: 133-175
- Elmqvist, T., Cox, P.A., Rainey, W.E. & Pierson, E.D. (1992): Restricted Pollination on Oceanic Islands: Pollination of *Ceiba pentandra* by Flying Foxes in Samoa. *Biotropica* 24(1): 15-23
- Faegri, K. & van der Pijl, L. (1979): *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press, Oxford; 244 pp.
- Fenster, C.B., Armbruster, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R. & Thomson, J.D. (2004): Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics* 35: 375-403
- Fleming, T.H. & Sosa, V. J. (1994): Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammology* 75(4): 845-851
- Fleming, T.H., Tuttle, M.D. & Horner, M.A. (1996): Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of sonoran desert columnar cacti. *Southwestern Naturalist* 41(3): 257-269
- Freeman, P.W. (1995): Nectarivorous feeding mechanisms in bats. *Biological Journal of the Linnean Society* 56(3): 439-463
- Fujita, M.S. & Tuttle, M.D. (1991): Flying Foxes (Chiroptera: Pteropodidae): Threatened animals of key ecological and economic importance. *Conservation Biology* 5(4): 455-463
- Fujita, M.S. (1997): *Flying Fox (Chiroptera: Pteropodidae) Pollination, Seed Dispersal and Economic Importance: a tabular Summary of Current Knowledge*. Bat Conservation International, Inc.

- Gentry, A.H. (1974): Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68
- Gould, E. (1978): Foraging behavior of Malaysian nectar-feeding bats. *Biotropica* 10(3): 184-193
- Gribel, R. & Gibbs, P.E. (2002): High outbreeding as a consequence of selfed ovule mortality and single vector bat pollination in the Amazonian tree *Pseudobombax munguba* (Bombacaceae). *International Journal of Plant Science* 163(6): 1035-1043
- Gribel, R., Gibbs, P.E. & Queiroz, A.L. (1999): Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 15: 247-263
- Handel, S.N. (1983): Pollination Ecology, Plant Population Structure, and Gene Flow. In: Real, L. (ed.): *Pollination Biology*. Academic Press; 163-211
- Heinrich, B. (1975): Energetics of pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 139-170
- Heithaus, E.R. (1982): Coevolution between Bats and Plants. In: Kunz, T.H. (ed.): *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York & London; 327-367
- Heithaus, E.R., Opler, P.A. & Baker, H.G. (1974): Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant-pollinator coevolution. *Ecology* 55: 412-419
- Helversen, D. von & Helversen, O. von (2003): Object recognition by echolocation: a nectar-feeding bat exploiting the flowers of a rain forest vine. *Journal of Comparative Physiology A* 189: 327-336
- Helversen, D. von, Holderied, M.W. & Helversen, O. von (2003): Echoes of bat-pollinated bell-shaped flowers: conspicuous for nectar-feeding bats? *Journal of Experimental Biology* 206: 1025-1034
- Helversen, O. von (1993): Adaptations of flowers to the pollination by Glossophagine bats. In: Barthlott et al (eds.): *Animal-Plant Interactions in Tropical Environments*. Museum Alexander König, Bonn; 41-59
- Herrera, C.M. (2000): Flower-to-seedling consequences of different pollination regimes in an insect-pollinated shrub. *Ecology* 81(1): 15-29
- Heß, D. (1990): *Die Blüte*. Stuttgart, Ulmer; 458 S.
- Howe, H.F. & Westley, L.C. (1993): *Anpassung und Ausbeutung: Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren*. Heidelberg, Berlin, Oxford, Spektrum Akademischer Verlag; 310 S.
- Inouye, D.W. (1980): The terminology of floral larceny. *Ecology* 61: 1251-1253
- Irwin, R.E. & Brody, A.K. (1999): Nectar-robbing bumble bees reduce the fitness of *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *Ecology* 80(5): 1703-1712
- Irwin, R.E. & Maloof, J.E. (2002): Variation in nectar robbing over time, space, and species. *Oecologia* 133(4): 525-533
- Irwin, R.E. (2003): Impact on nectar robbing on estimates of pollen flow: Conceptual predictions and empirical outcomes. *Ecology* 84(2): 485-495
- Knight, T.M., Steets, J.A., Vamosi, J.C., Mazer, S.J., Burd, M., Campbell, D.R., Dudash, M.R., Johnston, M.O., Mitchell, R.J. & Ashman T.L. (2005): Pollen limitation of plant reproduction: Pattern and process (Review). *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics* 36: 467-497
- Larcher, W. (1994): *Ökophysiologie der Pflanzen*. Stuttgart, Ulmer; 394 S.
- Law, B.S. (1994): *Banksia* nectar and pollen: Dietary items affecting the abundance of the common blossom bat, *Syconycteris australis*, in southeastern Australia. *Australian Journal of Ecology* 19: 425-434
- Law, B.S. (1995): The effect of energy supplementation on the local abundance of the common blossom bat, *Syconycteris australis*, in south-eastern Australia. *Oikos* 72: 42-50
- Lehner, P.N. (1996): *Handbook of ethological methods*. Cambridge University Press, Cambridge; 672 pp.
- Machado, I.C. & Vogel, S. (2004): The North-east-Brazilian Liana, *Adenocalymna dichilum* (Bignoniaceae) pollinated by bats. *Annals of Botany* 93(5): 609-613
- Machado, I.C.S., Sazima, I. & Sazima, M. (1998): Bat pollination of the terrestrial herb *Irlbachia alata* (Gentianaceae) in northeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 209 (3-4): 231-237
- Maloof, J.E. & Inouye, D.W. (2000): Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* 81(10):2651-2661

- Mardan, M. & Zainal, N.A. (1986): The effects of bat exclusion with wire mesh on the pollination of durian (*Durio zibethinus*). 2nd. Int. Conf. Pl. Prot. in the Tropics
- Marshall, A.G. (1985): Old World phytophagous bats (Megachiroptera) and their food plants: a survey. Zoological Journal of the Linnean Society 83: 351-369
- Mayfield, M.M., Waser, N.M. & Price, M.V. (2001): Exploring the 'most effective pollinator principle' with complex flowers: Bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. Annals of Botany 88(4): 591-596
- Morgan, M.T. & Wilson, W.G. (2005): Self-fertilization and the escape from pollen limitation in variable pollination environments. Evolution 59(5): 1143-1148
- Nassar, J.M., Ramirez, N. & Linares, O. (1997): Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. American Journal of Botany 84(7): 918-927
- Pandit, S. & Choudhury, B.C. (2001): Factors affecting pollinator visitation and reproductive success in *Sonneratia caseolaris* and *Aegiceras corniculatum* in a mangrove forest in India. Journal of Tropical Ecology 17: 431-447
- Pijl, L. van der (1936): Fledermäuse und Blumen. Flora 131: 1-40
- Porsch, O. (1931): *Crescentia* – eine Fledermausblume. Österreichische Botanische Zeitschrift 80: 31-44
- Raju, A.J.S., Rao, S.P. & Ezradanam, V. (2004): Pollination by bats and passerine birds in a dry season blooming tree species, *Careya arborea* in the Eastern Ghats. Current Science 86(4): 509-511
- Rathke, B. (1983): Competition and Facilitation among Plants for Pollination. In: Real, L. (ed.): Pollination Biology. Academic Press; 305-329
- Sazima, M., Sazima, I. & Buzato, S. (1994): Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. Plant Systematics and Evolution 191: 237-246
- Start, A.N. & Marshall, A.G. (1976): Nectarivorous bats as pollinators of trees in West Malaysia. In: Burley, J. & Styles, B.T.: Tropical Trees - Variation, Breeding and Conservation. Linnean Society Symposium Series No. 2, Academic Press; 141-150
- Start, A.N. (1974): The feeding biology in relation to food sources of nectarivorous bats (Chiroptera: Macroglossinae) in Malaysia. Ph. D. thesis, University of Aberdeen; 374 pp. + citation index
- Stephenson, A.G. & Bertin, R.I. (1983): Male Competition, Female Choice, and Sexual Selection in Plants. In: Real, L. (ed.): Pollination Biology. Academic Press; 110-149
- Stroo, A. (2000): Pollen morphological evolution in bat pollinated plants. Plant Systematics and Evolution 222: 225-242
- Tomlinson, P.B. (1986): The Botany of Mangroves. Cambridge University Press, Cambridge; 419 pp.
- Tschapka, M. (2003): Pollination of the understory palm *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* by hovering and perching bats. Biological Journal of the Linnean Society 80: 281-288
- Tschapka, M. (2004): Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. Journal of Zoology London 263: 7-21
- Tschapka, M., Helversen, O. von & Barthlott, W. (1999): Bat Pollination of *Weberocereus tunilla*, an Epiphytic Rain Forest Cactus with Functional Flagelliflory. Plant Biology 1: 554-559
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M.d.C., Rojas-Martinez, A. & Dominguez-Canseco, L. (1996): Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. Journal of Tropical Ecology 12: 103-119
- Vogel, S. (1958): Fledermausblumen in Südamerika. Österr. Bot. Zeit. 104(4/5), 491-530
- Vogel, S. (1968): Chiropterophilie in der neotropischen Flora – Neue Mitteilungen I. Flora Abt. B 157: 562-602
- Vogel, S. (1969a): Chiropterophilie in der neotropischen Flora – Neue Mitteilungen II. Flora Abt. B 158: 185-222
- Vogel, S. (1969b): Chiropterophilie in der neotropischen Flora – Neue Mitteilungen II. Flora Abt. B 158: 289-323

- Vogel, S., Lopes, A.V. & Machado, I.C. (2005): Bat pollination in the NE Brazilian endemic *Mimosa lewisii*: an unusual case and first report for the genus. *Taxon* (54(3): 693-700
- Vogel, S., Machado, I.C. & Lopes, A.V. (2004): *Harpochilus neesianus* and other novel cases of chiropterophily in neotropical Acanthaceae. *Taxon* 53(1): 55-60
- Voss, R., Turner, M., Inouye, R., Fisher, M. & Cort, R. (1980): Floral Biology of *Markea neurantha* Hemsl. (Solanaceae), a bat-pollinated epiphyte. *American Midland Naturalist* 103(2): 262-268
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M. & Ollerton, J. (1996): Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060
- Woodside, D.P. & Pyke, G.H. (1995): A comparison of bats and birds as pollinators of *Banksia integrifolia* in northern New South Wales, Australia. *Australian Mammalogy* 18(1): 9-18
- Wyatt, R. (1983): Pollinator-Plant Interactions and the Evolution of Breeding Systems. In: Real, L. (ed.): *Pollination Biology*. Academic Press; 51-95

## Kapitel 2

# Ressourcenproduktion der Nahrungspflanzenarten nektarivorer Flughunde in Kampong Kuantan, West-Malaysia

### 1. Einleitung und Fragestellung

Nahrung ist nur selten gleichmäßig verteilt, sondern unterliegt oft beträchtlichen räumlichen wie zeitlichen Schwankungen (Krebs & Davies 1996, Sutherland 1996). Dabei ist die quantitative Messung des Energiegehalts der Nahrungsressourcen oft sehr schwierig und der direkte Vergleich der Energiegehalte verschiedener Nahrungsressourcen nur selten möglich (Krebs & Davies 1996). Demgegenüber ist die Nahrungsquelle Blütennektar nicht nur leicht zugänglich und einfach zu messen, sondern die Messwerte für verschiedene Blütenpflanzen können zum Beispiel über den Energiegehalt des Nektars direkt miteinander verglichen werden (Tschapka 2004).

Obligat nektarivore Fledertiere müssen, um ihren hohen täglichen Energiebedarf zu decken, in jeder Nacht zum Teil mehrere hundert Blüten besuchen (z.B. Helversen & Reyer 1984). Der für ein Individuum an einer Blüte erzielbare Nettoenergiegewinn hängt im Wesentlichen von zwei Faktoren ab: Erstens von der Größe einer Nektarportion beziehungsweise ihrem Energiegehalt und zweitens von der räumlichen Entfernung zwischen dieser und der nächsten Blüte (Pyke 1978, Fleming 1982, Baum & Grant 2001 bei Kolibris). Für ein besseres Verständnis des Nahrungssuchverhaltens nektarivorer Fledertiere ist deshalb die Kenntnis der räumlichen und zeitlichen Dimension der Nahrungsressourcenverfügbarkeit in einem Habitat Voraussetzung. Dazu zählen zum einen die Phänologie, Dichte und Verteilung der in einer Nacht geöffneten Blüten chiropterophiler Pflanzen, zum anderen die von den Blüten produzierten Nektarenergiemengen und der zeitlichen Verlauf der Nektarsekretion (Fleming 1982 & 1992, Corbet 2003).

Neben den Schwankungen des Nahrungsressourcenangebotes innerhalb des Nachtverlaufs bedingt durch unterschiedliche Nektarsekretionsraten zu verschiedenen Nachtzeiten (tageszeitliche Dimension), wird die Nahrungsverfügbarkeit vorgegeben durch den Blürrhythmus einer Pflanzenart (jahreszeitliche Dimension). Die Spanne der jahreszeitlichen Blühaktivität von Nahrungspflanzenarten nektarivorer Fledertiere reicht dabei über das asaisonale und kontinuierliche Blütenangebot („steady state“-Blühtyp, Gentry 1974) bis hin zu ausgesprochener Saisonalität, wenn Nahrungspflanzen für wenige Tage bis Wochen zum Teil tausende Blüten produzieren („big bang“-Typ, Gentry 1974). Findet ein nektarivores Fledertier eine blühende Pflanze des „steady state“-Typs, kann dies in den Folgenächten (so lange die Pflanze blüht) seinen Zeit- und Energieaufwand für die Suche neuer Blüten erheblich senken (Helversen & Winter 2003), da diese Tiere über ein sehr gutes räumliches Erinnerungsvermögen verfügen (Winter & Stich 2005).

Exponierte und auffällige Blüten können von nektarivoren Fledertieren schneller aufgefunden und damit mit einem geringeren, für die Suche nach Nahrungsquellen verbundenen Energieaufwand ausgebeutet werden als Blüten, die weniger auffällige sensorische Signale aussenden und versteckt in der Vegetation sind (Helversen & Winter 2003). Schon in den ersten Studien zur Chiropterophilie wurden die exponierte Position und der starke Geruch („sauer“, „faulig“, „aasartig“) der Blüten an einer Pflanze als wichtiges Kennzeichen chiropterophiler Pflanzenarten beschrieben (Porsch 1931, Pijl 1936, Vogel 1968, 1969 a & b).

Über die zu einem bestimmten Nachtzeitpunkt in einer Blüte vorhandene Nektarenergiemenge, den „standing crop“, entscheidet nicht nur das Nektarsekretionsmuster dieser Blüte, sondern auch die Besuchsfrequenz der Blütenbesucher und die von ihnen entnommenen Nektarmengen

(Dafni 1992). Der „standing crop“ ist damit Ausdruck der zurückliegenden Aktivität aller Blütenbesucher an dieser Blüte (z.B. Dafni 1992, Corbet 2003). Diese wiederum hängt nicht zuletzt von der Anzahl der geöffneten Blüten und deren Anordnung im Raum ab, womit sich sowohl die zeitlichen als auch die räumlichen Faktoren wiederum auf den „standing crop“ auswirken. Der „standing crop“ einer Blüte ist der messbarer Ausdruck des Erfolgs oder Misserfolgs der Nahrungsaufnahme eines Blütenbesuchers und seines Nettoenergiegewinns an dieser Blüte (Dafni 1992, Corbet 2003, McDade & Weeks 2004).

Über die Erfassung der Blütendichte chiropterophiler Pflanzenarten in einem Habitat und der Messung der durchschnittlich von einer Blüte jeder dieser Arten produzierten Nektarenergie-menge kann die Nektarenergiedichte dieses Habitats berechnet werden. Während der Tagesenergiebedarf sowohl für neuweltliche Glossophaginen (z.B. Helversen & Reyer 1984, Helversen 1986, Winter 1998) als auch für nektarivore Flughunde der Alten Welt (z.B. Bartels et al. 1998, Geiser & Coburn 1999) gemessen worden ist, wurden diese Daten bislang nur selten zur Berechnung der nahrungsenergetischen Tragfähigkeit eines Lebensraumes („carrying capacity“, z.B. Sutherland 1996) verwendet (Law 1994, Petit & Pors 1996, Tschapka 2004).

Für die vorliegende Arbeit ergaben sich folgende Fragen:

- Welche chiropterophilen Pflanzenarten wachsen in dem Flussmangrovenökosystem des Sungai Selangor bei dem Ort Kampong Kuantan in West-Malaysia?
- Wie verläuft die Phänologie der chiropterophilen Pflanzenarten im Untersuchungsgebiet? Wie viele Blüten der einzelnen Pflanzenarten öffnen sich pro Nacht im Untersuchungsgebiet?
- Welche Nektarvolumina und Nektarzuckermengen sezerniert eine Blüte im Nachtverlauf?
- Wie groß ist die gesamte Energiemenge, die von allen geöffneten Blüten der chiropterophilen Pflanzen pro Nacht im Untersuchungsgebiet produziert wird?
- Wie viel Nektar kann ein Blütenbesucher zu einem bestimmten Nachtzeitpunkt bei einem Blütenbesuch erhalten? Welcher Energiemenge („standing crop“) entspricht dies?

Anhand der pro Nacht von den chiropterophilen Pflanzen im Untersuchungsgebiet produzierten Energiemenge sowie des Tagesenergiebedarfs der obligat nektarivoren Flughundart *Macroglossus minimus* (Kapitel 4) wurde die theoretische Populationsgröße dieser Flughundart auf Grundlage der nahrungsenergetischen Tragfähigkeit des Untersuchungsgebiets berechnet.

## 2. Das Untersuchungsgebiet

### 2.1. Gebietsbeschreibung und Untersuchungszeitraum

Die Freilandarbeiten zur vorliegenden Arbeit wurden im Zeitraum von April 2000 bis März 2001, im August 2001 sowie von März 2002 bis Februar 2003 am Unterlauf des Flusses Sungai Selangor an der Westküste West-Malysias durchgeführt. Außerdem wurde für die vorliegende Studie in Teilen auf Daten zurückgegriffen, die ich bereits 1998 erhoben hatte. Wo dies der Fall ist, weise ich ausdrücklich darauf hin.

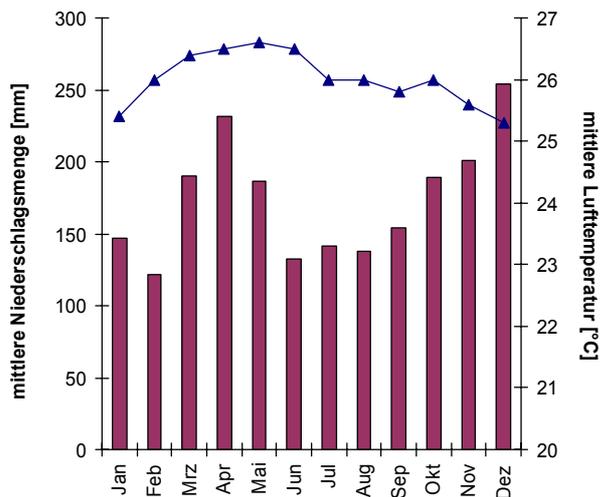
Das Untersuchungsgebiet lag in einer mangrovengesäumten Flussschlinge des Sungai Selangor bei dem Ort Kampong Kuantan, etwa 9 km Luftlinie und 24 Flusskilometer von der Mündung des Flusses entfernt auf den Koordinaten 3°22'N und 101°18'E. Der Sungai Selangor mündete bei der Stadt Kuala Selangor in die Straße von Melacca und wurde von der offenen See her stark gezeitenbeeinflusst. Der Tidenhub in Kampong Kuantan war so stark, dass er flussauf bis hinter den Ort Batang Berjuntai wahrgenommen werden konnte, der immerhin etwa 22 km Luftlinie von der Flussmündung entfernt lag. Im Untersuchungsgebiet betrug der Tidenhub regelmäßig immer noch mehr als 2 m, der größte Unterschied zwischen äquinocialer Spring- und Nipptide lag bei etwas mehr als 4 m (Chang et al. 1996). Im Untersuchungsgebiet besaß das Flussbett in etwa eine Breite von 40 bis 50 Metern.

Der starke, fortwährende Gezeitenstrom hat das Untersuchungsgebiet stark überprägt. Da in diesem Abschnitt des Flusses noch keine konstruktiven Eindeichungsmaßnahmen vorgenommen wurden, wurden vor allem bei Springtiden große Teile des umliegenden Landes überschwemmt. Dabei wurde jedoch kein reines Meerwasser in den Bereich des Untersuchungsgebietes eingeschwenkt, sondern nur Brackwasser unterschiedlicher Salinität. Der Salzgehalt hing ab vom Tidenhub und damit von der Menge des in den Unterlauf zurückgedrückten Wassers sowie dessen Durchmischung mit dem von flussauf nachströmendem Süßwasser (Chang et al. 1996).

Der eigentliche Bereich der Flussmangrove war, verglichen mit der Ausdehnung von Küstenmangrovenzönosen, nur auf einen schmalen Gürtel beiderseits des Flusses beschränkt. Typischerweise gliederte sich die Flussmangrove im Untersuchungsgebiet folgendermaßen: Direkt am Flussufer wuchs meist in dichten Reinbeständen die Mangrovenpflanze *Sonneratia caseolaris* in Form eines Streifens von etwa 5 bis 15 Metern Breite und 2 bis 15 Metern Wuchshöhe. Landeinwärts an die *Sonneratia caseolaris* Bestände anschließend wuchsen ausgedehnte, sehr dichte Bestände aus Nipahpalmen (*Nypa fruticans*) und Sagopalmen (*Metroxylon sagu*), die gut ein Drittel der Fläche des Untersuchungsgebietes bedeckten. Kleinräumig, vor allem an rasch umströmten Prallhängen, ersetzten Nipahpalmen die Bestände von *Sonneratia caseolaris*.

Abgesehen von der Flussmangrove wuchs im Untersuchungsgebiet keine natürliche Vegetation mehr; die Flächen waren mehr oder weniger stark anthropogen überprägt und bestanden entweder aus aktuell kultivierten Flächen oder ehemals kultivierten Flächen mit Sekundärwaldbestand unterschiedlicher Struktur und Sukzessionsstadien. Die kultivierten Flächen wurden traditionell kleinräumig für den Anbau von Obstbäumen wie den chiropterophilen Pflanzen Durian (*Durio zibethinus*) und Banane (*Musa spp.*) sowie vieler weiterer nicht chiropterophiler Arten in Mischkultur genutzt. In den Jahren während der Freilandarbeiten zu dieser Studie wurden diese traditionellen Mischkulturen aber mehr und mehr zu Monokulturen der Ölpalme (*Elaeis guinensis*) umgewandelt. Die Kulturflächen nahmen, zusammen mit dem im Untersuchungsgebiet gelegenen Ort Kampong Kuantan, etwa ein Drittel der Fläche des Untersuchungsgebietes ein. Die Häuser standen in der für West-Malaysia typischen lockeren Siedlungsform meist relativ weit voneinander entfernt. Auf den dazwischen liegenden Gärten wurden Obstbäume gepflegt, deren Artenzusammensetzung weitgehend jener des Kulturlandes entsprach.

Aufgrund der raschen und einschneidenden strukturellen Veränderung des Untersuchungsgebietes durch intensive Bautätigkeiten und der fortschreitenden Rodung und Umwandlung der artenreichen Sekundärwald- und Mischkulturflächen in Ölpalm-Monokulturen erschloss ich zu Beginn des Jahres 2002 eine weitere Fläche (im Folgenden als Versuchsfläche bezeichnet) außerhalb des bestehenden Untersuchungsgebiets. Dies war eine dicht mit Kulturbananenstauden bewachsene Fläche etwa 1,3 km westlich des Untersuchungsgebietes. Aufgrund der engen räumlichen Nachbarschaft beider Gebiete war es mir möglich, beide Flächen für die Studie zu nutzen.



**Abb. 1:** Klimadiagramm von Klang, Malaysia. Dargestellt sind die langjährigen Monatsmittel der Niederschlagsereignisse und der Lufttemperatur. Die Balken zeigen die Niederschläge, die Dreiecke die Temperatur. Quelle: Malaysian Meteorological Services 2002.

Lufttemperatur schwankt im Jahresverlauf nur geringfügig, ist aber in den Monaten März bis Juni am höchsten (Malaysian Meteorological Service 2002).

## 2.2. Erstellung einer Karte des Untersuchungsgebietes

Mit einem GPS-Gerät (GARMIN, GPS 12XL) und dem GIS-Programm TNT Atlas (Micro Images) wurde eine grobe Gebietskarte des Untersuchungsgebiets erstellt. Neben der Einmessung vom Menschen geschaffener Landmarken (z.B. Wege, Kreuzungen) und der Bestimmung der Gebietsfläche wurde vom Boot aus auch der Flussverlauf vermessen. Die Koordinaten wichtiger Fixpunkte für die Telemetrie (Kap. 3) wurden wiederholt eingelesen, um durch die Mittelung der Ergebnisse die geräteeigene Messungengenauigkeit einzuschränken und Folgefehler bei der telemetrischen Peilungsberechnung zu minimieren.

Insgesamt wurden 335 GPS-Datenpunkte aufgezeichnet und verarbeitet. Das Untersuchungsgebiet hatte eine Fläche von 110,8 ha. Der Flussabschnitt innerhalb des Untersuchungsgebietes besaß eine Länge von 3360 m.

Die Laborarbeiten wurden im etwa 9 km Luftlinie von Kampong Kuantan entfernten Kuala Selangor Nature Park, einem an der Mündung des Sungai Selangor gelegenen Mangrovenschutzgebiet durchgeführt.

Das Klima der malaysischen Halbinsel ist dauerfeucht ohne ausgeprägte Klimaschwankungen (Nieuwolt 1969, Tjia 1988). Die jährliche Niederschlagsmenge beträgt in Klang, welches etwa 40 km SSE vom Untersuchungsgebiet entfernt liegt, etwas mehr als 2000 mm, und steigt im Inland, auch aufgrund orographischer Faktoren, zum Teil erheblich an. Der Jahresgang zeigt zwei trockenere Perioden im Februar sowie von Juni bis August (Abb. 1). Der Nordostmonsun bringt vor allem in den Monaten November und Dezember ergiebige Regenfälle, überwiegend aber an der Ostküste West-Malysias. Die

### 3. Material und Methoden

#### 3.1. Charakterisierung der Nahrungspflanzen

##### 3.1.1. Bestimmung und Nomenklatur

Die Bestimmung potentieller Nahrungspflanzen wurde vor Ort mit Hilfe von Corner (1940), dem auch die wissenschaftliche Namensgebung folgt, und Keller (1996) durchgeführt. Soweit vorhanden, wurden deutsche Trivialnamen Rehm & Espig (1996) entnommen.

Es wurde auch die fachkundige Hilfe der vor Ort ansässigen Bevölkerung genutzt; die malaiischen Trivialnamen konnten mit Hilfe von Corner (1940) übersetzt werden.

##### 3.1.2. Nektarsekretionsmessung

Um die von den Blüten der drei chiropterophilen Pflanzenarten *Sonneratia caseolaris*, *Musa x paradisiaca* sowie *Durio zibethinus* pro Nacht produzierten Nektarenergiemengen zu bestimmen, wurden das von einer Blüte produzierte Nektarvolumen und die Zuckerkonzentration dieses Nektars gemessen. Dazu wurden die im späteren Nachtverlauf gemessenen Blüten vor der Anthese mit Stoffbeuteln verhüllt. Unmittelbar nach dem Erblühen wurden stündlich die von den Blüten sezernierten Nektarmengen gemessen (Faegri & Pijl 1979, Dafni 1992, Corbet 2003). Dazu wurde der Nektar entweder mit einer 1 ml – Spritze, deren Kanülenspitze mit einem dünnen und flexiblen Plastikschauch verlängert war, um Verletzungen der Blüte, insbesondere aber der Nektarien zu verhindern, oder – bei sehr kleinen Nektarmengen – mit einer 50 µl fassenden Mikropipette aus dem Blütengrund entnommen. Die Nektarvolumina wurden auf 10 µl genau abgelesen. Die Blüten blieben, bis auf die kurzen Nektarentnahmen, während der gesamten Nacht verhüllt. Die Zuckerkonzentrationen wurden mit einem Refraktometer (Fa. ANALYTEC, Messbereich 0-32 %) auf 0,1 % genau gemessen. Die Umrechnung der vom Refraktometer angezeigten Zuckermassenanteile (% Masse/Masse) in Gramm Zucker pro Milliliter erfolgte nach Dafni (1992) sowie Prys-Jones & Corbet (1991) mittels der Formel:

$$Z = d V C 100^{-1} \text{ [g]}$$

Z = Zuckergehalt  
 d = Dichte der Lösung  
 C = % Zucker

Bei dieser Berechnung musste die mit steigendem Zuckergehalt zunehmende Dichte der Zuckerklösung berücksichtigt werden (nach Dafni (1992) sowie Prys-Jones & Corbet (1991)):

$$d = 0,0037291 C + 0,0000178 C^2 + 0,9988603$$

Die Konversion von Gramm Zucker pro Milliliter Nektar in kJ erfolgte über die Angaben zur Nektarzuckerzusammensetzungen der Nahrungspflanzen (prozentuale Anteile von Glucose, Fructose und Saccharose am Gesamtzuckergehalt) in Baker et al. (1998). Daraus ergaben sich für *Sonneratia caseolaris* 15,97 kJ g<sup>-1</sup>, für *Musa spp.* 15,86 kJ g<sup>-1</sup> und für *Durio zibethinus* 16,06 kJ g<sup>-1</sup>.

Während die Infloreszenzen von *Musa x paradisiaca* und die Blüten von *Durio zibethinus* meist ohne zusätzliche Hilfsmittel erreicht werden konnten, waren die mehrstündigen Messreihen bei *Sonneratia caseolaris* auf sehr tief hängende, vom Ufer her erreichbare Blüten beschränkt. Der Einsatz von Leitern oder gar Messungen vom Boot aus waren aufgrund des Wuchsortes im tiefgründigen Mangrovensediment und den im Gezeitenrhythmus stark schwankenden Wasserständen über das erforderliche Zeitintervall von mindestens 12 h nicht möglich. Aus diesem Grunde wurde der Nektarsekretionsgang von *Sonneratia caseolaris* nur an Blüten einer einzigen vom Land her erreichbaren Pflanze erhoben.

### 3.1.3. Messungen des „standing crops“

Der „standing crop“ wurde für *Sonneratia caseolaris* und *Musa x paradisiaca* zu jeder Nachtstunde des Blühverlaufes erfasst, in dem mit der oben beschriebenen Methode die Nektarvolumina und Zuckerkonzentrationen gemessen und die entsprechenden Nektarenergiegehalte berechnet wurden. Dabei wurde für jede Messung eine andere Blüte gewählt, um die Unabhängigkeit der Messungen zu gewährleisten. Im Gegensatz zu den Nektarsekretionsverlaufsmessungen wurden die Blüten vor der Messung nicht verhüllt, damit im Vorfeld der Messung ein ungestörter Zugang des natürlichen Besucherspektrums zur Blüte möglich war.

Im Gegensatz zu den Messungen der stündlichen Nektarsekretion konnte für die Erfassung des „standing crops“ an *Sonneratia caseolaris* ein Boot eingesetzt werden. Auf diese Weise war es möglich, die Messreihen an einer wesentlich größeren Blütenzahl vorzunehmen. Dafür wurden anhand eines Gezeitenkalenders die entsprechenden Zeitpunkte der Höchstwasserstände ermittelt, um eine Erreichbarkeit der Blüten zur jeweiligen Messstunde vom Boot aus zu gewährleisten. Aufgrund der nach der Flut rasch wieder fallenden Wasserstände waren Nektarentnahmen nur in einem sehr engen Zeitfenster möglich. Die Benutzung des Tidenkalenders war auch für alle anderen Arbeiten an *Sonneratia caseolaris*, die vom Boot aus durchgeführt wurden, obligatorisch.

Während die Infloreszenzen von *Musa x paradisiaca* von den Flughunden zumeist völlig unbehindert angefliegen werden konnten, lagen einige *Sonneratia*-Blüten zum Teil weit im Kroneninneren oder waren direkt durch Blatt- oder Astwerk verdeckt. Dies führte dazu, dass Flughunde nicht mehr ungehindert an diese Blüten anfliegen und landen konnten. Aus diesem Grunde wurden die gemessenen Blüten entsprechend ihrer „Zugänglichkeit“ in vier Klassen eingeteilt, wobei 1 einer sehr exponierten Blütenposition mit völlig unbehindertem Anflug entsprach, 2 einer eingeschränkten Exponierung, 3 einer Blüte im Kroneninneren, welche die Blütenbesucher nicht mehr ungehindert anfliegen konnten und 4 einer direkt durch Laub- und Astwerk verdeckten Blüte. Außerdem wurde die Höhe jeder Blüte von *Sonneratia caseolaris*, an welchen der „standing crop“ gemessen wurde, notiert. Da die Messungen vom Boot aus erfolgten, gab es dabei jedoch keine absolute Höhenreferenz (Höhe über Grund etc.). Deshalb wurde als Bezugspunkt für die Höhenangabe die deutlich an den Ästen der Pflanzen erkennbare Hochwasserlinie (Höchststand bei Springtide) herangezogen. Die Einteilung der Blüten erfolgte in 2 Höhenklassen, wobei die Höhenklasse 1 einer Blütenhöhe von unter 1 m und die Höhenklasse 2 einer Blüte in mindestens 1 m Höhe über der Hochwasserlinie entsprach. Blüten unterhalb der Hochwasserlinie wurden nicht gemessen. Die Auswertung der Messungen des „standing crops“ geschah unter Berücksichtigung der Zugänglichkeitsklasse und der Höhenklasse der Blüten.

### 3.1.4. Phänologie, Blütenzahlen und -dichte

Um die Blütendichte [ $n \text{ Blüten ha}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ] von *Sonneratia caseolaris* und *Musa x paradisiaca* im Untersuchungsgebiet zu bestimmen, wurden detaillierte Beobachtungen zum Blühverlauf und der Lebensdauer der Blüten sowie regelmäßige Zählungen der Blütenzahlen dieser Pflanzenarten durchgeführt. Außerdem wurden Kartierungen des Bestandes von *Durio zibethinus* vorgenommen sowie dessen Blühverlauf und Anzahl an Blüten dokumentiert. Die Angaben zu den Zeitpunkten von Sonnenuntergang und Sonnenaufgang entstammen dem Programm Skymap Pro 8.0 (Sky Map Software, England).

#### *Sonneratia caseolaris*

Die Bestandeskartierung blühaktiver Pflanzen von *Sonneratia caseolaris* erwies sich als schwierig, da viele Pflanzen keinen sichtbaren Stamm ausbildeten, sondern sich dieser bereits tief im Mangrovenschlamm in einzelne Hauptäste verzweigte. Hinzu kam die sehr dichte Bestandesstruktur, bei der die Kronen der Bäume sehr weit ineinander ragten. In Folge dessen

ließen sich die einzelnen Individuen nicht präzise voneinander abgrenzen. Aus diesem Grund beschränkte ich mich auf die Erfassung der in Bestandesabschnitten vorhandenen Blüten, unabhängig von den Individuen, die diese Blüten hervorgebracht hatten.

Der *Sonneratia*-Bestand in Kampong Kuantan war nicht gleichförmig aufgebaut. In manchen Bereichen war nur eine niedrig wachsende Baumreihe (ca. 5 m Höhe über der Hochwasserlinie) vorhanden, in anderen Abschnitten wuchsen die Bäume in drei Reihen mit bis zu 15 m Höhe. Um dieser Bestandesheterogenität gerecht zu werden, erfolgten die Zählungen vorhandener Blüten in 6 permanenten Transekten in verschiedenen Flussabschnitten. Die Transekte waren mit Trassierband markiert und mit dem GPS vermessen worden. Die Erfassungen der Blütenzahlen an *Sonneratia caseolaris* wurden von April 2002 bis Februar 2003 durchgeführt. Mindestens einmal im Monat erfolgten Zählungen der in den Transekten vorhandenen Blüten. Die Zählungen fanden ausschließlich nachts statt. Dies geschah deshalb, weil die sich erst nach Einbruch der Dunkelheit öffnenden Blütenknospen im dichten Blattgewirr nur sehr schwer zu entdecken waren. Bereits geöffnete Blüten ließen sich aufgrund des großen Durchmessers und der zahlreichen, gelblich-weißen Antheren auch nachts leicht entdecken. Die Zählungen fanden erst nach 20:30 Uhr statt, um zu gewährleisten, dass sich die Blüten bereits geöffnet hatten. Zur Zählung wurden starke Scheinwerfer verwendet, mit denen die markierten Abschnitte abgesucht wurden. Dabei fand die Suche nur an der dem Fluss zugewandten Seite des Bestandes statt. Die Zählung dauerte in jedem Abschnitt so lange, bis für einen mindestens 5-minütigen Zeitraum keine weiteren Blüten entdeckt werden konnten. Für jedes Transekt wurde die Blütenzahl für eine Transektlänge von 100 m berechnet, anschließend wurden die Messwerte der einzelnen Transekte zusammengefasst. Da bei dieser Erfassungsmethode das Innere sowie die Rückseite des Bestandes aufgrund der erschwerten Zugänglichkeit der Flussmangrove nicht durchsucht werden konnten, wurde die erfasste Blütenzahl mit dem Faktor 2 multipliziert. Dieser Faktor beruht auf der Annahme, dass sich auf der Rückseite und im Inneren der Bestandesabschnitte dieselbe Anzahl Blüten befand, die vom Fluss aus erfassbar war. Aus diesen Daten wurden die Blütenzahlen des gesamten, im Untersuchungsgebiet liegenden Flussabschnittes sowie die mittlere flächenbezogene Blütendichte [ $n$  Blüten  $\text{ha}^{-1} \text{d}^{-1}$ ] berechnet.

### *Musa x paradisiaca*

Um die blühenden Exemplare von *Musa x paradisiaca* im Untersuchungsgebiet zu erfassen, wurden von April 2000 bis März 2001 vom Wegenetz des Untersuchungsgebiets aus ein Mal pro Monat alle, von den Wegen aus sichtbaren Infloreszenzen gezählt. Da das Untersuchungsgebiet aufgrund der teilweisen Bebauung nicht in allen Teilen unbeschränkt zugänglich war (Privatgrundstücke), wurde die Anzahl der Infloreszenzen mit dem Faktor 2 multipliziert. Die Höhe des Faktors beruhte auf Stichprobenzählungen, bei denen blühende *Musa*-Infloreszenzen in unbeschränkt zugänglichen Teilgebieten zunächst von den Wegen, im Anschluss daran auf der gesamten Fläche gezählt wurden. Der Vergleich beider Zählungen ergab, dass von den Wegen aus rund die Hälfte aller blühenden Bananenstauden erfasst werden konnte. Jede Zählung wurde in der Stunde vor Sonnenuntergang durchgeführt, um die zuverlässige Erfassung der sich bereits am späten Nachmittag öffnenden Brakteen zu gewährleisten.

Während die Lebensspanne der Blüten von *Sonneratia caseolaris* nur eine Nacht währte, boten die Infloreszenzen von *Musa x paradisiaca* über viele Nächte hinweg Nektar an. Um die Lebensdauer einer Infloreszenz und die Anzahl der über ihre gesamte Lebensdauer gebildeten Brakteen zu bestimmen, wurden auf der Versuchsfläche Bananenstauden vor dem ersten Erblühen der Infloreszenz markiert und der weitere Blühverlauf regelmäßig dokumentiert. Leider waren alle Versuchsreihen durch das Abhacken der Infloreszenzen vor ihrem Verblühen zerstört worden. Dennoch konnte die Blühdauer der Infloreszenzen über einen „Umweg“ präzise ermittelt werden: Die abgefallenen Brakteen hinterließen an der Infloreszenzachse charakteristische Narben, die deutlich zu erkennen waren. Über die Zählung dieser Brakteennarben an vollständig abgeblühten Infloreszenzen konnte deren Blühdauer bestimmt werden, da an den

markierten Infloreszenzen der Blühverlauf bis zum Zeitpunkt des Abhackens genau erfasst worden war (mittlere Anzahl der sich täglich öffnenden Brakteen bekannt).

#### *Durio zibethinus*

Von April 2000 bis März 2001 wurden die im Gebiet wachsenden Durianbäume gezählt und auf ihre Blühaktivität hin überprüft. Da es sich bei *Durio zibethinus* um einen ausgeprägten Saisonblüher handelt, wurden die Blütenzählungen während der kurzen Blütezeit in sehr engen Abständen von nur wenigen Tagen vorgenommen. Da die komplette Zählung der geöffneten Blüten eines Baumes aufgrund der Wuchshöhe und der sehr großen Blütenzahl nicht möglich war, wurden an jedem Baum die Blüten eines 2 m langen, blütenbesetzten Astabschnittes gezählt. Das Ergebnis dieser Stichprobe wurde anschließend über die Schätzung der Gesamtlänge aller blütenbesetzten Astabschnitte auf den ganzen Baum hochgerechnet.

### **3.2. Nektarenergiedichte im Untersuchungsgebiet**

Um die Nektarenergiedichte des Untersuchungsgebietes zu messen, wurde aus der mittleren Blütendichte, den Messungen der von einer Blüte produzierten Nektarvolumina und Nektarzuckermengen sowie den daraus berechneten Energiemengen die im nächtlichen Mittel von den Nahrungspflanzen nektarivorer Flughunde produzierte Ressourcenmenge in [g Zucker ha<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>] bzw. [kJ ha<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>] kalkuliert. Die Berechnung der Zuckermengen erfolgte unter Berücksichtigung der Dichte des Nektars, die Konversion von g Zucker in kJ erfolgte mit den Angaben zu den Nektarzuckerzusammensetzungen der einzelnen Pflanzen in Baker et al. (1998).

### **3.3. Populationsgröße von *Macroglossus minimus* auf der Grundlage der nahrungsenergetischen Tragfähigkeit des Untersuchungsgebiets**

Um die nahrungsenergetische Tragfähigkeit des Untersuchungsgebietes („carrying capacity, z.B. Sutherland 1996) für *Macroglossus minimus* zu berechnen und damit seine theoretische Populationsgröße im Untersuchungsgebiet zu bestimmen, wurde die von den chiropterophilen Pflanzen produzierten Nektarenergiemengen durch den täglichen Energiebedarf von *Macroglossus minimus* (Kap. 4) dividiert. Dabei wurde aber nicht die mittlere Nahrungsmenge, sondern ihr gemessenes Minimum zur Populationsgrößenberechnung herangezogen (Mühlenberg 1993). Als Grundlage der Kalkulation der minimalen Ressourcenmenge wurde die kleinste bei den Kartierungen erfasste Blütenzahl verwendet. In die Berechnung gingen nur die beiden Arten des „steady state“-Blühtyps ein, da jegliche zusätzliche Blühaktivität einer Pflanze des „big bang“-Typs die Nektardichte erhöhte.

Dabei wurden folgende idealisierte Annahmen getroffen: (1) Sämtlicher, von den chiropterophilen Pflanzen produzierter Nektar wurde ausschließlich von dem nektarivoren Flughund *Macroglossus minimus* ausgebeutet, es gab also keine interspezifische Konkurrenz um Nahrungsressourcen. (2) Die Flughunde beuteten die vorhandenen Ressourcen vollständig aus. (3) Die Flughunde blieben innerhalb des Gebietes, sie wichen nicht in benachbarte Habitate aus, um einer Nahrungsknappheit zu entgehen. (4) Flughunde aus benachbarten Habitaten drangen nicht in das Untersuchungsgebiet ein, um dort zu fouragieren. (5) Die Flughunde verfügten über keine Verhaltensmechanismen, welche die Überdauerung kurzfristiger Nahrungsverknappung erlaubten (z.B. Torpor).

### **3.4. Statistische Auswertung**

Die statistische Auswertung erfolgte mit den Programmen SPSS 13.0 (SPSS Inc., Chicago, Illinois) und STATISTICA 5.0 (StatSoft, Tulsa OK). Die Angabe der Signifikanzniveaus erfolgte mit höchstens 5 Dezimalstellen, dabei galt  $p < 0,05$  als signifikant,  $p < 0,01$  als hoch signifikant und  $p < 0,001$  als höchst signifikant. Die Abbildungen wurden erstellt mit dem Programm SigmaPlot 9.0 (Systat Software Inc., Point Richmond, CA).

## 4. Ergebnisse

### 4.1. Charakterisierung der Nahrungspflanzen nektarivorer Flughunde

Die Analyse des dem Fell der im Untersuchungsgebiet gefangenen nektarivorer Flughunde anhaftenden Pollens (Kap. 3) ermöglichte es, die folgenden 5 Nahrungspflanzen der Tiere zweifelsfrei zu identifizieren: *Sonneratia caseolaris*, *Musa spp.*, *Eugenia spp.*, *Durio zibethinus* sowie *Ceiba pentandra*. Diese werden im Folgenden charakterisiert.

#### *Sonneratia caseolaris* (L.) Engl.

Die Familie der Sonneratiaceae ist in Malaysia mit 4 Arten vertreten, von denen nur *Sonneratia caseolaris* im Untersuchungsgebiet vorkam. Die Gattung *Sonneratia spp.* umfasst typische Mangrovenpflanzen, wobei *Sonneratia caseolaris* auf Flussmangrovenbereiche beschränkt ist (Start 1974, Tomlinson 1986). Die Vorkommen dieser Flussmangrovenzönosen sind häufig nur sehr kleinräumig und isoliert, da sie auf die Ästuare und gezeitenbeeinflussten Unterläufe tropischer Flüsse beschränkt sind (Tomlinson 1986). Im Untersuchungsgebiet wuchs diese Art bestandsbildend entlang des Flusses Sungai Selangor.

*Sonneratia caseolaris* wird bis 15 m hoch und hat eine lichte, unregelmäßige und ausladende Wuchsform mit vielen langen, herabhängenden Ästen („Trauerweidenform“). *Sonneratia caseolaris* ist im Gegensatz zu den anderen Arten dieser Gattung eine „steady state“-Pflanze; sie blüht asaisonal und innerhalb einer Pflanzengruppe öffnen sich in jeder Nacht Blüten (Start 1974, Start & Marshall 1976, Tomlinson 1986). Die Blüten sind von radiärsymmetrischem Bau und gehören laut Dobat & Peikert-Holle (1985) zum Gestalttyp der Pinselblumen. Sie sitzen zumeist einzeln am Ende langer, herabhängender Zweige. Die Knospen sind zunächst vollständig von 6 bis 8 Kelchblättern umhüllt. Einige Stunden vor der Blütenöffnung beginnen diese sich zu teilen und der Griffel streckt sich mehrere Zentimeter über die Knospenspitze hinaus (Farbtafel 1). Zu diesem Zeitpunkt werden die Staubfäden sichtbar. Diese sind stark U-förmig gebogen, da sich die Staubbeutel noch im Inneren der Blüte befinden. Der Öffnungsvorgang der Blüten läuft innerhalb weniger Sekunden ab; hierbei strecken sich die Staubfäden und die Staubbeutel werden exponiert. Zeitgleich mit der Anthese beginnen die Blüten stark säuerlich nach verdorbener Milch oder Käse zu riechen (Artnamen!). Die Blüten besitzen 6 bis 8 kurze (ca. 1 cm lange), leuchtend dunkelrot gefärbte Kronblätter (bei geöffneter Blüte kaum zu sehen) und sehr zahlreiche, ca. 3 cm lange Staubfäden, die an der Basis leuchtend rot und zu den Staubbeuteln hin schmutzig weiß gefärbt sind. Die Staubbeutel selbst sind gelblich-weiß. Der Griffel ragt auch bei geöffneter Blüte deutlich über die Staubfäden hinaus (Gesamtlänge ca. 4,5 cm, Farbtafel 1). Die Blüten verblühen bereits nur wenige Stunden nach der Anthese noch in derselben Nacht.

#### *Musa spp.* und *Musa x paradisiaca* L.

Die Kulturbanane (*Musa x paradisiaca*) war die einzige chiropterophile Musaceae, die bei den Kartierungen im Untersuchungsgebiet erfasst werden konnte (Farbtafel 1). Diese ist nach Martin et al. (1987) und Rehm & Espig (1996) höchstwahrscheinlich aus der Hybridisierung der Arten *Musa acuminata* Colla und *Musa balbisiana* Colla hervorgegangen. Unter dem Sammelnamen *Musa x paradisiaca* werden mehr als 300 registrierte Zuchtformen zusammengefasst. Diese Pflanzen sind zumeist triploid, weshalb sie keine oder nur stark verkümmerte Pollen oder Samenanlagen bilden (Robinson 1996, Fortescue & Turner 2004). Die Fruchtentwicklung verläuft parthenokarp, ein Bestäubungsvorgang ist hierzu nicht nötig. Da die Kulturbanane aber weiterhin Nektar produziert, dient sie den Flughunden als wichtige Nahrungsquelle. Neben der Kulturform wuchsen in den Kampong Kuantan benachbarten Gebieten sehr wahrscheinlich auch weitere chiropterophile *Musa*-Arten.

Die Staude der Kulturbanane wird bis zu 9 m hoch und bringt nur eine terminale Infloreszenzachse hervor. An dieser, zumeist lotrecht herabhängenden Infloreszenz sitzen in Quirlen angeordnete Tragblätter (Brakteen), unter denen sich jeweils 2 Querreihen dichtstehender Blüten befinden. Diese Blüten sind vom Gestalttyp einer Rachenblume (Dobat & Peikert-Holle 1985). Unter den ersten Brakteen der jungen Infloreszenz sitzen ausschließlich weibliche Blüten, aus denen parthenokarp Früchte entstehen. Nach einigen Tagen bildet der Blütenstand bis zum Ende seiner Lebensdauer nur noch männliche Blüten aus. Die Brakteen heben sich schon am Nachmittag langsam an und geben zu Beginn der Nacht die unter ihnen liegenden Blüten frei. Blüten und Brakteen fallen zumeist in den darauf folgenden Morgenstunden, teilweise aber auch erst am nächsten Nachmittag von der Infloreszenzachse ab.

#### *Durio zibethinus* Murray

Die Bombacaceae *Durio zibethinus* (Durian) ist in der südostasiatischen Region weit verbreitet und wird dort seit vielen Jahrhunderten kultiviert. In den letzten Jahrzehnten sind mehrere hundert Zuchtformen entstanden, die zumeist mittels Klonung vermehrt werden und deren Früchte einen hohen Marktwert besitzen. Das ursprüngliche Verbreitungsgebiet der Wildform ist aufgrund der langen Kultivierungsgeschichte kaum mehr festzustellen (Corner 1940).

Der Baum selbst kann bis zu 40 m hoch werden und besitzt eine sehr ausladende Krone. *Durio zibethinus* ist ramiflor, wird aber auch als cauliflor beschrieben. Bereits Pijl (1936) beschrieb die Pflanze als chiropterophil (Farbtafel 1). Die sehr zahlreichen, in Clustern sitzenden Blüten sind vom Gestalttyp einer Pinselglockenblume (Dobat & Peikert-Holle 1985) und öffnen sich nur für wenige Stunden, bevor sie verblühen. Die Blüten sind selbstinkompatibel (George et al. 1992) und deswegen auf Fremdbestäubung angewiesen. Diese wird nach Beobachtungen von Soepadmo & Eow (1977), Start (1974) und Gould (1978) vornehmlich durch obligat nektarivore Flughunde, vor allem durch *Eonycteris spelaea*, erbracht. Mardan & Zainal (1986) verzeichneten keinen Fruchtsatz an Durianbäumen, wenn der Besuch der Blüten durch Flughunde experimentell ausgeschlossen wurde. Gould (1977) konnte neben den obligat nektarivoren Arten auch mehrfach den Flughund *Pteropus vampyrus* beim Blütenbesuch in Durianbäumen beobachten. Dies wird durch die Aussagen lokaler Jäger gestützt, die diese Flughundart gezielt an blühenden Durianbäumen schießen. In West-Malaysia hat *Durio zibethinus* eine Hauptblütezeit von Februar bis April und eine zweite Blütezeit von August bis September. Nachdem im Jahr 1998 fast die gesamte Durianblüte im Untersuchungsgebiet aufgrund großer Trockenheit ausgefallen war, blühten in den Jahren 2000 bis 2003 jeweils einige wenige Bäume, eine Massenblüte blieb aber auch in diesen Jahren aus. Im Untersuchungsgebiet wuchsen mehrere Dutzend Durianbäume im Kulturland und in den Gärten des Dorfes.

#### *Eugenia* spp. und *Eugenia malaccensis* L.

*Eugenia* spp. (Myrtaceae) ist in ganz West-Malaysia weit verbreitet und stellt dort die artenreichste Holzpflanzengattung dar (Corner 1940). Viele Arten werden ihrer Früchte wegen vom Menschen genutzt oder gezielt kultiviert.

Die Blütezeit der meisten Arten (wie z.B. *Eugenia malaccensis*) ist saisonal; manche Arten blühen aber auch asaisonal. Einige *Eugenia*-Arten blühen nur nachts, andere tagsüber oder über mehrere Tage hinweg. Die Blüten entsprechen dem Gestalttyp der Pinselblumen (Dobat & Peikert-Holle 1985). Das Bestäubungssyndrom der meisten Arten dieser Gattung ist entomophil, manche werden auch von Vögeln bestäubt. Für einige Arten wurde auch der Besuch nektarivorer Fledertiere nachgewiesen, unklar ist jedoch, ob sie obligat chiropterophil sind. Obwohl im Untersuchungsgebiet nur wenige *Eugenia* spp. wuchsen, konnten im Fell gefangener Flughunde (vor allem auf *Macroglossus minimus*) regelmäßig *Eugenia*-Pollen nachgewiesen werden (Kap. 3). Da diese Gattung stenopalyn ist, sich die Arten anhand des gefundenen Pollens also lichtmikroskopisch nicht unterscheiden ließen, konnten die von den Flughunden besuchten Arten nicht identifiziert werden. Nur bei einem einzigen *Macroglossus minimus*

gelang während der Telemetrie der Nachweis des Besuchs von *Eugenia malaccensis*-Blüten (Farbtafel 1). Dass neben den Blüten dieser nur saisonal blühenden Art jedoch noch andere *Eugenia*-Arten besucht wurden, zeigt die Präsenz von *Eugenia*-Pollen im Fell von *Macroglossus minimus* im gesamten Jahresverlauf (Kap. 3). Jedoch konnten an anderen blühenden *Eugenia*-Arten nie Flughunde beobachtet oder gefangen werden.

#### *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn.

Auch der Pollen von *Ceiba pentandra* (Bombacaceae), dem Kapokbaum, wurde im Fell gefangener *Eonycteris spelaea* nachgewiesen (Kap. 3). Diese Pflanzenart stammt ursprünglich aus dem tropischen Amerika, wird aber seit langem in Asien kultiviert und ist in Malaysia zu einem typischen „Dorfbaum“ geworden (Corner 1940).

Der Baum erreicht Wuchshöhen von bis zu 50 m, wird aber in Malaysia normalerweise nur bis zu 35 m hoch. *Ceiba pentandra* wirft die Blätter während der trockeneren Jahreszeiten ab und blüht, bevor neue Blätter gebildet werden; die Blütezeit in Malaysia ist etwa in den Monaten Februar bis März und Oktober bis November (Start 1974). Die Blüten sind vom Gestalttyp einer Glockenblume (Dobat & Peikert-Holle 1985) und öffnen sich erst nach Sonnenuntergang. Die Blüten sind in dichten Clustern angeordnet und verblühen noch in der Nacht der Anthese. Die Chiropterophilie dieser Art wurde bereits von Pijl (1936) und Baker & Harris (1959) beschrieben, Start (1974) beobachtete *Eonycteris spelaea* beim Besuch der Blüten von *Ceiba pentandra*. Allerdings wuchs im Untersuchungsgebiet und in den umliegenden Gegenden kein Kapokbaum. Da auch die Bewohner des Ortes keinen Standort dieser Pflanzenart kannten, musste es sich bei den Nachweisen von *Ceiba*-Pollen im Fell von *Eonycteris spelaea* (Kap. 3) um Pollenkörner handeln, die von den Tieren in das Untersuchungsgebiet hineingetragen wurden.

## 4.2. Ressourcenproduktion

### 4.2.1. Räumliches und zeitliches Blütenangebot

Innerhalb der Gesamtfläche des Untersuchungsgebietes von 110,8 ha war die Vegetation sehr heterogen strukturiert. Etwa ein Drittel der Gesamtfläche nahmen die Mangrovengesellschaften einschließlich der ausgedehnten Nipah- und Sagopalmenbestände ein. Ein weiteres Drittel der Fläche wurde von Sekundärwald unterschiedlicher Sukzessionsstadien bedeckt, in welchem allerdings außer wenigen, zumeist alten Durianbäumen keine chiropterophilen Pflanzen gefunden werden konnten. Die Telemetrie von *Macroglossus minimus* (Kap. 3) zeigte, dass die Tiere in diesen Gebieten nicht fouragierten. Mit Ausnahme von *Sonneratia caseolaris*, die entlang des gesamten Flusslaufes im Untersuchungsgebiet wuchs, befanden sich die meisten der während der Kartierungen erfassten chiropterophilen Pflanzen auf einer Fläche von 33,7 ha (im Folgenden „Kerngebiet“ genannt), die im Wesentlichen deckungsgleich mit der Siedlungs- und Kulturfläche war.

#### *Musa x paradisiaca*

Im Zeitraum von April 2000 bis März 2001 konnten von den Wegen des Untersuchungsgebietes aus bei den monatlichen Blütenzählungen im Mittel  $30,1 \pm 7,1$  ( $n=12$  Zählungen) blühende Pflanzen von *Musa x paradisiaca* erfasst werden (Abb. 2, Tab. 1). Da jede blühende *Musa*-Staupe nur eine Infloreszenz besaß, war die Zahl der blühaktiven Bananenstauden identisch mit der Anzahl vorhandener Infloreszenzen. An diesen Infloreszenzen öffneten sich in den jeweiligen Tagen der Bestandskartierungen im Mittel  $1,2 \pm 0,05$  ( $n=361$  Infloreszenzen) Brakteen pro Infloreszenz. Da zu den in der Stunde vor Sonnenuntergang erfolgenden Zählungen noch nicht alle Brakteen soweit geöffnet waren, dass eine verlässliche Erfassung der Blütenzahl hätte stattfinden können, wurde diese aus den Messungen des „standing crops“ von *Musa x paradisiaca* herangezogen ( $12,8 \pm 2,9$  Blüten pro Braktee). Dies ergab durchschnittlich 469,3

Blüten pro Zählung. Von den kartierten blühaktiven Infloreszenzen waren im Mittel  $27,8 \pm 6,5$  ( $n=12$  Zählungen) im Kerngebiet vorhanden. Auf der gesamten Restfläche konnten im Mittel nur  $2,3 \pm 1,2$  ( $n=12$  Zählungen) blühende Infloreszenzen pro Zählvorgang erfasst werden.

**Tab: 1:** Ergebnisse der Kartierungen ( $n=12$ ) von blühenden *Musa x paradisiaca*-Stauden im Untersuchungsgebiet im Zeitraum von April 2000 bis März 2001. Dargestellt sind die Mittelwerte der Anzahl der monatlich erfassten blühenden Pflanzen und deren geöffneten Brakteen sowie deren Minima und Maxima getrennt nach verschiedenen Bezugsflächen. SD: Standardabweichung. Außerdem enthält die Tabelle die für das Gesamtgebiet extrapolierte mittlere Anzahl blühender Stauden, Brakteen und Blüten. Die Anzahl der Blüten wurde aus den Daten der Messung des „standing crops“ an *Musa*-Infloreszenzen berechnet (12,8 Blüten pro Braktee). Der Berechnung der Dichte der Blüten liegen folgende Flächengrößen zugrunde: Ganzes UG: 110,8 ha, Kerngebiet: 33,7 ha, Restfläche (Ganzes UG minus Kerngebiet): 77,1 ha.

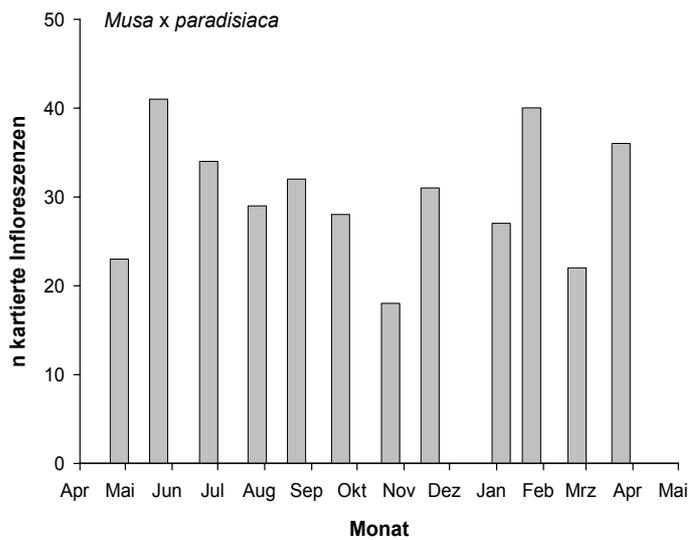
Bezugsfläche	Erfasst				Extrapoliert		
	Blühende Pflanzen/geöffnete Brakteen				Infloreszenzen/ Brakteen	Einzelblüten	Dichte [Einzelbl. ha <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> ]
	Mittel	SD	Min	Max			
Ganzes UG	30,1/36,7	7,1/9,1	18/21	41/53	60,2/73,3	938,7	8,5
Kerngebiet	27,8/34,1	6,5/8,4	17/20	38/49	55,6/68,2	873,0	25,9
Restfläche	2,3/2,6	1,2/1,4	0/0	4/5	4,6/5,2	66,6	0,9

Multipliziert mit dem Faktor 2,0 für übersehene bzw. aufgrund der Unzugänglichkeit mancher Teilbereiche des Untersuchungsgebietes nicht zählbare Infloreszenzen waren im Mittel pro Zählung 60,2 Infloreszenzen bzw. 73,3 geöffnete Brakteen mit 938,7 Blüten im gesamten Untersuchungsgebiet vorhanden. Dabei war jedoch die Dichte der extrapolierten Anzahl der Blüten im Kerngebiet etwa 30-fach größer als auf der gesamten Restfläche (Tab. 1); der Anteil der im Kerngebiet kartierten Blütenstände betrug 92,7 % aller im Gesamtgebiet gezählten blühenden Bananenstauden.

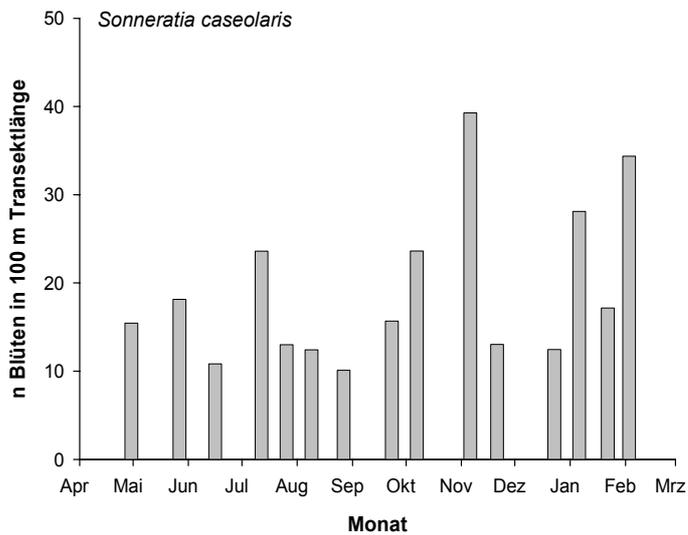
Abb. 2 verdeutlicht, dass *Musa x paradisiaca* bezüglich der Ausbildung von Blütenständen keine erkennbare Saisonalität besaß. Die Stauden produzierten fortwährend neue Ableger, die beim Erreichen ihrer Blühreife eine Infloreszenz hervorbrachten. Die Lebensdauer einer Infloreszenz betrug im Mittel  $81,2 \pm 16,9$  ( $n=9$ ) Tage. Während dieser Lebensspanne produzierte ein Blütenstand fortwährend neue Blüten, stellte also eine „verlässliche“ Nahrungsquelle für nektarivore Flughunde dar. An jedem Blütenstand öffneten sich innerhalb seiner Lebensspanne durchschnittlich  $4,9 \pm 1,5$  ( $n=9$ ) weibliche Brakteen sowie  $94,0 \pm 19,4$  ( $n=9$ ) männliche Brakteen; das Verhältnis weiblicher zu männlicher Brakteen lag bei  $5,2 \pm 1,0$  % ( $n=9$ ). Die Gesamtzahl der pro Staude ausgebildeten Brakteen betrug somit im Mittel  $98,9 \pm 20,5$  ( $n=9$ ).

### *Eugenia malaccensis*

Bei den Gebietsbegehungen wurden drei *Eugenia malaccensis* identifiziert, die alle im Kerngebiet wuchsen. Diese Pflanzen blühten gleichzeitig von der zweiten Februarwoche bis zur ersten Märzwoche 2001. Allerdings bildeten die Bäume nur wenige Blüten aus: Der erste Baum hatte nur an ca. 5 % der Zweige Blütenknospen ausgebildet, der zweite Baum an ca. 10 % und der dritte Baum an ca. 25 %. Diese Knospen öffneten sich sukzessive, so dass während der 3 Wochen dauernden Blütezeit fortwährend geöffnete Blüten an den Bäumen zu finden waren. Detaillierte Erfassungen des Blühverlaufes wurden nicht durchgeführt, da die Bäume allesamt auf privaten, nicht zugänglichen Grundstücken standen. Eine Stichprobenzählung am dritten Baum zum Zeitpunkt des Blühmaximums ergab etwa 250 gleichzeitig geöffnete Blüten.



**Abb. 2:** Im Zeitraum von April 2000 bis März 2001 monatlich erfasste Anzahl blühender Stauden von *Musa x paradisiaca*. Kartierung aller der von den Wegen des Untersuchungsgebiets aus sichtbaren blühenden Stauden.



**Abb. 3:** Ergebnisse der Blütenkartierungen von *Sonneratia caseolaris* in 6 permanenten Transekten entlang des Flusses im Untersuchungsgebiet im Zeitraum von April 2002 bis Februar 2003. Dargestellt sind die Mittelwerte der Blütenzahlen von *Sonneratia caseolaris* je Zählung in einer Transektlänge von 100 m (nur eine Flussuferseite).

*Sonneratia caseolaris*

Im Zeitraum von April 2002 bis Februar 2003 wurden pro Kartierung durchschnittlich  $19,2 \pm 8,9$  ( $n=15$  Zählungen) Blüten pro 100 m Transektlänge gezählt (Abb. 3, Tab. 2).

**Tab: 2:** Ergebnisse der Blütenkartierungen von *Sonneratia caseolaris* in 6 permanenten Transekten entlang des Flusses im Untersuchungsgebiet. Zeitraum der Kartierungen ( $n=15$ ): April 2002 bis Februar 2003. Dargestellt sind der Mittelwert der Blütenzahlen in einer Transektlänge von 100 m (nur eine Flussuferseite!) sowie die kleinste und größte Blütenzahl. SD: Standardabweichung. Außerdem enthält die Tabelle die für den gesamten Flussabschnitt des Untersuchungsgebietes bzw. für das Gesamtgebiet extrapolierte mittlere Anzahl geöffneter Blüten. Der Berechnung der Blütenzahl entlang des gesamten Flussabschnitts im Untersuchungsgebiet und der Dichte der Blüten wurden folgende Längen bzw. Flächengrößen zugrunde gelegt: Flusslänge: 3360 m, ganzes UG: 110,8 ha.

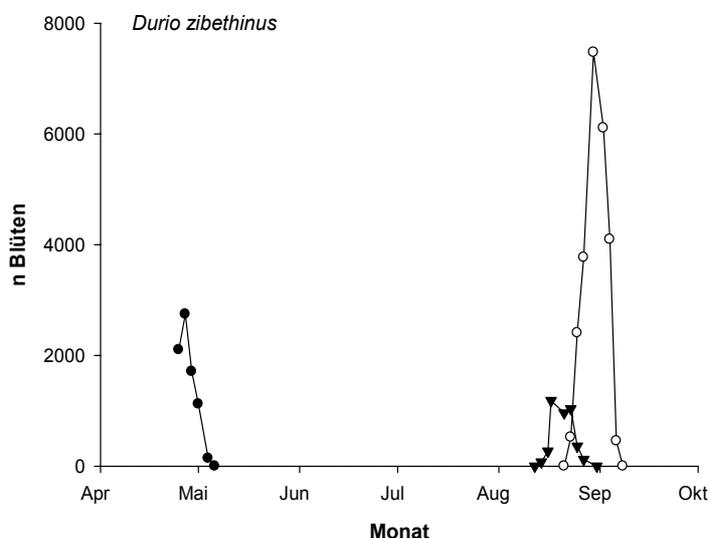
Blütenzahlen in 6 permanenten Transekten	Erfasst				Extrapoliert	
	Geöffnete Blüten pro 100 m Transekt				Blüten auf gesamter Flusslänge im UG	Dichte [Blüten ha <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> ]
	Mittel	SD	Min	Max		
	19,2	8,9	10,1	39,3	2574,7	23,2

Extrapoliert (multipliziert mit dem Faktor 2 für nicht gefundene, im Inneren bzw. auf der Rückseite der *Sonneratia*-Bestände geöffnete Blüten) ergab dies im Mittel pro Zählung eine Blütenzahl von 38,4 Blüten pro 100 m Uferlänge (eine Flussuferseite). Hochgerechnet auf den gesamten Flussabschnitt im Untersuchungsgebiet waren im nächtlichen Mittel 2575 Blüten in den *Sonneratia caseolaris*-Beständen an beiden Ufern geöffnet.

Wie zuvor bei *Musa x paradisiaca* war auch bei *Sonneratia caseolaris* keine ausgeprägte Saisonalität der Blühphasen zu erkennen. Bei jeder der Zählungen wurden geöffnete Blüten gefunden; allerdings fluktuierten die Blütenzahlen mitunter sehr stark von Zählung zu Zählung. So waren am 27.08.2002 nur 10,1 Blüten pro 100 m Abschnitt vorhanden, etwa 2,5 Monate später blühten am 6.11.2002 in den gleichen Abschnitten 39,3 Blüten auf 100 m Transektlänge, also fast viermal so viele. Selbst innerhalb eines Monats waren die Schwankungen der Blütenzahlen beträchtlich: Am 6.11.2002 waren 39,3, nur 15 Tage später am 21.11.2002 nur 13,1 Blüten auf 100 m Transektlänge geöffnet.

### *Durio zibethinus*

Während *Sonneratia caseolaris* und *Musa x paradisiaca* dem „steady state“-Blühtyp entsprechen, handelte es sich bei *Durio zibethinus* um einen ausgesprochen saisonalen Massenblüher („big bang“-Typ). Im Untersuchungsgebiet wurden im Zeitraum von April 2000 bis März 2001 insgesamt 26 blühfähige Durianbäume unterschiedlicher Größe und verschiedenen Alters erfasst, wobei mit 18 Individuen die Mehrheit der blühfähigen Pflanzen im Kerngebiet wuchs. Da sehr junge Bäume noch nicht im blühfähigen Alter waren und sehr alte Bäume den Aussagen der Dorfbewohner zufolge zum Teil seit vielen Jahren nicht mehr geblüht hatten, wurden diese Bäume nicht mit erfasst. Da in den Untersuchungszeiträumen nur wenige Durianbäume zur Blüte kamen, konnte die Blühaktivität nur von 3 Individuen erhoben werden. Die Erfassung der Blütenzahlen einer Pflanze im April 2000 begann erst nach deren Blühbeginn. Hierbei handelte es sich um einen ca. 15 m hohen Baum mittleren Alters. Bereits vor dem Beginn der Erfassungen hatten nach Auskunft der örtlichen Bevölkerung im Februar und März einige andere Bäume geblüht, die Blütezeit war also bereits fast verstrichen. Im August und September 2000 wurde der Blühverlauf zweier weiterer Bäume dokumentiert: Ein etwa 35 m hoher Baum mit weit ausladender Krone und eine junge Pflanze von etwa 10 m Höhe. In diesem Zeitraum blühten auch zahlreiche Durianbäume außerhalb des Untersuchungsgebietes. Die 3 Individuen, deren Blühverlauf überwacht wurde (Blühverlauf in Abb. 4), wuchsen innerhalb des Kerngebietes.



**Abb. 4:** Blühverlauf und Blütenzahlen von *Durio zibethinus* im Untersuchungsgebiet. Im Zeitraum von April 2000 bis März 2001 erfasste Anzahl geöffneter Blüten von 3 verschiedenen Bäumen. Extrapolierung der gesamten Blütenzahl eines Baumes durch Zählung der geöffneten Blüten in den Clustern eines 2 m langen Astabschnittes. Punkte: Baum mittleren Alters, ca. 15 m Höhe. Dreiecke: Junger Baum, ca. 10 m Höhe. Kreise: alter Baum, ca. 35 m Höhe. Die Darstellung deckt nur den Zeitraum bis zum Monat Oktober ab, da bis März 2001 keine weitere Blühaktivität registriert werden konnte.

Der ausgesprochen saisonale Blühverlauf dieser Art ist in Abb. 4 gut zu erkennen. Bei den beiden Individuen, die in den Monaten August und September 2000 überwacht wurden, fand die komplette Blüte innerhalb eines Zeitraumes von 18 bzw. 19 Tagen statt (gemessen vom Tag vor dem Aufgehen der ersten Blüte bis zum Tag, an welchem der Baum vollständig abgeblüht war). Auch der Baum, dessen Blühbeginn im April 2000 nicht erfasst werden konnte, hatte innerhalb von 11 Tagen seine Blühphase vollständig abgeschlossen. Innerhalb des jeweiligen Blühzeitraumes bildeten die Pflanzen sehr viele Blüten aus. Vor allem an dem alten, ausladenden Durian öffneten sich während der Blühphase jede Nacht zum Teil mehrere tausend Blüten (extrapoliertes Maximum: 7475 Blüten). Bei dem Baum mittleren Alters lag dieses Maximum bei 2744 Blüten, bei dem jungen Durian bei 1185 Blüten.

#### 4.2.2. Nektarsekretion

Mit Ausnahme von *Eugenia spp.* betrug die Lebensdauer der Blüten aller im Untersuchungsgebiet identifizierten, von nektarivoren Flughunden genutzten Pflanzenarten nur eine einzige Nacht oder gar nur einen Teil einer Nacht. Die Blüten von *Eugenia malaccensis* fielen erst am dritten Tag nach ihrer Anthese ab ( $n=5$ ). Der zeitliche Ablauf der Nektarsekretion von *Musa x paradisiaca*, *Sonneratia caseolaris* und *Durio zibethinus* ist in Abb. 5 bis 7 dargestellt. Die sezernierten Volumina und Zuckerkonzentrationen des Nektars sind in Tab. 3 zusammengefasst. An *Eugenia*-Blüten konnte aufgrund des Standortes der Bäume auf Privatgrundstücken kein Nektarsekretionsgang aufgezeichnet werden. In die Darstellung der Nektarsekretionsgänge von Kulturbanane und *Sonneratia caseolaris* flossen Daten aus 1998 ein.

Der für nächtliche Blütenbesucher nutzbare Nektarproduktionszeitraum war bei *Durio zibethinus* mit Abstand am kürzesten. Die Blüten begannen sich im Mittel bereits um 15:38 Uhr  $\pm 6,8$  min ( $n=16$ ), bzw.  $3,75 \pm 0,1$  h vor Sonnenuntergang zu öffnen. Zu diesem Zeitpunkt verströmten sie bereits ihren charakteristischen Geruch. Der Antherenfall als Zeichen des Verblühens begann im Mittel um 23:24 Uhr  $\pm 41,0$  min ( $n=16$ ) bzw. bereits  $4,0 \pm 0,7$  h nach Sonnenuntergang, die Lebensdauer einer Blüte betrug also im Mittel lediglich  $7,8 \pm 0,7$  h ( $n=16$ ). Die kurze Lebensspanne spiegelte sich wider im Nektarsekretionsverlauf (Abb. 7). Zum Zeitpunkt der Anthese hatte sich in jeder der Blüten bereits eine große Nektarmenge akkumuliert. Die stündlich produzierten Nektarvolumina nahmen dann bis 18:00 Uhr zu (Mittel um 18:00 Uhr:  $92,5 \pm 26,2$   $\mu\text{l}$ ,  $n=16$ ); zu diesem Zeitpunkt hatte eine Blüte bereits über 50 % ihrer gesamten nächtlichen Nektarmenge ( $535,6 \pm 58,8$   $\mu\text{l}$ ,  $n=16$ ) sezerniert. Danach nahm die stündliche Nektarsekretion kontinuierlich ab, keine der untersuchten Blüten produzierte nach 0:00 Uhr noch Nektar. Die Zuckerkonzentration des sezernierten Nektars erreichte jedoch erst um 20:00 Uhr mit  $18,4 \pm 0,28$  % ( $n=16$ ) ihr Maximum. Erst ab diesem Zeitpunkt setzten die Blüten Pollen frei, welcher zuvor noch fest mit den Antheren verbunden war.

Auch die Blüten von *Sonneratia caseolaris* boten ihren Besuchern nicht während der gesamten Nacht Nektar an. Die Blüten öffneten sich erst nach Einbruch der Nacht, der Zeitpunkt der Anthese war im Mittel um 20:07 Uhr  $\pm 14,3$  min bzw.  $1,0 \pm 0,2$  h nach Sonnenuntergang ( $n=23$  Blüten). Bereits vor der Anthese war es jedoch möglich, mit einer Mikrokapillare vorsichtig zwischen den noch U-förmig gebogenen Antheren hindurch den Nektar vom Blütengrund zu entnehmen. Um 19:00 Uhr hatte jedoch noch keine der untersuchten Blüten Nektar gebildet. Danach stieg die Nektarproduktion stark an; das Blüten Sekretionsmaximum lag in der Stunde 20:00 (gemessen bei der 21:00 Uhr-Messung) mit  $177,8 \pm 26,5$   $\mu\text{l}$  ( $n=23$ ) Nektar. Danach nahm die Sekretionsrate rasch ab; nach 3:00 Uhr wurde kein Nektar mehr produziert. Die Zuckerkonzentration des sezernierten Nektars erreichte bei der Messung um 22:00 Uhr mit  $22,5 \pm 1,0$  % ( $n=23$ ) das Maximum. Der Antherenfall als Zeichen des Verblühens setzte im Mittel um 4:31 Uhr  $\pm 26,7$  min bzw.  $2,0 \pm 0,5$  h vor Sonnenaufgang ( $n=23$ ) ein, die Lebensspanne einer Blüte betrug folglich  $8,4 \pm 0,5$  h ( $n=23$  Blüten). Insgesamt produzierte eine Blüte von *Sonneratia caseolaris* während ihres nächtlichen Blühverlaufs im Mittel  $791,7 \pm 80,7$   $\mu\text{l}$  ( $n=23$ ) Nektar.

Die Blütenstände von *Musa x paradisiaca* produzierten entgegen den beiden zuvor beschriebenen Pflanzenarten über den gesamten Nachtverlauf hinweg Nektar. Sie boten Blütenbesuchern also auch dann noch Nektar an, wenn die Blüten von *Sonneratia caseolaris* und *Durio zibethinus* bereits verblüht waren. Die Braktee einer *Musa*-Staude begann sich bereits am Nachmittag leicht von der Infloreszenz abzuheben. Zu diesem Zeitpunkt konnte aber noch keine Messung der Nektarsekretion stattfinden, da der bei der Brakteenhebung entstandene Spalt zu schmal war, um die Blüten erreichen zu können. Manche Brakteen hatten sich erst nach Sonnenuntergang so weit von der Infloreszenz abgehoben, dass eine Messung möglich war. Deshalb wurde mit den Messungen der Nektarsekretion einheitlich erst ab 20:00 Uhr begonnen. Zu diesem Zeitpunkt hatte jede der Blüten unter einer Braktee im Mittel bereits  $121,6 \pm 10,3 \mu\text{l}$  ( $n=93$  Blüten in 8 Infloreszenzen) Nektar produziert. Im weiteren Nachtverlauf nahm die Nektarproduktion kontinuierlich ab, jedoch kam die Nektarproduktion erst nach dem Ende der Nacht (nach 7:00 Uhr) zum Erliegen. Die Blüten sowie die Braktee blieben oft noch bis zum nächsten Abend an der Infloreszenz, bis sie von dieser abfielen. In dieser Zeit produzierten aber keine der Blüten weiteren Nektar. Die Zuckerkonzentration des sezernierten Nektars erreichte bei der Messung um 23:00 Uhr mit  $24,1 \pm 0,9 \%$  ( $n=93$  Blüten in 8 Infloreszenzen) das Maximum. Insgesamt produzierte eine Blüte von *Musa x paradisiaca* während ihres nächtlichen Blühverlaufs im Mittel  $508,5 \pm 38,2 \mu\text{l}$  ( $n=93$ ) Nektar. Eine Infloreszenz mit einer geöffneten Braktee (durchschnittlich 12,8 Blüten) sezernierte folglich im nächtlichen Mittel  $6508,8 \mu\text{l}$  und während ihrer gesamten Lebensdauer (im Mittel  $98,9 \pm 20,5$  Brakteen,  $n=9$ ) durchschnittlich  $643,7 \text{ ml}$  Nektar.

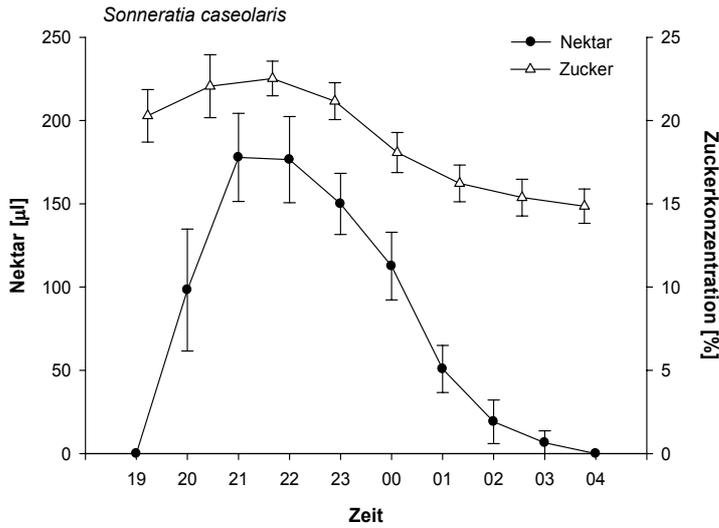
**Tab. 3:** Gesamte Nektarmengen und Zuckerkonzentrationen von *Sonneratia caseolaris*, *Musa x paradisiaca* und *Durio zibethinus* pro Blüte. Angegeben sind die Mittelwerte und Standardabweichungen (SD) des Nektars, der während der gesamten Lebensdauer der gemessenen Blüten produziert wurde. Die Angabe der Zuckerkonzentration erfolgt als Massenanteil [% Masse/Masse], zur Ermittlung der durchschnittlichen Konzentration wurden Mittelwerte aus den stündlichen Messwerten pro Blüte gebildet, unabhängig von den sezernierten Volumina. (): Anzahl gemessener Infloreszenzen.

Art	n	Nektarmenge		Zuckerkonzentration	
		Mittel [ $\mu\text{l}$ ]	SD	Mittel [%]	SD
<i>Sonneratia caseolaris</i>	23	791,7	80,7	19,2	0,7
<i>Musa x paradisiaca</i>	93(8)	508,5	38,2	21,2	1,5
<i>Durio zibethinus</i>	16	535,6	58,8	17,5	0,2

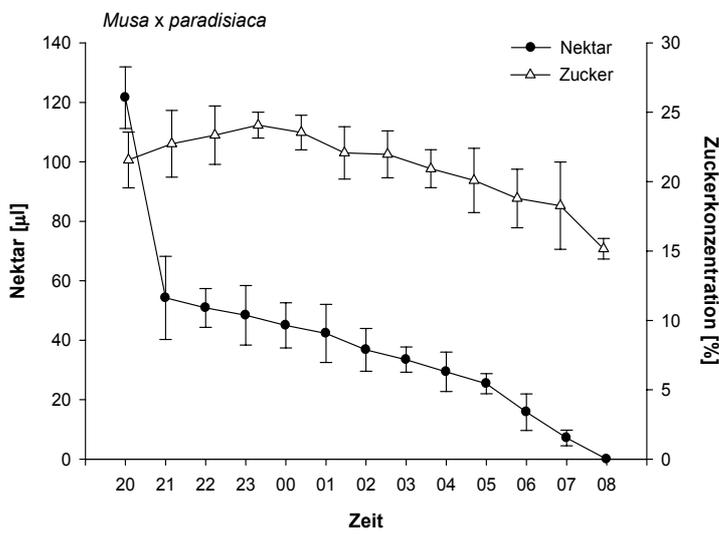
Die während der Lebensdauer einer Blüte von *Sonneratia caseolaris*, *Musa x paradisiaca* und *Durio zibethinus* produzierten gesamten Zuckermengen [ $\text{g Zucker Blüte}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ] und Energiemengen [ $\text{kJ Blüte}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ] werden in Tab. 4 dargestellt.

**Tab. 4:** Zucker- und Energiemengen von *Sonneratia caseolaris*, *Musa x paradisiaca* und *Durio zibethinus* pro Blüte. Angegeben sind die Mittelwerte und Standardabweichungen (SD) der Zucker- und Energiemenge, die während der gesamten Lebensdauer der gemessenen Blüten produziert wurde. (): Anzahl gemessener *Musa*-Infloreszenzen.

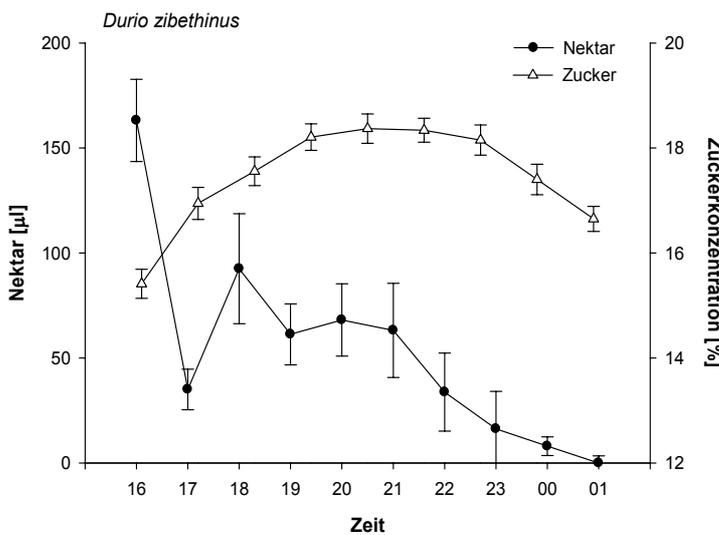
Art	n	Zuckermenge		Energiemenge	
		Mittel [ $\text{g d}^{-1}$ ]	SD	Mittel [ $\text{kJ d}^{-1}$ ]	SD
<i>Sonneratia caseolaris</i>	23	0,18	0,02	2,82	0,30
<i>Musa x paradisiaca</i>	93(8)	0,12	0,02	1,93	0,24
<i>Durio zibethinus</i>	16	0,10	0,01	1,58	0,18



**Abb. 5:** Nektarsekretionsverlauf von *Sonneratia caseolaris*. Volumen [ $\mu\text{l}$ ] und Zuckerkonzentration [% Masse/Masse] des stündlich gemessenen sezernierten Nektars. n=23 Blüten.



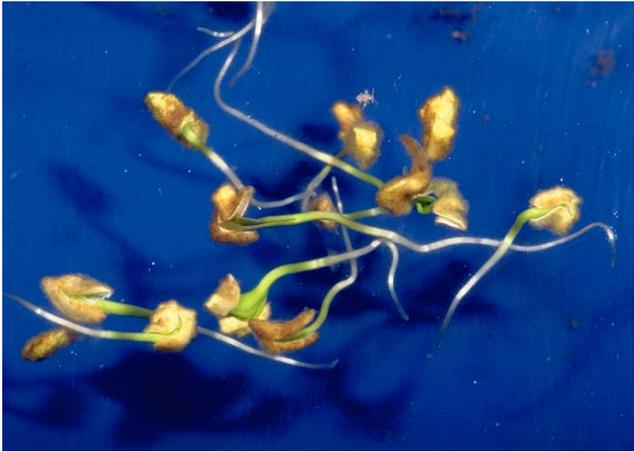
**Abb. 6:** Nektarsekretionsverlauf von *Musa x paradisiaca*. Volumen [ $\mu\text{l}$ ] und Zuckerkonzentration [% Masse/Masse] des stündlich gemessenen sezernierten Nektars. n=93 Blüten in 8 Infloreszenzen. Werte pro Infloreszenz gemittelt.



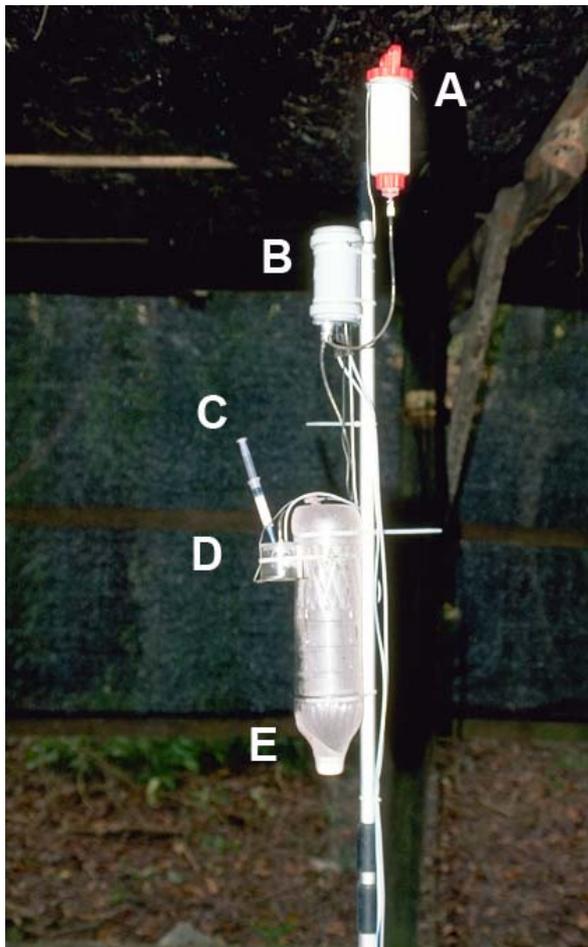
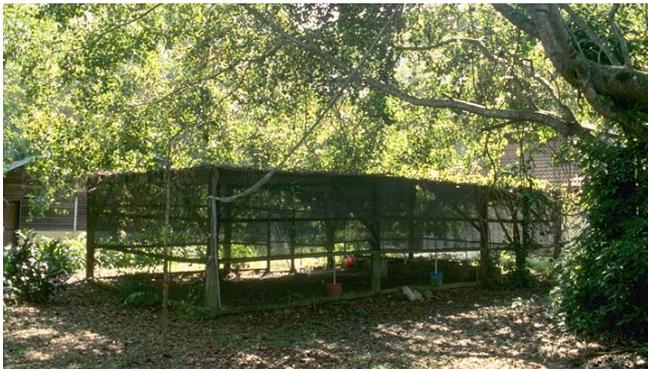
**Abb. 7:** Nektarsekretionsverlauf von *Durio zibethinus*. Volumen [ $\mu\text{l}$ ] und Zuckerkonzentration [% Masse/Masse] des stündlich gemessenen sezernierten Nektars. n=16 Blüten.



**Farbtafel 1:** Oben links: Voll aufgeblühte *Sonneratia caseolaris*-Blüte. Beachte die sehr zahlreichen Antheren. Mitte links: Knospe von *Sonneratia caseolaris* wenige Stunden vor der Blütenöffnung. Die Kelchblätter sind bereits leicht geteilt, die U-förmig gebogenen, leuchtend roten Antherenfilamente sind bereits sichtbar (die Staubbeutel selbst sind noch im Blüteninneren). Beachte den lang gestreckten, weit hervorstehenden Griffel. Unten links: Mehrere Blütencluster von *Durio zibethinus*. Zwischen den voll geöffneten Blüten sitzen noch zahlreiche Knospen. Oben rechts: Knospen und Blüten von *Eugenia malaccensis*. Unten links: Junge Infloreszenz von *Musa x paradisiaca*. Beachte die zahlreichen Kratzspuren auf der Oberfläche der noch geschlossenen Brakteen.



**Farbtafel 2:** Oben links: Frisch gekeimte Samen von *Sonneratia caseolaris*. Bei einigen der Keimlinge sind bereits die freiwerdenden Keimblätter sichtbar. Oben rechts: Zwei Früchte von *Sonneratia caseolaris*. Mitte links: Eine mit blauem fluoreszierenden Pulver markierte *Sonneratia caseolaris*-Blüte (Ausgangsblüte) des Pollenverfrachtungsexperiments. Mitte rechts: Fluoreszenzmikroskopische Aufnahme einer Stempeloberfläche von *Sonneratia caseolaris*; Vergrößerung: ca. 200 x. Deutlich zu erkennen sind Pulverpartikel der Farben Gelb, Grün, Rot und Blau. Beachte die zahlreichen, blass-hellblauen, durchscheinenden Pollenkörner im rechten unteren Bildviertel (Pollen von *Sonneratia caseolaris*). Unten links: Patrouillierendes Männchen von *Macroglossus minimus*. Patrouille vor einer Kulturbananeninfloreszenz (2 geöffnete Brakteen). Beachte die gut sichtbaren, großen Hoden des Männchens!



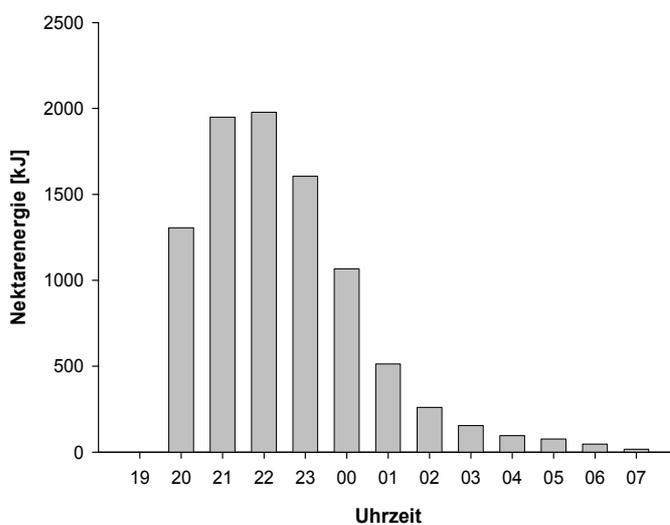
**Farbtafel 3:** Oben links: *Eonycteris spelaea*. Oben rechts: *Macroglossus minimus*. Beachte das Halsband mit dem blauen, nummerierten Ring im Nacken des Tieres! Mitte links: Flugkäfig im Kuala Selangor Nature Park. Unten rechts: Vor einer Kunstblüte patrouillierendes Männchen von *Macroglossus minimus*. Beachte die gut sichtbaren Hoden sowie das Halsband mit dem Transponder im Nacken! Unten links: Kunstblüte im Flugkäfig. A: Zuckerwasserreservoir, B: PVC-Zylinder mit Magnetventil und Transponderelektronik, C: Duftreservoir, D: Blütenkopf mit Lichtschranke und Antenne des Transponderlesegeräts, E: Landeplattform (1,5 l-Plastikflasche mit Nylonstoff).

### 4.2.3. Ressourcendichte

Tabelle 5 zeigt die Ergebnisse der Blütenzählungen und die tägliche Nahrungsressourcendichte im Untersuchungsgebiet.

**Tab. 5:** Ressourcendichte der Flughundnahrungspflanzen *Sonneratia caseolaris*, *Musa x paradisiaca* und *Durio zibethinus* im Untersuchungsgebiet. Angaben zu den „steady state“-Pflanzen *Sonneratia caseolaris* und *Musa x paradisiaca* stellen die Mittelwerte der täglichen Ressourcendichte dar, Angaben zu der „big bang“-Pflanze *Durio zibethinus* entsprechen dem Maximalwert der Ressourcendichte im Untersuchungszeitraum am Tag der größten erfassten Blütenzahl (am 30.08.2000). Der Flächenbezug wurde über die Extrapolierung der Daten aus den Transekt- bzw. Flächenzählungen der Blütendichte und der Nektarsekretion der Blüten hergestellt. Es bedeuten: Ganzes UG: Gesamtfläche des Untersuchungsgebietes (110,8 ha), Kern: Kerngebiet (33,7 ha), Rest: Restfläche (Ganzes UG minus Kerngebiet; 77,1 ha).

Ressourcendichte	<i>Sonneratia caseolaris</i>	<i>Musa x paradisiaca</i>			<i>Durio zibethinus</i>		
		Ganzes UG	Kern	Rest	Ganzes UG	Kern	Rest
tägl. Blütendichte [Blüten ha <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> ]	23,2	8,5	25,9	0,9	67,5	221,6	0,0
tägl. Zuckerdichte [g Zucker ha <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> ]	4,1	1,0	3,1	0,1	6,6	21,8	0,0
tägl. Energiedichte [kJ ha <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> ]	65,5	16,2	49,5	1,6	106,4	349,4	0,0
tägl. Nektardichte [ml Nektar ha <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> ]	18,4	4,3	13,0	0,4	36,1	118,7	0,0



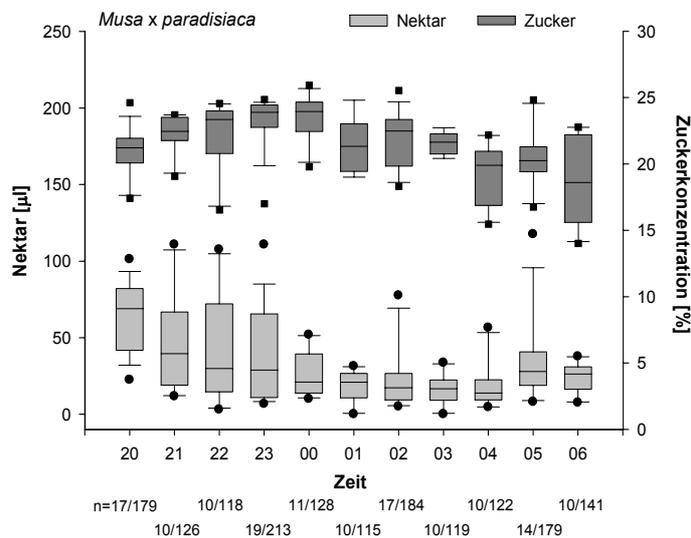
**Abb. 8:** Stündlicher Verlauf der Nektarenergieproduktion [kJ] der beiden „steady state“-Pflanzenarten *Sonneratia caseolaris* und *Musa x paradisiaca* im Untersuchungsgebiet. Ergebnisse der Messungen der stündlichen Nektarsekretion und der mittleren Blütenzahl der beiden Pflanzenarten im Untersuchungsgebiet.

*Sonneratia caseolaris* produzierte im Mittel pro Nacht wesentlich größere Nektarmengen als die Kulturbanane (Tab. 5). *Durio zibethinus* sezernierte zwar während der Blütezeit große Nektarmengen auf kleinem Raum, dieses Ressourcenangebot war aber zeitlich sehr eingeschränkt. Der große Durianbaum hatte am 30.08.2000 ein extrapoliertes Maximum von 7475 gleichzeitig geöffneten Blüten (Abb. 4), die in dieser Nacht etwa 4 Liter Nektar produzierten, der rund 730 g Zucker enthielt. Dies entsprach einer Energiemenge von rund 11800 kJ. Während des Höhepunkts der Blütezeit dieses Durianbaums nahm die Energiedichte im gesamten Untersuchungsgebiet fast um das 2,5-fache gegenüber der Energiedichte außerhalb der Blütezeit von *Durio zibethinus* zu. Allerdings handelte es sich im Fall von *Durio zibethinus* um ein saisonbedingtes Energiedichtemaximum, bei *Sonneratia caseolaris* und *Musa x paradisiaca* um Mittelwerte einer Nacht für Nacht stattfindenden Ressourcenproduktion. Die Blüten von

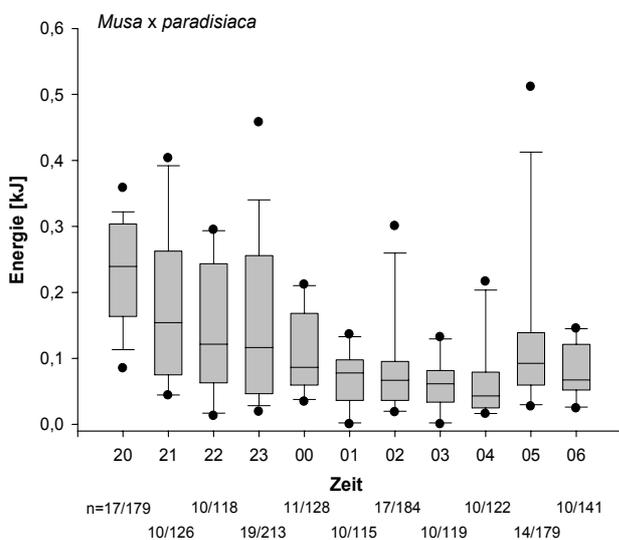
*Sonneratia caseolaris* produzierten in einer durchschnittlichen Nacht etwa 2 Liter Nektar bzw. 455 g Zucker, was einer Energiemenge von rund 7260 kJ entsprach. Bei der Kulturbanane lag die Nektarproduktion bei etwa 0,5 Litern bzw. 115 g Zucker, entsprechend einer Energiemenge von rund 1800 kJ. Zusammengenommen sezernierten die zwei chiropterophilen Pflanzen vom „steady state“-Typ im täglichen extrapolierten Mittel rund 2500 ml Nektar und 570 g Zucker. Dieses entsprach einer Energiemenge von 9060 kJ bzw. einer Energiedichte im Untersuchungsgebiet von 81,8 kJ ha<sup>-1</sup>. Abbildung 8 zeigt den stündlichen Verlauf der Nektarenergieproduktion der extrapolierten mittleren täglichen Blütenzahl der beiden „steady state“-Pflanzenarten *Sonneratia caseolaris* und *Musa x paradisiaca* im gesamten Untersuchungsgebiet. Der Großteil der Nektarenergie dieser Pflanzen wurde in der ersten Nachthälfte vor Mitternacht sezerniert (87 % der gesamten nächtlichen Nektarproduktion).

#### 4.2.4. Verfügbarer Nektar („standing crop“)

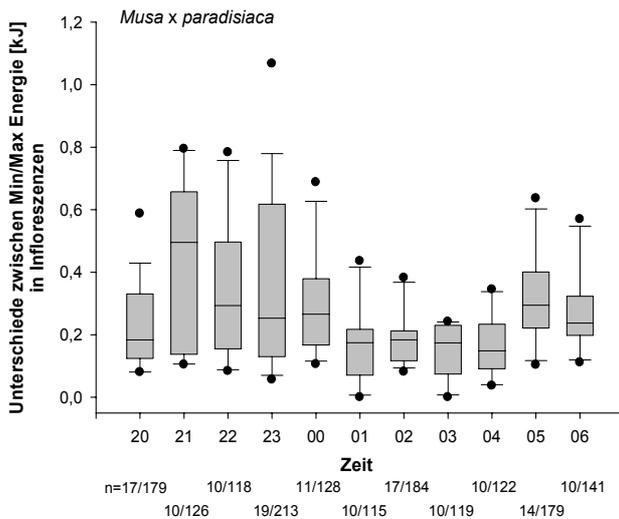
Die Abb. 9 und 10 zeigen die stündlich gemessenen Nektarvolumina und Zuckerkonzentrationen bzw. die Energiegehalte des in den Blüten von *Musa x paradisiaca* vorhandenen Nektars, Abb. 12 und 13 die Ergebnisse der Messungen an Blüten von *Sonneratia caseolaris* und Abb. 17 und 18 die Ergebnisse der Messungen an Blüten von *Eugenia malaccensis*.



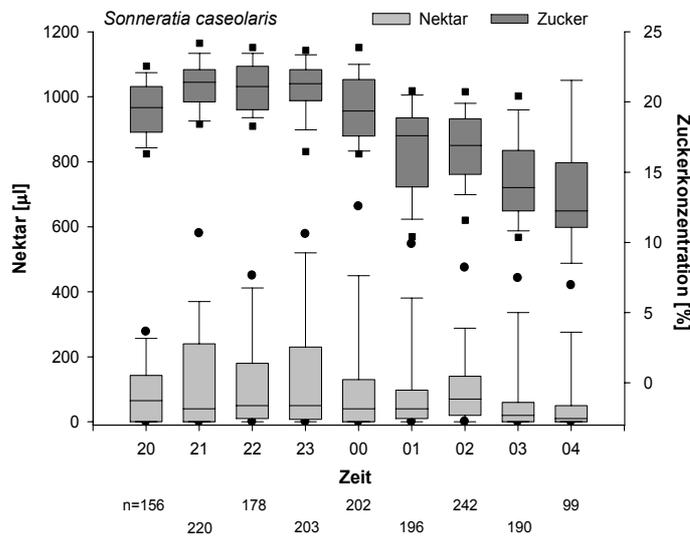
**Abb. 9:** „Standing crop“ von *Musa x paradisiaca*. Stündliche Werte der Nektarvolumina [ $\mu\text{l}$ ] und Zuckerkonzentrationen [% Masse/Masse] pro Blüte; die Messwerte der Blüten einer Infloreszenz wurden zuvor gemittelt. Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der gemessenen Infloreszenzen und Blüten angegeben: n gemessene Infloreszenzen/n gemessene Blüten. Daten aus n=32 Nächten der Jahre 1998, 2000 und 2001. Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil.



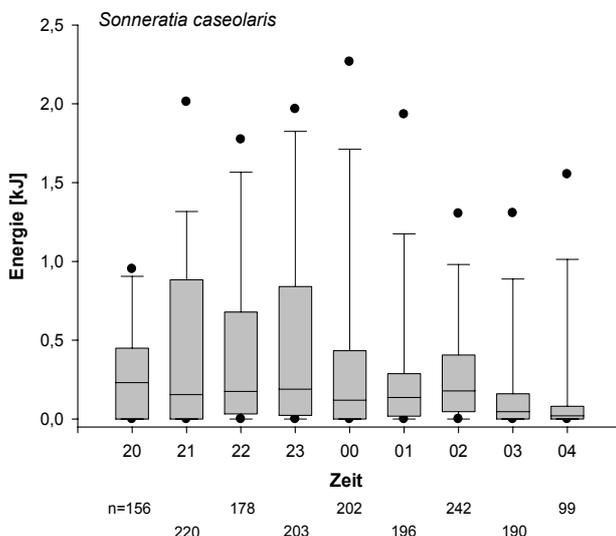
**Abb. 10:** „Standing crop“ von *Musa x paradisiaca*. Stündliche Werte der Energiegehalte [kJ] pro Blüte; die Messwerte der Blüten einer Infloreszenz wurden zuvor gemittelt. Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der gemessenen Infloreszenzen und Blüten angegeben: n gemessene Infloreszenzen/n gemessene Blüten. Daten aus n=32 Nächten der Jahre 1998, 2000 und 2001. Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil.



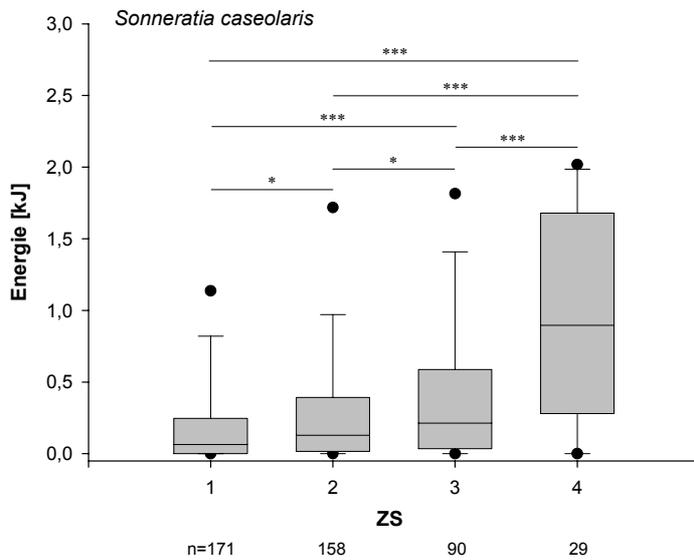
**Abb. 11:** „Standing crop“ von *Musa x paradisiaca*. Absolute Unterschiede der Blüte mit dem kleinsten und der Blüte mit dem größten Energiegehalt [kJ] je gemessener Infloreszenz. Stündlicher Auftrag der Werte. Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der gemessenen Infloreszenzen und Blüten angegeben: n gemessene Infloreszenzen/n gemessene Blüten. Daten aus n=32 Nächten der Jahre 1998, 2000 und 2001. Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil.



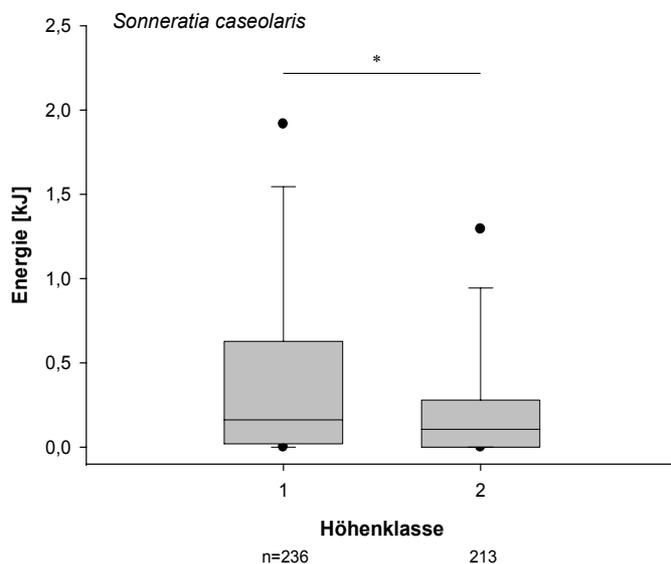
**Abb. 12:** „Standing crop“ von *Sonneratia caseolaris*. Stündliche Werte der Nektarvolumina [µl] und Zuckerkonzentrationen [% Masse/Masse] pro Blüte. Unterhalb der Abszissen/n gemessene Blüten angegeben. Daten aus n=18 Nächten der Jahre 2000 und 2001. Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil.



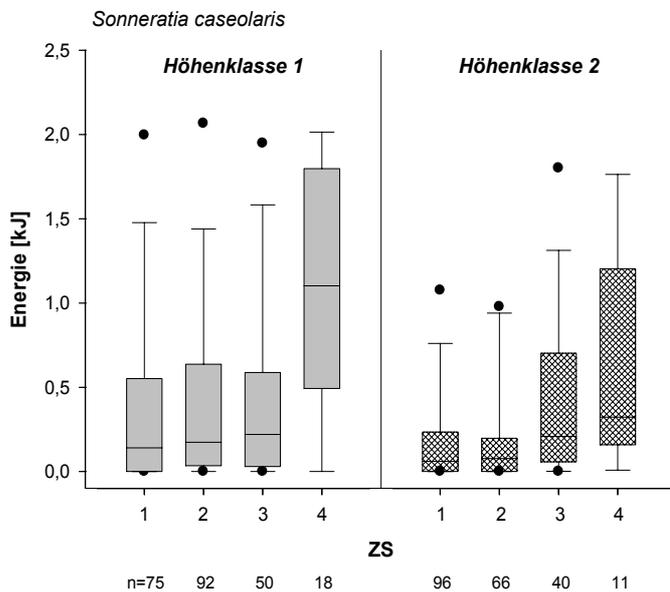
**Abb. 13:** „Standing crop“ von *Sonneratia caseolaris*. Stündliche Werte der Energiegehalte [kJ] pro Blüte. Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der gemessenen Blüten angegeben. Daten aus n=18 Nächten der Jahre 2000 und 2001. Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil.



**Abb. 14:** „Standing crop“ von *Sonneratia caseolaris*. Unterschiede zwischen den Energiemengen [kJ] der Blüten in den 4 verschiedenen Zugängigkeitsklassen (ZS). Es bedeutet: ZS 1: Sehr exponierte Blütenposition, völlig unbehinderter Anflug möglich; ZS 2: Blütenposition weniger exponiert, etwas zurückversetzt in der Vegetation, dennoch freier Anflug möglich; ZS 3: Blüte in der Pflanze, Blütenbesucher kann nicht unbehindert anfliegen; ZS 4: Blüte direkt durch Blätter/Astwerk verdeckt, Anflug stark behindert. Aufgrund der Seltenheit von Blüten aus den Klassen 3 und 4 wurden die Blüten für diese Auswertung unabhängig von der Messstunde zusammengefasst. Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der gemessenen Blüten angegeben. Daten aus n=18 Nächten der Jahre 2000 und 2001. \*:  $p < 0,05$ , \*\*\*:  $p < 0,001$ . Ergebnisse des paarweisen Vergleichs über Mann-Whitney U-Tests (Tab. 6). Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil.



**Abb. 15:** „Standing crop“ von *Sonneratia caseolaris*. Unterschiede zwischen den Energiemengen [kJ] der Blüten in den 2 Höhenklassen. Auftrag unabhängig von der Messstunde. Es bedeutet: Höhenklasse 1: Blüte unter 1 m Höhe, Höhenklasse 2: Blüte mindestens in 1 m Höhe. Aufgrund des Fehlens eines festen Höhenbezugspunktes (Messungen wurden vom Boot aus durchgeführt) wurde die gut erkennbare Hochwassermarke an den Ästen als Bezugshöhe=0 m festgesetzt. Es wurden keine Blüten gemessen, die sich unter dieser Hochwassermarke befanden. Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der gemessenen Blüten angegeben. Daten aus n=18 Nächten der Jahre 2000 und 2001. \*:  $p < 0,05$ . Ergebnisse des paarweisen Vergleichs über einen Mann-Whitney U-Test. Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil.

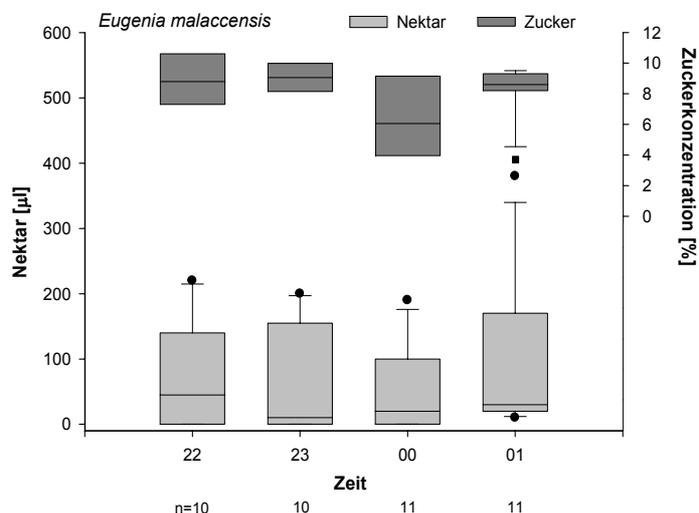


**Abb. 16:** „Standing crop“ von *Sonneratia caseolaris*. Unterschiede zwischen den Energiemengen [kJ] der Blüten in den 2 Höhenklassen und den 4 Zugänglichkeitsklassen (ZS). Auftrag unabhängig von der Messstunde. Es bedeutet: ZS 1: Sehr exponierte Blütenposition, völlig unbehinderter Anflug möglich; ZS 2: Blütenposition weniger exponiert, etwas zurückversetzt in der Vegetation, dennoch freier Anflug möglich; ZS 3: Blüte in der Pflanze, Blütenbesucher kann nicht unbehindert anfliegen; ZS 4: Blüte direkt durch Blätter/Astwerk verdeckt, Anflug stark behindert. Höhenklasse 1: Blüte unter 1 m Höhe, Höhenklasse 2: Blüte mindestens in 1 m Höhe. Aufgrund des Fehlens eines festen Höhenbezugspunktes (Messungen wurden vom Boot aus durchgeführt) wurde die gut erkennbare Hochwassermarken an den Ästen als Bezugshöhe=0 m festgesetzt. Es wurden keine Blüten gemessen, die sich unter dieser Hochwassermarken befanden. Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der gemessenen Blüten angegeben. Daten aus n=18 Nächten der Jahre 2000 und 2001. Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil.

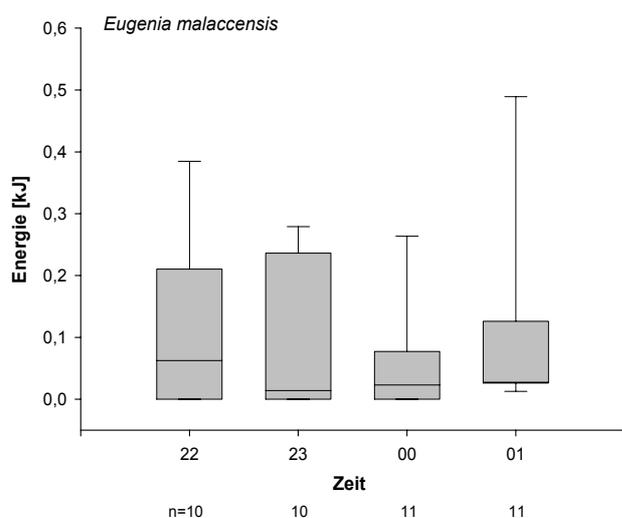
Aus den Abbildungen 10 und 13 geht hervor, dass die in einer Blüte der Kulturbanane vorhandene Energiemenge deutlich geringer war, als die in einer *Sonneratia*-Blüte. Das verdeutlicht auch der Vergleich der Mittelwerte der Energiemengen des „standing crops“ aller gemessenen Blüten unabhängig von der Nachtstunde. Die mittlere Energiemenge betrug bei *Musa x paradisiaca* 0,13 kJ pro Blüte, bei den Blüten von *Sonneratia caseolaris* war diese mit 0,43 kJ pro Blüte rund 3,5-mal größer. Bei *Eugenia malaccensis* (Abb. 18) war sie am kleinsten: Im Mittel konnte ein Blütenbesucher beim Besuch einer Blüte nur Nektar des Energiegehaltes von 0,10 kJ ausbeuten. Deutlich geringer als bei *Sonneratia caseolaris* (Abb. 12) und *Musa x paradisiaca* (Abb. 9) war die Zuckerkonzentration des gemessenen „standing crops“ bei *Eugenia malaccensis* (Abb. 17): diese betrug im Mittel nur 8,18 %, wobei das Minimum bei 3,7 %, das Maximum bei nur 10,9 % lag.

Der „standing crop“ von *Durio zibethinus* (Abb. 19 und 20) war bei der ersten Messung um 21:00 Uhr noch sehr hoch, nahm aber dann rasch ab. Um 03:00 Uhr war in keiner der Blüten ein messbares Nektarvolumen vorhanden; zu diesem Zeitpunkt hatten fast alle Blüten bereits neben den Antheren auch ihre Blütenblätter abgeworfen. Die stichprobenartigen Messungen des „standing crops“ von Durianblüten in den Stunden 21:00, 23:00, 01:00 und 03:00 Uhr zeigten, dass der Energiegehalt des „standing crops“ um 21:00 Uhr, also 5 Stunden nach Blütenöffnung ( $1,46 \pm 0,22$  kJ, n=6) fast identisch mit dem Energiegehalt des bis dahin kumuliert sezernierten Nektars ( $1,42 \pm 0,12$  kJ, n=16) war (nicht signifikant, t-Test,  $t=-0,556$ ,  $df=20$ ,  $p>0,05$ ). Zu diesem Zeitpunkt war also praktisch kein Nektar aus diesen Blüten entnommen worden. Erst bei der Messung um 23:00 Uhr unterschieden sich die Mittelwerte der Energiemengen des „standing crops“ ( $1,1 \pm 0,42$  kJ, n=6) hoch signifikant von den Energiemengen des bis zu dieser Stunde kumuliert sezernierten Nektars ( $1,56 \pm 0,17$  kJ, n=16, t-Test,  $t=3,817$ ,  $df=20$ ,  $p=0,001$ ). Um 01:00 Uhr war der Unterschied zwischen dem Mittelwert der Energiemengen des „standing crops“ ( $0,59 \pm 0,44$ , n=6) und dem bis dahin kumuliert sezernierten Nek-

tar ( $1,58 \pm 0,18$ ,  $n=16$ ) höchst signifikant (t-Test,  $t=7,720$ ,  $df=20$ ,  $p<0,00001$ ). Um 3:00 Uhr war kein „standing crop“ mehr messbar; der Unterschied zu den Energiemengen der Nektarsekretion (identisch mit dem Wert um 01:00 Uhr, da keine weitere Nektarproduktion) war höchst signifikant (t-Test,  $t=21,656$ ,  $df=20$ ,  $p<0,00001$ ).



**Abb. 17:** „Standing crop“ von *Eugenia malaccensis* für die Nachtstunden von 22:00 Uhr bis 01:00 Uhr. Werte der Nektarvolumina [ $\mu\text{l}$ ] und Zuckerkonzentrationen [% Masse/Masse] pro Blüte; Messwerte aus  $n=2$  Nächten. Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der gemessenen Blüten angegeben. Messungen aufgrund des Mangels an zugänglichen Blüten nur in 4 Stunden des Nachtverlaufes durchgeführt. Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil.



**Abb. 18:** „Standing crop“ von *Eugenia malaccensis* für die Nachtstunden von 22:00 Uhr bis 01:00 Uhr. Stündliche Werte der Energiegehalte [kJ] pro Blüte; Messwerte aus  $n=2$  Nächten. Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der gemessenen Blüten angegeben. Messungen aufgrund des Mangels an zugänglichen Blüten nur in 4 Stunden des Nachtverlaufes durchgeführt. Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil.

Die Unterschiede der Nektarenergiemengen innerhalb einer *Musa*-Infloreszenz (Differenz zwischen dem kleinsten und größten Wert der Blüten einer Infloreszenz) waren zum Teil erheblich (Abb. 11). Die mittlere Energiemenge des „standing crops“ der oberen Blüten der Infloreszenzen (unabhängig von der Messstunde) war mit  $0,11 \pm 0,09$  kJ ( $n=107$ ) höchst signifikant geringer als die der unteren Blüten mit  $0,14 \pm 0,11$  kJ ( $n=107$ ) (Wilcoxon Vorzeichentest,  $Z=-5,196$ ,  $p<0,00001$ ,  $n=107$ ). Dabei stammten 83,2 % der kleinsten gemessenen Werte des „standing crops“ aus den oberen Reihen und 67,3 % der größten Werte aus den unteren Reihen. Die Messungen der Nektarsekretion von *Musa x paradisiaca* hingegen zeigten keine derartige Unterschiede im Sekretionsgang zwischen den beiden Blütenreihen: oben:  $1,93 \pm 0,26$  kJ ( $n=8$ ); unten:  $1,86 \pm 0,22$  kJ ( $n=8$ ; t-Test für verbundene Stichproben,  $t=0,923$ ,  $df=7$ ,  $p>0,05$ ). Der Anteil der Blüten mit einem „standing crop“=0 in den oberen und unteren Reihen der gemess-

senen Infloreszenzen (n=107) betrug  $28,5 \pm 3,0$  % der oberen Blüten und nur  $20,1 \pm 2,4$  % der unteren Blüten. Dieser Unterschied ist höchst signifikant (Wilcoxon Vorzeichentest,  $Z=-3,668$ ,  $p<0,001$ ,  $n=107$ ).

**Tab. 6:** Paarweiser Vergleich der Energiemengen [kJ] des „standing crops“ von *Sonneratia caseolaris* in den 4 verschiedenen Zugängigkeitsklassen (ZS). Ergebnisse des paarweisen Vergleichs über Mann-Whitney U-Tests.

Parameter	U	Z	p
ZS 1 vs. ZS 2	11656,0	-2,176	<0,05
ZS 1 vs. ZS 3	5384,5	-4,023	<0,0001
ZS 1 vs. ZS 4	980,5	-5,273	<0,00001
ZS 2 vs. ZS 3	5943,0	-2,157	<0,05
ZS 2 vs. ZS 4	11,36,5	-4,332	=0,00001
ZS 3 vs. ZS 4	786,0	-3,216	=0,001

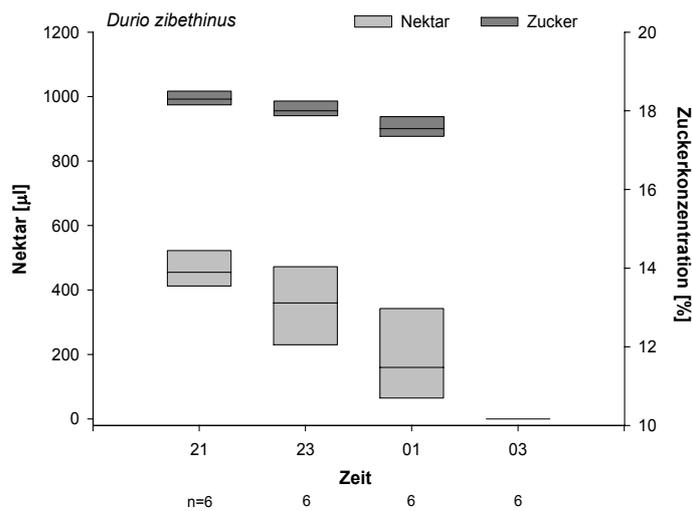
Bei *Sonneratia caseolaris* gab es erhebliche Energiemengenunterschiede zwischen den Blüten der 4 verschiedenen Zugängigkeitsklassen: Die Energiemengen des „standing crops“ nahmen mit abnehmender Zugänglichkeit deutlich zu (Abb. 14), wobei ein sehr markanter Sprung zwischen den Klassen 3 und 4 bestand. Die Energiegehalte der vier Klassen unterschieden sich höchst signifikant voneinander (Kruskal-Wallis Test,  $\chi^2=38,34$ ,  $df=3$ ,

$p<0,00001$ ). Der paarweise Vergleich der Energiemengen der 4 Zugängigkeitsklassen über Mann-Whitney U-Tests ergab bei jeder möglichen Paarung signifikante Unterschiede (Tab. 6).

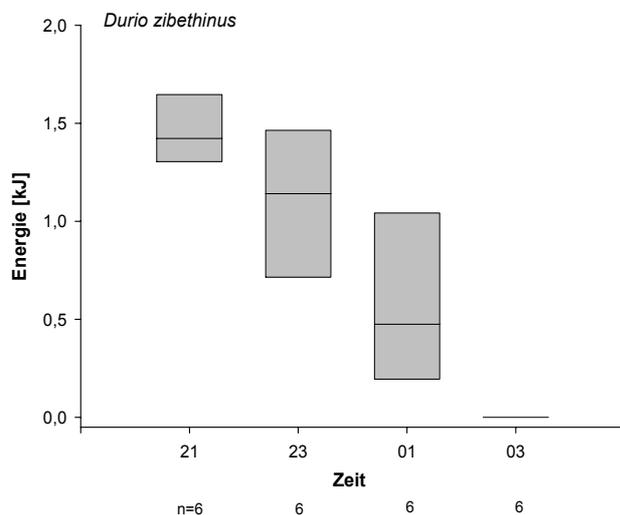
Der Vergleich der Anteile vollständig ausgebeuteter Blüten von *Sonneratia caseolaris* („standing crop“=0) in den einzelnen Zugängigkeitsklassen für alle Messstunden zusammengefasst zeigte, dass in Klasse 1 33,3 % der Blüten vollständig ausgebeutet waren, in Klasse 2 24,1 %, in Klasse 3 13,3 % und in Klasse 4 nur 10,3 %. Der Unterschied zwischen den Zugängigkeitsklassen 1 und 3 ist hoch signifikant (Chi-Quadrat Test mit Yates-Korrektur,  $\chi^2=10,19$ ,  $p<0,01$ ), der Unterschied zwischen den Klassen 1 und 4 ist höchst signifikant (Chi-Quadrat Test mit Yates-Korrektur,  $\chi^2=14,34$ ,  $p<0,001$ ) und der Unterschied zwischen den Klassen 2 und 4 ist signifikant (Chi-Quadrat Test mit Yates-Korrektur,  $\chi^2=5,99$ ,  $p<0,05$ ). Die Unterschiede aller anderen Klassen sind nicht signifikant.

Die Größe des „standing crops“ bei *Sonneratia caseolaris* hing außerdem von der Höhe der Blüten über der Hochwasserlinie (Abb. 15) ab. Blüten in mindestens 1 m Höhe über der Hochwasserlinie hatten signifikant geringere Nektarenergiemengen als Blüten unter 1 m Höhe über der Hochwasserlinie (Mann-Whitney U-Test,  $U=21911,0$ ,  $Z=-2,365$ ,  $p<0,05$ ). Abbildung 16 zeigt die Energiemengen des „standing crops“ sowohl in Abhängigkeit von der Höhenklasse als auch der Zugängigkeitsklasse. In beiden Höhenklassen waren die Energiemengen in den exponierten Blüten kleiner als in den weniger exponierten Blüten. Die Energiegehalte der zusammengefassten Blüten der Zugängigkeitsklassen 1 und 2 unterschieden sich in den Höhenklassen 1 und 2 signifikant (Mann-Whitney U-Test,  $U=11629,5$ ,  $Z=-2,227$ ,  $p<0,05$ ). Die Energiegehalte der zusammengefassten Blüten der Zugängigkeitsklassen 3 und 4 unterschieden sich in den Höhenklassen 1 und 2 nicht statistisch signifikant (Mann-Whitney U-Test,  $U=1606,0$ ,  $Z=-0,688$ ,  $p>0,05$ ).

Exponierte Blüten, die sich hoch am Baum öffneten enthielten also signifikant weniger Energie als solche exponierten Blüten, die sich nahe der Hochwasserlinie öffneten; bei unzugänglichen Blüten war kein statistischer Unterschied zwischen den Energiemengen der beiden Höhenklassen vorhanden.



**Abb. 19:** „Standing crop“ von *Durio zibethinus* in den Nachtstunden 21:00, 23:00, 01:00 und 03:00 Uhr. Werte der Nektarvolumina [µl] und Zuckerkonzentrationen [% Masse/Masse] pro Blüte; Messwerte aus n=1 Nacht. Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der gemessenen Blüten angegeben. Box-Whisker-Plots: Aufgrund der geringen Probengröße nur Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 25. und 75. Perzentil.



**Abb. 20:** „Standing crop“ von *Durio zibethinus* in den Nachtstunden 21:00, 23:00, 01:00 und 03:00 Uhr. Stündliche Werte der Energiegehalte [kJ] pro Blüte; Messwerte aus n=1 Nacht. Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der gemessenen Blüten angegeben. Box-Whisker-Plots: Aufgrund der geringen Probengröße nur Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 25. und 75. Perzentil.

### 4.3. Nahrungsenergetische Tragfähigkeit des Untersuchungsgebiets: Theoretische Populationsgröße von *Macroglossus minimus*

Die kleinste, für die beiden „steady state“-Hauptnahrungspflanzenarten von *Macroglossus minimus* nachgewiesene Anzahl Blüten bzw. Infloreszenzen betrug bei *Sonneratia caseolaris* 10,1 Blüten auf 100 m Uferlänge, bei der Kulturbanane 18 blühaktive Stauden mit 21 geöffneten Brakteen. Die für das gesamte Untersuchungsgebiet extrapolierten minimalen Blütenzahlen sowie die daraus abgeleiteten minimalen Nektarvolumina, Zuckermengen und die entsprechenden Energiegehalte zeigt die Tabelle 7, Tabelle 8 zeigt diese Ergebnisse bezogen auf die Fläche des Untersuchungsgebiets.

**Tab. 7:** Minimale gesamt Ressourcenmenge der „steady state“-Flughundnahrungspflanzen *Sonneratia caseolaris* und *Musa x paradisiaca* im Untersuchungsgebiet. Extrapoliert auf der Grundlage der kleinsten, während der Transekt- bzw. Flächenzählungen der Blütendichte erfassten Blütenzahl und dem Nektarsekretionsverlauf beider Pflanzenarten. Die Blütenzahl von *Musa x paradisiaca* wurde aus der durchschnittlichen Anzahl der Blüten (12,8) pro geöffneten Braktee berechnet.

Art	Minimale Blütenzahl, ganzes UG	Minimales Nektarvolumen [ $ml_{min} d^{-1}$ ]	Minimale Zuckermenge [ $g_{min} d^{-1}$ ]	Minimale Energiemenge [ $kJ_{min} d^{-1}$ ]
<i>Sonneratia caseolaris</i>	1359,2	1076,1	239,8	3829,1
<i>Musa x paradisiaca</i>	537,6	270,5	64,9	1029,7
<b>Summe</b>		<b>1346,6</b>	<b>304,7</b>	<b>4858,7</b>

**Tab. 8:** Minimale Ressourcendichte der „steady state“-Flughundnahrungspflanzen *Sonneratia caseolaris* und *Musa x paradisiaca* im Untersuchungsgebiet. Angaben zur minimalen täglichen Ressourcendichte. Der Flächenbezug wurde auf der Grundlage der kleinsten, während der Transekt- bzw. Flächenzählungen der Blütendichte erfassten Blütenzahl und dem Nektarsekretionsverlauf beider Pflanzenarten hergestellt. Gesamtfläche des Untersuchungsgebietes (UG): 110,8 ha. Die Blütenzahl von *Musa x paradisiaca* wurde aus der durchschnittlichen Anzahl der Blüten (12,8) pro geöffneten Braktee berechnet. Abweichung der Summe von [ $ml_{min} ha^{-1} d^{-1}$ ] ist rundungsbedingt!

Art	Minimale Blütendichte, ganzes UG [ $n_{min} Blüten ha^{-1} d^{-1}$ ]	Minimale Nektardichte [ $ml_{min} ha^{-1} d^{-1}$ ]	Minimale Zuckerdichte [ $g_{min} ha^{-1} d^{-1}$ ]	Minimale Energiedichte [ $kJ_{min} ha^{-1} d^{-1}$ ]
<i>Sonneratia caseolaris</i>	12,3	9,7	2,2	34,6
<i>Musa x paradisiaca</i>	4,9	2,4	0,6	9,3
<b>Summe</b>		<b>12,2</b>	<b>2,8</b>	<b>43,9</b>

Die Messung der täglichen Trinkmengen von *Macroglossus minimus* an computergesteuerten Kunstblüten (Kap. 4) ergab, jedes der Individuen im Mittel eine Energiemenge von  $65,8 \pm 13,9 kJ d^{-1}$  ( $n=19$  Individuen) aufnahm.

Bei vollständiger Ausbeutung des gesamten, von den beiden „steady state“-Hauptnahrungspflanzen im Untersuchungsgebiet produzierten Blütennektars durch *Macroglossus minimus* benötigte ein Individuum dieser Flughundart zur Deckung seines Tagesenergiebedarfs 23,3 Blüten von *Sonneratia caseolaris* oder 34,1 Blüten (bzw. 2,7 Infloreszenzen bei 12,8 Blüten pro Infloreszenz) von *Musa x paradisiaca*.

Demnach reichte die berechnete minimale Energiemenge des Untersuchungsgebietes dazu aus, den Tagesenergiebedarf von 74 Individuen der Flughundart *Macroglossus minimus* zu decken, was einer Individuendichte von nur 0,7 *Macroglossus minimus* pro Hektar des Untersuchungsgebietes entsprach. Bei einer Gleichverteilung der Geschlechter waren das je 37 Männchen und Weibchen. Wurde die Berechnung der Individuendichte nur auf das nahrungsenergiereiche Kerngebiet (33,7 ha) beschränkt, so ergab das immerhin eine Anzahl von 2,2 Tieren pro Hektar, also rund jeweils ein Männchen und ein Weibchen pro Hektar.

Wurde die Populationsgröße unter denselben idealisierten Annahmen für die mittlere, täglich von den beiden Hauptnahrungspflanzen produzierte Nektarenergiemenge ( $9060 kJ d^{-1}$ ) berechnet, so ergab dies eine Tragfähigkeit des Untersuchungsgebietes für 138 *Macroglossus minimus*. Damit lag die Individuendichte des gesamten Untersuchungsgebietes im Mittel bei 1,2 Tieren pro Hektar, die des Kerngebietes bei 4,1 Tieren pro Hektar.

## 5. Diskussion

### 5.1. Räumliche und zeitliche Ressourcenverfügbarkeit

Von den vier chiropterophilen Pflanzen des Untersuchungsgebietes produzierten die beiden dem „steady state“-Blühtyp angehörenden Arten *Sonneratia caseolaris* und *Musa x paradisiaca* während des gesamten Jahres Blütennektar und waren somit asaisonal verfügbare Nahrungsquellen für nektarivore Flughunde. Aufgrund der geringen Artenzahl der Nahrungspflanzen bot sich die Möglichkeit, deren Nektarsekretion nicht nur qualitativ zu erfassen, sondern darüber hinaus die von den beiden „steady state“-Pflanzen dargebotene Nektarmenge zu quantifizieren und in Bezug zur Fläche des Untersuchungsgebietes zu bringen.

#### 5.1.1. Blütenzahlen und Blütendichte

Die Blüten von beiden Pflanzenarten sind groß und auffällig, eine mögliche Fehlerquelle bei der Erfassung der zählbaren Blüten war daher gering. Aufgrund der mit den Blütenzählungen verbundenen methodischen Probleme konnte jedoch die Blütendichte nicht durch die vollständige Erfassung aller vorhandenen Blüten bzw. Blütenstände bestimmt werden: Bei *Sonneratia caseolaris* schied dies aufgrund der enormen Bestandesgröße entlang des gesamten Flussabschnittes im Untersuchungsgebiet, der zeitlichen Beschränkung durch den Tidenhub sowie der Bestandesstruktur aus, bei *Musa x paradisiaca* war die Zugänglichkeit mancher Flächen (Privatgrundstücke) nicht gegeben. Deshalb mussten die stichprobenartig erfassten Blütenzahlen um einen bestimmten Faktor korrigiert werden, um eine hinreichend genaue Extrapolierung der tatsächlich vorhandenen Blütenzahl zu ermöglichen. Ich entschied mich für einen „starren“ Faktor 2 für die Extrapolation der Blütenzahlen in der Annahme, dass bei jeder Zählung Blüten bzw. Infloreszenzen derselben Größenordnung übersehen wurden.

Bei *Musa x paradisiaca* önte diese Annahme vor allem deswegen fehlerhaft gewesen sein, weil die Infloreszenzen nach dem Erreichen der männlichen Blühphase oftmals abgehackt wurden, wodurch die Zahl der blühaktiven Pflanzen erheblichen Fluktuationen unterworfen war. Aus diesem Grund könnte die tatsächliche Schwankungsbreite der Blütendichte von *Musa x paradisiaca* größer und die minimale Blütendichte kleiner als die erfasste gewesen sein. Allerdings gab es keinen einzigen Tag während der mehrjährigen Feldarbeiten, an dem ich im Untersuchungsgebiet nicht mehrere blühaktive Pflanzen gesehen hätte.

Bei *Sonneratia caseolaris* konnten die im Bestandesinneren sowie auf der Rückseite des Bestandes vorhandenen Blüten nicht gezählt werden. Nun könnte vermutet werden, dass die tatsächliche Anzahl der dadurch nicht gezählten Blüten noch größer gewesen ist, da lediglich die dem Fluss zugewandte Bestandesseite nach Blüten abgesucht worden war. Jedoch blühten zum einen im Bestandesinneren nur verhältnismäßig wenige Blüten, zum anderen war die Rückseite des Bestandes zumeist durch andere Pflanzen beschattet, was dazu führte, dass *Sonneratia caseolaris* dort einen wesentlich lockereren Wuchs aufwies und in Folge dessen auch weniger Blüten ausbildete.

Letzten Endes dürfte die tatsächliche Blütenzahl durch die Multiplikation der erfassten Blütenzahl mit dem Faktor 2 eher unterschätzt als überschätzt worden sein. Diese konservative Extrapolierung der Blütendichte war deswegen erwünscht, weil die Blütendichte als Grundlage für die Berechnung der Tragfähigkeit des Untersuchungsgebietes für *Macroglossus minimus* dienen sollte. Da hierbei die Limitierung des Nahrungsangebotes entscheidend war (Mühlenberg 1993), sollte eine Überschätzung der Blütenzahl vermieden werden.

#### 5.1.2. Nektarsekretion und „standing crop“

Aufgrund der Standorte auf Privatgrundstücken konnte von *Eugenia malaccensis* kein Nektarsekretionsverlauf über die gesamte mehrtägige Lebensdauer der Blüten aufgenommen werden. Deshalb liegen zu dieser Pflanze keine Daten zur Zuckerkonzentration frisch sezernierten Nek-

tars vor, die den Vergleich mit den anderen chiropterophilen Pflanzen im Untersuchungsgebiet gestatten würden. So konnte für die Beurteilung der Ressourcenqualität und –quantität dieser Pflanzen nur auf die wenigen Messungen des „standing crops“ zurückgegriffen werden. Die Zuckerkonzentration des Nektars von *Eugenia malaccensis* war viel geringer als die der drei anderen chiropterophilen Pflanzenarten im Untersuchungsgebiet und als dies anderweitig von chiropterophilen Pflanzen berichtet wurde (Gould 1978, Faegri & Pijl 1979, Dobat & Peikert-Holle 1985, Baker & Baker 1990). Bei der Interpretation dieses Umstandes muss jedoch beachtet werden, dass die geringen Zuckerkonzentrationen des Nektars von *Eugenia malaccensis* aus Messungen vermischten Nektars unbestimmten Alters stammten („standing crop“). Zudem ist unbekannt, wie lange und in welchem Rhythmus die Blüten innerhalb ihrer etwa 3-tägigen Lebensdauer Nektar sezernierten, zumal das Alter der Blüten bei der Messung nicht bestimmt werden konnte. Festgehalten werden kann, dass sich die Blüten sowohl bezüglich der Konzentration des „standing crops“, als auch bezüglich der Lebensdauer der Blüten deutlich von den anderen chiropterophilen Pflanzenarten des Untersuchungsgebietes unterschieden. Angesichts dessen ist fraglich, dass das Bestäubungssyndrom dieser Pflanze chiropterophil ist, zumal die Blüten von leuchtend purpurroter Farbe waren (kein Indiz für Chiropterophilie) und ich an ihnen tagsüber regelmäßig Nektarvögel und verschiedene Falter beobachten konnte. Zwar wiesen unter anderem Pijl (1936) und Start (1974) auf Macroglossinen und Tschapka (2004) auf Glossophaginen *Eugenia*-Pollen nach, bereits Pijl (1936) bezweifelte aber, dass *Eugenia malaccensis* chiropterophil ist. Da auch er regelmäßig Nektarvögel an den Blüten beobachtet hatte, hielt er Ornithophilie oder Entomophilie für wahrscheinlicher. Dennoch konnte ich in Kampong Kuantan auf gefangenen *Macroglossus minimus* regelmäßig Pollen von *Eugenia spp.* nachweisen, die Flughunde aber – im Gegensatz zu Start (1974) – mit einer Ausnahme nie beim Besuch der Blüten beobachten oder vor blühenden Bäumen fangen (Kap. 3). Eventuell wichen die Flughunde im Untersuchungsgebiet in solchen Zeiten auf blühende *Eugenia spp.* aus, in denen sie ihren täglichen Energiebedarf an den anderen Nahrungspflanzen nicht decken konnten. Wahrscheinlich bevorzugten die Tiere die Blüten anderer Pflanzenarten, da der Nektar von *Eugenia malaccensis* nur verhältnismäßig wenig Zucker enthielt.

Auch an den sich bereits nachmittags öffnenden Blüten von *Durio zibethinus* konnte ich Nektarvögel beobachten. Da diese Blüten aber vor 20:00 Uhr keinen Pollen freisetzten, war eine Bestäubung durch die strikt tagaktiven Vögel faktisch ausgeschlossen. Weshalb sich die Blüten aber bereits am Nachmittag öffneten und zu diesem Zeitpunkt bereits reichlich Nektar vorhanden war, kann im Rahmen dieser Arbeit nicht beantwortet werden. Bereits Pijl (1936) beobachtete diesen scheinbaren Widerspruch, welcher der Pflanze durch den Blütenbesuch durch Nektarvögel Kosten verursacht, ohne dass sie im Gegenzug von diesen eine Bestäubungsleistung erhält. Dabei produzierte *Durio zibethinus* im Untersuchungsgebiet während der Blühphase wesentlich größere Nektarmengen, als durch Blütenbesucher ausgebeutet wurden. Dies zeigte sich daran, dass unter jedem der drei Bäume, deren Blühverhalten erfasst worden war, der Boden durch den herabtropfenden Nektar klebrig wurde.

Entgegen den Erwartungen war um 21:00 Uhr noch kein oder nur wenig Nektar aus den gemessenen Durianblüten entnommen worden. Allerdings zeigten die Ergebnissen der Netzfänge und Beobachtungen (Kap. 3), dass nur *Eonycteris spelaea* regelmäßig an Durianblüten fouragierte, während *Macroglossus minimus* dort nur selten nachgewiesen wurde. Start (1974) berichtet von großen Ansammlungen der in Gruppen („flocks“) auf Nahrungssuche gehenden *Eonycteris spelaea* in blühenden Durianbäumen. Das dem Untersuchungsgebiet nächstgelegene bekannte Vorkommen dieser Flughundart befand sich in einem 46 km (Luftlinie) südöstlich entfernt liegenden Höhlensystem (Start 1974); dieser Flughund war also im Gegensatz zu *Macroglossus minimus* nicht im Untersuchungsgebiet resident. Deshalb benötigten die Tiere nach dem Verlassen des Tagesquartieres einige Zeit, um das Untersuchungsgebiet zu erreichen. Erst nach 21:30 Uhr wurden bei Netzfängen regelmäßig *Eonycteris spelaea* gefangen. Tatsächlich wichen die Messergebnisse des „standing crops“ von der bis dahin kumuliert sezernierten Nektarmenge erst nach diesem Zeitpunkt ab. Obwohl also *Durio zibethinus* während

der kurzen Blühphase große Nektarenergiemengen produzierte, wurden diese von *Macroglossus minimus* nur wenig genutzt.

Ein großer „standing crop“ bedeutet, dass die Blütenbesucher die Blüten nicht vollständig ausbeuten. Dies kann daran liegen, dass mehr Nektarenergie vorhanden ist, als die Blütenbesucher benötigen (Dafni 1992). Da in jenen Nächten, in denen in Kampong Kuantan der „standing crop“ gemessen wurde, keine zeitgleichen Erfassungen der Blütenzahlen stattfanden, kann ich jedoch nicht beurteilen, ob in diesen Nächten kleine oder große Blütendichten vorhanden waren. Da die Flughundpopulation aber durch Engpässe der Nahrungsressourcendichte limitiert wird, ist es wahrscheinlich, dass in den meisten Nächten mehr Nahrungsenergie im Untersuchungsgebiet vorhanden war, als von den Flughunden genutzt werden konnte.

Große Unterschiede des „standing crops“ zwischen einzelnen Blüten weisen auf eine differentielle Aktivität der Blütenbesucher hin. Sie sind zumeist darauf zurückzuführen, dass nektarivore Fledertiere exponierte Blüten bevorzugen (Dobat & Peikert-Holle 1985). Dabei werden diejenigen Blüten, die um solche bevorzugten Blüten angeordnet sind, oft ebenfalls häufiger besucht und folglich stärker ausgebeutet, als weiter entfernt liegende Blüten. Dadurch entsteht eine dynamische, heterogen gestaltete „Nektarlandschaft“ mit „hot spots“ und „cold spots“ (Pleasants & Zimmerman 1979), die sich sehr schnell im Nachtverlauf verändern kann.

Im Falle der teilweise beträchtlichen Unterschiede des „standing crops“ zwischen einzelnen Blüten bei *Sonneratia caseolaris* spielten die Zugänglichkeit und die Höhe der Blüten eine Rolle: Je niedriger und versteckter die Blüten waren, desto größer war der „standing crop“. Es stellte sich die Frage, ob die besonders unzugänglichen Blüten der Zugänglichkeitsklasse 4 überhaupt von Flughunden besucht wurden. Wäre dies nicht der Fall, dürften sich die Energiemengen des „standing crops“ der gemessenen Blüten nicht signifikant von denen des bis dahin im Mittel kumuliert sezernierten Nektars unterscheiden haben. Sollten die Blüten ausgebeutet worden sein, müssten sich die Unterschiede mit Fortschreiten der Nacht (längerer Sekretionszeitraum!) immer deutlicher gezeigt haben. Ein stundenweiser Vergleich war aber aufgrund der geringen Blütenzahl in der Klasse 4 schwierig. Wurden jedoch nur die Daten derjenigen Stunden der zweiten Nachthälfte miteinander verglichen, in denen eine größere Anzahl Blüten aus Klasse 4 gemessen werden konnte (unabhängig von der Höhe der Blüten), ergaben sich signifikante Unterschiede zwischen den Energiemengen des „standing crops“ und dem bis dahin sezernierten Nektar (Tab. 9). Die deutlich kleineren Energiemengen des „standing crops“ wiesen darauf hin, dass auch die versteckten Blüten ausgebeutet wurden, was ich regelmäßig bei *Macroglossus minimus*, jedoch nie bei *Eonycteris spelaea* beobachten konnte. Dabei hatte *Macroglossus minimus* allerdings zum Teil erhebliche Schwierigkeiten: Zusammenstöße mit Blättern und Ästen beim Blütenanflug waren die Regel, manchmal mussten ein Tier auch kurze Stücke hangelnd und kletternd zurücklegen.

**Tab. 9:** Vergleich der in drei Stunden der zweiten Nachthälfte gemessenen Nektarenergiemengen [kJ] des „standing crops“ von *Sonneratia caseolaris* (nur Blüten der Zugänglichkeitsklasse 4) mit den Nektarenergiemengen [kJ] des bis zu dieser Stunden kumuliert sezernierten Nektars (Ergebnisse aus der Erfassung des Nektarsekretionsverlaufs). Ergebnisse von Mann-Whitney U-Tests. SF: Standardfehler, Z: Z-Wert.

Uhrzeit	Messung	n	Mittel [kJ]	SF	Z	p
01:00	Nektarmenge	23	2,75	0,06	-3,947	p<0,0001
	Standing crop	7	1,04	0,34		
02:00	Nektarmenge	23	2,80	0,06	-3,449	p<0,001
	Standing crop	5	1,05	0,27		
03:00	Nektarmenge	23	2,82	0,62	-2,769	p<0,01
	Standing crop	3	1,29	0,36		

Es wäre auch möglich, dass – vergleichbar mit *Durio zibethinus* – der in den versteckten *Sonneratia*-Blüten angesammelte Nektar ab einer gewissen Menge herauslief; angesichts der nachgewiesenen Besuche an Blüten der Zugänglichkeitsklasse 4 dürfte dies allenfalls in wenigen Fällen für die Abnahme des „standing crops“ verantwortlich gewesen sein.

Exponierte Blüten von *Sonneratia caseolaris* wurden also wesentlich häufiger besucht und stärker ausgebeutet als weniger zugängliche Blüten. Dies zeigte sich sehr deutlich in den teilweise höchst signifikanten Unterschieden der über alle Stunden zusammengefassten Messergebnisse des „standing crops“ in den Zugänglichkeitsklassen.

Obwohl für einen Flughund bei der Ausbeutung der versteckten Blüte der Klasse 4 das Risiko eines unbelohnten Blütenbesuches deutlich geringer als an Blüten der anderen Zugänglichkeitsklassen gewesen wäre und die Energiemengen in den Blüten der Klasse 4 sehr viel größer als in den anderen Klassen waren, wurden diese Blüten offenbar nur selten besucht. Vermutlich war das Kosten-Nutzen-Verhältnis der Ausbeutung der schwer zugänglichen Blüten schlechter als bei exponierten Blüten (vgl. Helversen & Winter (2003)). Die deutlich geringeren Energiemengen des „standing crops“ der Blüten der Klasse 3 verglichen mit jenen der Klasse 4 zeigten andererseits, dass Blütenbesucher trotz leichten Behinderungen beim Blütenanflug regelmäßig Nektar aus diesen Blüten entnahmen.

Die sehr manövrierfähigen *Macroglossus minimus* konnten immer wieder beim Besuch von nahe der Wasseroberfläche hängenden Blüten beobachtet werden. Diese Beobachtung gelang bei *Eonycteris spelaea* nie. Allerdings entsprach die gemessene Höhe einer Blüte von *Sonneratia caseolaris* nur dann ihrer tatsächlichen Höhe über dem Wasserspiegel, wenn dieser die Hochwassermarke erreichte. Der Wasserspiegel konnte selbst bei Flut erheblich (teilweise mehr als einen Meter) darunter liegen. Da die *Sonneratia*-Blüten bei der Landung eines Flughundes leicht nach unten kippten (vor allem beim schwereren *Eonycteris spelaea*), hingen die Flughunde oft mit dem Rücken nach unten an den Blüten. Der Abflug erfolgt dann zumeist so, dass sich die Tiere von der Blüte rückwärts fallen ließen. Aus diesem Grund mieden die Flughunde wahrscheinlich tief hängende Blüten, da bei diesen eventuell die Gefahr bestand, in das Wasser zu stürzen. Die Anteile vollständig ausgebeuteter Blüten („standing crop“=0) der beiden Höhenklassen (Höhenklasse 1: 22,4 %, Höhenklasse 2: 26,8 %) unabhängig von der Messstunde unterschieden sich nicht (Chi-Quadrat Test mit Yates-Korrektur,  $\chi^2=0,43$ ,  $p>0,05$ ). Da der „standing crop“ Ausdruck des Geschehens an der Blüte vor der Messung ist, ist es sehr wahrscheinlich, dass die Blüten in den Stunden vor der Messung aufgrund des steigenden Wasserstandes (Messungen fanden immer in dem engen Zeitfenster vor und nach einer Flut statt) immer seltener angefliegen wurden. Mit sinkendem Wasserstand könnten diese energiereichen Blüten dann eventuell bevorzugt angefliegen worden sein, bis sich ihr „standing crop“ dem der höher liegenden Blüten angeglichen hätte. Messungen hierzu waren aber aufgrund des dann wieder zu niedrigen Wasserspiegels nicht möglich.

Während bei der Messung der Nektarsekretion von *Musa x paradisiaca* keine großen Unterschiede der Energiemengen innerhalb einzelner Infloreszenzen gefunden wurden, wiesen die zum Teil erheblichen Unterschiede des „standing crops“ der Blüten innerhalb ein und derselben Infloreszenz darauf hin, dass die Blütenbesucher nicht alle Blüten gleichmäßig ausbeuteten. Diese Unterschiede entstanden möglicherweise, wenn die Blütenbesucher zufällig über einen längeren Zeitraum hinweg manche Blüten der Infloreszenz nicht ausbeuteten. Solche zufallsbedingten Unterschiede hätten allerdings im Nachtverlauf abnehmen sollen, da sich die Ausbeutung der Blüten (unter der Voraussetzung, dass die Flughunde keine Selektion der von ihnen an einem Blütenstand besuchten Blüten vornahmen) erwartungsgemäß durch die höhere kumulierte Zahl der Besuche immer mehr einer Gleichverteilung hätte annähern sollen. Tatsächlich nahmen die Unterschiede im Nachtverlauf allenfalls geringfügig ab, sodass sich die kleinsten und größten Energiemengen innerhalb einer Infloreszenz immer noch erheblich unterschieden. Diese Ergebnisse stützen die Vermutung, dass die Blütenbesucher eine Präferenz für die obere Blütenreihe der Infloreszenzen von *Musa x paradisiaca* hatten.

Folglich beuteten die Flughunde sowohl bei *Sonneratia caseolaris* als auch bei *Musa x paradisiaca* die Blüten nicht gleichmäßig aus. Während dies bei *Sonneratia caseolaris* höchstwahrscheinlich auf die unterschiedliche Zugänglichkeit der Blüten zurückzuführen ist, können die Unterschiede der Energiemengen zwischen oberer und unterer Blütenreihe innerhalb einer Kulturbananeninfloreszenz nicht so einfach erklärt werden. Welche Bedingungen müssen geherrscht haben, dass die Flughunde nicht beide Blütenreihen einer Bananeninfloreszenz in gleichem Maße ausbeuteten? Mögliche Erklärungsmöglichkeiten sind: (1) Eine unterschiedliche Ausbeuteeffizienz: Da die obere Blütenreihe weiter von der *Musa*-Infloreszenz abstand als die untere, sehr dicht an der Infloreszenz anliegende Reihe, waren die oberen Blüten möglicherweise von den Flughunden einfacher und vor allem schneller auszubeuten. Sollte es aus energetischer Sicht tatsächlich lohnenswert gewesen sein, im Mittel weniger Blüten der unteren Reihe auszubeuten, müsste die Behinderung beziehungsweise der Zeitverlust bei deren Ausbeutung jedoch erheblich gewesen sein. Nur dann könnte ein Flughund mit dem Weiterflug zu einem anderen Blütenstand einen höheren Nettoenergiegewinn erzielt haben. (2) Unterschiede im Besuchsverhalten zwischen *Eonycteris spelaea* und *Macroglossus minimus*. (3) Energiemenge kein limitierender Faktor: Wie bereits bei *Sonneratia caseolaris* diskutiert, könnten die Nektarressourcenmengen im Untersuchungsgebiet in den meisten Nächten so reichlich vorhanden gewesen sein, dass die Flughunde keinem starken „Zwang“ unterlagen, die Blüten vollständig auszubeuten. Dafür sprachen die insgesamt recht hohen Nektarmengen bzw. Energiegehalte des „standing crops“. (4) Prädation: Einer der stärksten Faktoren, die das Nahrungssuchverhalten modulieren können, ist der Prädationsdruck (Krebs & Davies 1996). Bei vielen Fledertierarten wurden Verhaltensmechanismen zur Prädationsvermeidung nachgewiesen (z.B. Jones & Rydell 1994, Fenton 1995, Speakman et al. 1995, Rydell et al. 1996). Gerade an einer derart exponierten Stelle wie einer Bananeninfloreszenz ist ein darauf sitzender Flughund für potentielle Prädatoren sehr wahrscheinlich leichter zu ergreifen als im Flug. Vor diesem Hintergrund wäre jede Landung für einen Flughund mit einem höheren Risiko verbunden gewesen, von einem Beutegreifer erfasst zu werden, als im Flug. Dieses Risiko wäre proportional zur Dauer der Landung angestiegen, womit die Aufenthaltsdauer an den Blüten ein kritischer Faktor gewesen wäre: Der „trade off“ einer längeren Verweildauer an der Infloreszenz, eventuell sogar einer vollständigen Ausbeutung derselben wäre ein stark erhöhtes Prädationsrisiko gewesen.

Wahrscheinlich resultierte der höhere „standing crop“ der unteren Blütenreihe einer Bananeninfloreszenz auch aus einer Kombination mehrerer genannter Möglichkeiten: Die Nektarenergie war vermutlich in der meisten Zeit nicht derart limitiert, dass die Tiere dazu gezwungen waren, die gesamte verfügbare Nektarmenge aller Blüten auszubeuten. Der Prädationsdruck veranlasste die Tiere, nur kurz an einer Infloreszenz zu verweilen, selbst wenn sie dort bei nur einer einzigen Landung wesentlich höhere Nektarmengen hätten aufnehmen können. Die obere Blütenreihe war vermutlich schneller auszubeuten als die untere, was wiederum zu einem Zeitgewinn und damit einer Risikoreduktion führte.

## **5.2. Nahrungsenergetische Tragfähigkeit des Untersuchungsgebiets: Theoretische Populationsgröße von *Macroglossus minimus***

Nicht die durchschnittliche, sondern die minimale Verfügbarkeit von Nahrungsenergie ist für die Deckung des Erhaltungsstoffwechsels eines Tieres entscheidend (Krebs & Davies 1996, Speakman & Thomas 2003). Kommt es bezüglich der Nahrungsverfügbarkeit zu „Engpässen“, entscheiden diese über die mögliche Populationsgröße einer Tierart innerhalb eines Habitats, also über dessen Tragfähigkeit, sofern diese Art keine speziellen Anpassungen besitzt, solche Phasen zu überdauern (Mühlenberg 1993). Während viele andere Säuger einen oder mehrere Tage bei eingeschränkter Nahrungsverfügbarkeit überleben können, kann unter Umständen nur eine einzige Nacht des Nahrungsmangels über das Überleben eines homoiothermen nektarivoren Fledertieres entscheiden (Tschapka, pers. Mitteilung). Das liegt zum einen daran, dass die-

se einen wesentlich höheren Tagesenergiebedarf als andere Säuger vergleichbarer Körpergröße haben (Nagy 1994, Speakman & Thomas 2003, Helversen & Winter 2003 für Glossophaginen, Geiser & Coburn 1999 für den Flughund *Syconycteris australis*), zum anderen daran, dass die in Blütennektar enthaltene Energie fast ausschließlich aus Zucker stammt, der von den Tieren rasch metabolisiert wird. Die nur in tropischen und subtropischen Gebiete vorkommenden nektarivoren Fledertiere bilden nur wenig Speicherfette, die ihnen über längere Zeiten der Nahrungsknappheit hinweg helfen würden (Helversen & Winter 2003).

Das Nahrungsangebot obligat nektarivorer Organismen ist bezüglich seines Energiegehalts vergleichsweise leicht messbar, da die Energiebilanzierung von Blütennektar mit relativ einfachen Mitteln präzise durchführbar ist (Tschapka 2004). Andere Systeme sind wesentlich heterogener und damit oftmals bedeutend schwieriger zu quantifizieren (Krebs & Davies 1996), zudem ist der Energiegehalt der aufgenommenen Nahrung oft erheblichen Schwankungen unterworfen und die Organismen erhöhen durch selektive Nahrungswahl die aufgenommene Energiemenge. So wählen Herbivore oft die Nahrungspflanzen mit dem höchsten Energiegehalt (Krebs & Davies 1996). Zusätzlich entspricht der Energiegehalt der aufgenommenen Nahrung oft nicht der Energiemenge, die der Organismus aus dieser Nahrung zu gewinnen imstande ist. Im Gegensatz hierzu beträgt die Verdaulichkeit von Blütennektar annähernd 100 % (Hainsworth 1974 für Kolibris, Winter 1998 für Glossophaginen). Somit sind Tragfähigkeitsberechnungen von Ökosystemen für nektarivore Arten basierend auf dem Energiegehalt von Blütennektar sehr zuverlässig. Das hier vorliegende Ökosystem mit nur zwei über das gesamte Jahr blühaktiven Hauptnahrungspflanzen eignete sich aufgrund seiner einfachen Struktur und Transparenz dabei besonders gut für diese Berechnung.

Da die Berechnung der Populationsgröße von *Macroglossus minimus* im Untersuchungsgebiet unter der Annahme von idealisierten Bedingungen entstanden ist, könnte die tatsächliche Populationsgröße von der theoretisch berechneten abgewichen sein.

(1) Interspezifische Konkurrenzsituation: Diese wurde im Modell ausgeschlossen, existierte aber real. *Macroglossus minimus* konkurrierte mit dem nicht im Gebiet residenten nektarivoren Flughund *Eonycteris spelaea* sowie Blütenbesuchern anderer Taxa (zum Blütenbesucherspektrum von *Sonneratia caseolaris* siehe Kap. 1) um Nahrungsressourcen. Allerdings war die Wettbewerbssituation mit *Eonycteris spelaea* in Zeiten des Nahrungsmangels nicht mehr gegeben (Kap. 3). (2) Die Flughunde beuteten nicht sämtlichen von den Pflanzen produzierten Nektar aus. Aus prinzipiellen Überlegungen muss jedoch angenommen werden, dass die Blüten in Nächten mit geringen Nahrungsressourcenmengen, welche limitierend auf die Population von *Macroglossus minimus* wirkten, erschöpfend ausgebeutet wurden (vgl. Krebs & Davies 1996). Dies gilt natürlich nur, wenn die Flughundpopulation durch das Nahrungsressourcenangebot limitiert wurde und nicht durch andere Faktoren (z.B. Prädation). (3) Weiterhin stellten die von mir willkürlich gezogenen Grenzen des Untersuchungsgebietes keine „Grenzen“ für Flughunde dar. Es handelte sich somit nicht um eine isolierte Population, weswegen nicht ausgeschlossen werden kann, dass die Tiere zeitweise auftretender Nahrungsknappheit durch Ausweichbewegungen (Ausweitung oder Verlagerung) ihrer Aktionsräume zu entgehen versuchten. (4) „Grenzen“ existierten auch nicht für jene Individuen, die in das Untersuchungsgebiet kamen um dort nach Nahrung zu suchen. Dies betraf vor allem *Eonycteris spelaea*, der nicht im Untersuchungsgebiet resident war, aber regelmäßig nachts zur Nahrungsaufnahme in das Untersuchungsgebiet geflogen kam. Zudem sind Arten mit kleinen Aktionsräumen von Nahrungsengpässen viel stärker betroffen als Arten mit großen Aktionsräumen, die wie *Eonycteris spelaea* wesentlich flexibler auf solche Situationen reagieren können und in energiereichere Gebiete ausweichen (Sahley et al. 1993, Helversen & Winter 2003, Tschapka 2004). Noch extremer wird sich ein Nahrungsengpass wahrscheinlich auf Arten auswirken, die wie die Männchen von *Macroglossus minimus* zur Etablierung von kleinräumigen Territorien neigen (Krebs & Davies 1996, Kap. 3). (5) Obwohl es lange Zeit für sehr unwahrscheinlich gehalten wurde, dass nektarivore Flughunde in Torpor fallen, wurde dies in jüngerer Zeit an einigen

Arten nachgewiesen (Geiser et al. 1996, Bartels et al. 1998, Coburn & Geiser 1998). Selbst wenn dieser Torpor nur flach sein sollte, könnte er eine gezielte Strategie zur Überdauerung kurzfristiger Nahrungsengpässe darstellen.

Inwieweit kann nun von einer Übereinstimmung der berechneten Populationsgröße mit der tatsächlichen Populationsgröße ausgegangen werden? Nach Sutherland (1996) kann die Größe einer Population im Gleichgewicht („equilibrium population size“) deutlich unter der Populationsgröße liegen, die anhand der nahrungsenergetischen Tragfähigkeit eines Habitats theoretisch möglich ist („carring capacity“). Insofern wären also geringere Individuenzahlen als berechnet zu erwarten. Alternativ könnten die Tiere über Mechanismen verfügen, mit denen sie kurzfristigen Limitierungen des Nahrungsangebotes begegnen. In diesem Fall dürfte die Berechnung der Populationsgröße der Realität ziemlich nahe kommen. Je flexibler die Tiere auf kurzfristige Einschränkungen der Nahrungsverfügbarkeit reagieren können, desto weniger wird die Populationsgröße durch die zeitlich beschränkte minimale Ressourcenverfügbarkeit limitiert. Die berechnete Tragfähigkeit des Untersuchungsgebietes dürfte eine gute Näherung der tatsächlichen Populationsgröße darstellen. Die Überprüfung dieser Hypothese erfolgt in Kap. 3.

## 6. Literatur

- Baker, H.G. & Baker, I. (1990): The predictive value of nectar chemistry to the recognition of pollinator types. *Israel Journal of Botany* 39: 157-166
- Baker, H.G. & Harris, B.J. (1959): Bat pollination of the silk-cotton tree, *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. (sensu lato), in Ghana. *Journal of the West African Science Association* 5: 1-9
- Baker, H.G., Baker, I. & Hodges, S.A. (1998): Sugar Compositions of Nectars and Fruits Consumed by Birds and Bats in the Tropics and Subtropics. *Biotropica* 30(4): 559-586
- Bartels, W., Law, B.S. & Geiser, F. (1998): Daily torpor and energetics in a tropical mammal, the northern blossom-bat *Macroglossus minimus* (Megachiroptera). *Journal of Comparative Physiology B* 168: 233-239
- Baum, K.A. & Grant, W.E. (2001): Hummingbird foraging behavior in different patch types: simulation of alternative strategies. *Ecological Modelling* 137: 201-209
- Chang, Y.T., Davison, G., Lee, S.W., Loh, C.L., Lim, B.L., Rasainthiran, M., Tan, A. & Yong, D. (1996): Strategies for Conservation and Tourism Development at Sungai Selangor Riparian Forest. Malaysian Nature Society, Interim Report; 132 pp.
- Coburn, D.K. & Geiser, F. (1998): Seasonal changes in energetics and torpor patterns in the subtropical blossom-bat *Syconycteris australis* (Megachiroptera). *Oecologia* 113: 467-473
- Corbet, S.A. (2003): Nectar sugar content: estimating standing crop and secretion rate in the field. *Apidologie* 34, 1-10
- Corner, E.J.H. (1940): Wayside Trees of Malaya: in two volumes. Malaysian Nature Society, Singapore
- Dafni, A. (1992): Pollination Ecology: A Practical Approach. IRL Press at Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo; 250 pp.
- Dobat, K. & Peikert-Holle, T. (1985): Blüten und Fledermäuse. *Senckenberg-Buch* 60, Frankfurt a.M., Kramer; 370 S.
- Faegri, K. & Pijl, L. van der (1979): The Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press, Oxford; 244 pp.
- Fenton, M.B. (1995): Constraint and flexibility - bats as predators, bats as prey. In: Racey, P.A. & Swift, S.M. (eds.): Ecology, Evolution and Behaviour of Bats. Symposia of the Zoological Society of London No. 67; 277-290
- Fleming, T.H. (1982): Foraging strategies of Plant-visiting Bats. In: Kunz, T.H. (ed.): Ecology of Bats. Plenum Press, New York & London; 287-325
- Fleming, T.H. (1992): How do fruit- and nectar-feeding birds and mammals track their food resources? In: Hunter, M.D., Ohgushi, T. & Price, P.W. (eds.): Effects of resource distribution on animal-plant interactions. San Diego, Academic Press; 355-391
- Fortescue, J.A. & Turner, D.W. (2004): Pollen fertility in *Musa*: Viability in cultivars grown in Southern Australia. *Australian Journal of Agricultural Research* 55(10): 1085-1091
- Geiser, F. & Coburn, D.K. (1999): Field metabolic rates and water uptake in the blossom-bat *Syconycteris australis* (Megachiroptera). *Journal of Comparative Physiology B* 169: 133-138
- Geiser, F., Coburn, D.K., Körtner, G. & Law, B.S. (1996): Thermoregulation, energy metabolism, and torpor in blossom-bats, *Syconycteris australis* (Megachiroptera). *Journal of Zoology* 239: 583-590
- Gentry, A.H. (1974): Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68
- George, S.T., Pillai, K.R., Lim, K.H., Tham, S. & Abidin, M.Z. (1992): Recent developments in assisted cross-pollination to enhance yield of D 24 Durian clone. Seminar paper (unpubl.) presented by Sime Darby Plantations and MARDI on 25<sup>th</sup> June 1992 in Ipoh, Malaysia; 9 pp.
- Gould, E. (1977): Foraging behavior of *Pteropus vampyrus* on the flowers of *Durio zibethinus*. *Malayan Nature Journal* 30(1): 53-57
- Gould, E. (1978): Foraging behavior of Malaysian nectar-feeding bats. *Biotropica* 10(3): 184-193

- Hainsworth, F.R. (1974): Food quality and foraging efficiency – the efficiency of sugar assimilation by hummingbirds. *Journal of Comparative Physiology* 8: 425-431
- Helversen, O. von & Reyer, H.-U. (1984): Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. *Oecologia* 63: 178-184
- Helversen, O. von & Winter, Y. (2003): Glossophagine Bats and Their Flowers: Costs and Benefits for Plants and Pollinators. In: Kunz, T.H. & Fenton, M.B. (eds.): *Bat Ecology*. University of Chicago Press, Chicago; 346-397
- Helversen, O. von (1986): Blütenbesuch bei Blumenfledermäusen: Kinematik des Schwirrfluges und Energiebudget im Freiland. In: Nachtigall, W. (Hrsg.): *Fledermausflug – Bat Flight*. BIONA-Report 5. Gustav Fischer, Stuttgart; 107-126
- Jones, G. & Rydell, J. (1994): Foraging strategy and predation risk as factors influencing emergence time in echolocating bats. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 346: 445-455
- Keller, R. (1996): Identification of tropical woody plants in the absence of flowers and fruits: A field guide. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin; 229 pp.
- Krebs, J.D. & Davies, N.B. (1996): Einführung in die Verhaltensökologie. Berlin, Oxford, Blackwell Wissenschafts-Verlag; 484 S.
- Law, B.S. (1994): *Banksia* nectar and pollen: Dietary items affecting the abundance of the common blossom bat, *Syconycteris australis*, in southeastern Australia. *Australian Journal of Ecology* 19: 425-434
- Malaysian Meteorological Service (2002): Klimadiagramm für Klang, Datentabelle, Online Service, <http://www.kjc.gov.my/english/service/climate/cmt.html>
- Mardan, M. & Zainal, N.A. (1986): The effects of bat exclusion with wiremesh on the pollination of durian (*Durio zibethinus*). 2nd. Int. Conf. Pl. Prot. in the Tropics
- Martin, F.W., Campbell, C.W. & Ruberté, R.M. (1987): Perennial edible fruits of the tropics. U.S. Department of Agriculture. Agriculture Handbook No. 642; 252 pp.
- McDade, L.A. & Weeks, J.A. (2004): Nectar in hummingbird-pollinated neotropical plants II: Interactions with flower visitors. *Biotropica* 36(2): 216-230
- Mühlenberg, M. (1993): Freilandökologie. Quelle & Meyer Verlag, Heidelberg, Wiesbaden; 512 S.
- Nagy, K.A. (1994): Field bioenergetics of mammals: what determines field metabolic rates. *Australian Journal of Zoology* 42: 43-53
- Nieuwolt, S. (1969): Klimageographie der malaiischen Halbinsel. Mainzer Geographische Studien, Geographisches Institut der Johannes-Gutenberg-Universität Mainz; 152 S.
- Petit, S. & Pors, L. (1996): Survey of Columnar Cacti and Carrying Capacity for Nectar-Feeding Bats on Curaçao. *Conservation Biology* 10(3): 769-775
- Pijl, L. van der (1936): Fledermäuse und Blumen. *Flora* 131: 1-40
- Pleasants, J.M. & Zimmerman, M. (1979): Patchiness in the dispersion of nectar resources: evidence for hot and cold spots. *Oecologia* 41: 283-288
- Porsch, O. (1931): *Crescentia* – eine Fledermausblume. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 80: 31-44
- Prys-Jones, O.E. & Corbet, S.A. (1991): Bumblebees. The Richmond Publishing, Slough
- Pyke, G.H. (1978): Are animals efficient harvesters? *Animal Behaviour* 26: 241-250.
- Rehm, S. & Espig, G. (1996): Die Kulturpflanzen der Tropen und Subtropen: Anbau, wirtschaftliche Bedeutung, Verwertung. Ulmer Verlag, Stuttgart; 528 S.
- Robinson, J.C. (1996): Bananas and Plantains. CAB International; 238 pp.
- Rydell, J., Entwistle, A. & Racey, P.A. (1996): Timing of foraging flights of three species of bats in relation to insect activity and predation risk. *Oikos* 76: 243-252
- Sahley, C.T., Horner, M.A. & Fleming, T.H. (1993): Flight speeds and mechanical power outputs of the nectar-feeding bat *Leptonycteris curasoae* (Phyllostomidae: Glossophaginae). *Journal of Mammalogy* 74(3): 594-600

- Soepadmo, E. & Eow, B.K. (1977): The reproductive biology of *Durio zibethinus* Murr.. Gardens' Bulletin Singapore 29: 25-33
- Speakman, J.R. & Thomas, D.W. (2003): Physiological Ecology and Energetics of Bats. In: Kunz, T.H. & Fenton, M.B. (eds.): Bat Ecology. The University of Chicago Press, Chicago; 430-490
- Speakman, J.R. , Stone, R.E. & Kerslake, J.E. (1995): Temporal patterns in the emergence behaviour of pipistrelle bats, *Pipistrellus pipistrellus*, from maternity colonies are consistent with an anti-predator response. Animal Behaviour 50(4): 1147-1156
- Start, A.N. & Marshall, A.G. (1976): Nectarivorous bats as pollinators of trees in West Malaysia. In: Burley, J. & Styles, B.T. (eds.): Tropical Trees - Variation, Breeding and Conservation. Linnean Society Symposium Series No. 2, Academic Press; 141-150
- Start, A.N. (1974): The feeding biology in relation to food sources of nectarivorous bats (Chiroptera: Macroglossinae) in Malaysia. Ph. D. thesis, University of Aberdeen; 374 pp. + citation index
- Sutherland, W.J. (1996): From Individual Behaviour to Population Ecology. Oxford University Press, Oxford; 213 pp.
- Tjia, H.D. (1988): The physical setting. In: Cranbrook, Earl of (ed.): Key environments: Malaysia. Pergamon Press, Oxford; 1-19
- Tomlinson, P.B. (1986): The Botany of Mangroves. Cambridge University Press, Cambridge; 419 pp.
- Tschapka, M. (2004): Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. Journal of Zoology London 263: 7-21
- Vogel, S. (1968): Chiropterophilie in der neotropischen Flora – Neue Mitteilungen I. Flora Abt. B 157: 562-602
- Vogel, S. (1969a): Chiropterophilie in der neotropischen Flora – Neue Mitteilungen II. Flora Abt. B 158: 185-222
- Vogel, S. (1969b): Chiropterophilie in der neotropischen Flora – Neue Mitteilungen II. Flora Abt. B 158: 289-323
- Winter, Y. & Stich, K.P. (2005): Foraging in a complex naturalistic environment: capacity of spatial working memory in flower bats. Journal of Experimental Biology 208: 539-548
- Winter, Y. (1998): In vivo measurement of near maximal rates of nutrient absorption in a mammal. Comparative Biochemistry and Physiology A 119(3): 853-859

## Kapitel 3

### Nahrung und Paarung – vom „kleinen“ Unterschied der Ressourcennutzung des Flughundes *Macroglossus minimus*

#### Sind Blüten mehr als nur Nahrungsquelle?

##### 1. Einleitung und Fragestellung

Die endothermen nektarivoren Fledertiere haben den höchsten, bislang bei Säugetieren gemessenen Energieumsatz, weswegen sie in hohem Maße energielimitiert sind (Helvesen & Reyer 1984, Helvesen & Winter 2003, Speakman & Thomas 2003). Deshalb spielt die räumliche und zeitliche Verteilung der Nahrungsressourcen eine entscheidende Rolle in der täglichen Energiebilanz nektarivorer Fledertiere (vgl. Putman 1994).

Individuen kleinerer Fledertierarten unterscheiden sich von Individuen größerer Arten bezüglich ihrer Blütenbesuchseffizienz (dem Kosten-Nutzen-Verhältnis des Blütenbesuchs) bei einer gegebenen Verteilung und Dichte einzelner Nektarenergieportionen (Helvesen & Winter 2003). Das unterschiedliche Kosten-Nutzen-Verhältnis einzelner Arten bei der Ausbeutung gemeinsam genutzter Nahrungsquellen (interspezifischer Wettbewerb um Nahrungsressourcen) und ökomorphologische Unterschiede sind vermutlich die entscheidenden Faktoren für die Strukturierung eines Ensembles (Helvesen & Winter 2003, Patterson et al. 2003). Dabei müssen intolerante oder spezialisierte Arten, die nicht die Möglichkeit zur Nutzung mehrerer Habitat- oder Ressourcentypen haben, das bevorzugte Habitat, beziehungsweise die bevorzugte Ressource dominieren können, also im interspezifischen Wettbewerb überlegen sein (Rosenzweig & Lomolino 1997).

Ich erwarte, dass dies auch für die Realisierung der Koexistenz der in Körpermasse und Körpergröße verschiedenen obligat nektarivoren Flughundarten *Macroglossus minimus* (Geoffroy 1810) und *Eonycteris spelaea* (Dobson 1871) in Kampong Kuantan in West-Malaysia gilt. Zwei syntop vorkommende Arten innerhalb einer Gilde oder eines Ensembles dürfen sich nach der „limiting similarity“-Theorie (MacArthur & Levins 1967, Abrams 1983) in ihren Nahrungsressourcenansprüchen („Nahrungsnische“) nicht zu sehr ähneln, um gemeinsam koexistieren zu können. Obwohl das syntope Vorkommen von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* für weite Teile West-Malaysias beschrieben wurde und ihr Nahrungspflanzenspektrum weitgehend bekannt ist (Start 1974, Start & Marshall 1976, Gould 1978), liegen bislang keine, mit der Arbeit von Tschapka (2004) an Glossophaginen vergleichbaren Untersuchungen zu den proximalen Parametern, welche die Artengemeinschaft dieser nektarivoren Flughundarten strukturieren, vor. Im Vergleich zu der von Tschapka (2004) für Costa Rica beschriebenen artenreichen Glossophaginen-Zönose und den zahlreichen, dort von den Fledermausarten genutzten Nahrungspflanzen, war das Ensemble der nektarivoren Flughundarten und deren Nahrungspflanzenarten in Kampong Kuantan wesentlich einfacher strukturiert. Dies zeigten Voruntersuchungen im Jahr 1998, wonach die beiden nektarivoren Flughundarten in Kampong Kuantan hauptsächlich nur zwei Nahrungspflanzenarten nutzten. Aus diesem Grund war die Tier-Pflanze-Beziehung dort bezüglich des Energieflusses sehr transparent und einfach quantifizierbar.

Für die Ausbildung einer Ressourcennutzungsstrategie entscheidet jedoch nicht nur allein die Verteilung der Nahrungsressourcen, sondern auch der intra- und interspezifische Wettbewerb um diese Ressourcen, ein mögliches Prädationsrisiko sowie unter Umständen auch das Sozialverhalten einer Art (Altringham 1996). So wird das Ressourcennutzungsverhalten einer nektarivoren Fledertierart zum Beispiel dadurch beeinflusst, ob die Individuen solitär oder gemeinschaftlich auf Nahrungssuche gehen (bei gemeinschaftlicher Nahrungssuche werden zumeist

auch die Quartierplätze gemeinsam genutzt, z.B. Start 1974, Kunz & Lumsden 2003), oder ob es geschlechtsspezifische Unterschiede bei dem Nahrungserwerb gibt. Nach Clutton-Brock (1989) entscheidet die räumliche Verteilung der von den Weibchen benötigten Ressourcen über die Verteilung der Weibchen im Raum. Diese wiederum bestimmt die Paarungsstrategie der Männchen, womit die Ressourcenverteilung letztlich auch ausschlaggebend für die Ausbildung des Paarungssystems einer Art ist.

*Macroglossus minimus* ist eine Flughundart, die in ganz Südostasien weit verbreitet ist und dort häufig die in der Umgebung menschlicher Ansiedlungen angepflanzten chiropterophilen Pflanzen nutzt („Kulturfolger“). Die Tiere sind einfach erfassbar und experimentell manipulierbar, womit sich diese Art in idealer Weise dazu eignet, Fragen nach den Nahrungsressourcennutzungsstrategien und dem Raumnutzungsverhalten sowie der Realisierung der Koexistenz eines Ensembles nektarivorer Flughunde zu beantworten.

Darüber hinaus waren mir bereits im Jahr 1998 an *Macroglossus minimus* in Kampong Kuantan geschlechtsspezifische Verhaltensunterschiede im unmittelbaren räumlichen Umfeld von blühenden Nahrungspflanzen aufgefallen, die nicht im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme der Tiere selbst in Verbindung zu stehen schienen. Zudem schienen Männchen zum einen deutlich flugaktiver als Weibchen zu sein und zum anderen schienen Weibchen erheblich größere Aktionsräume als Männchen zu haben, mit der Folge, dass der Aktionsraum eines Weibchens die Aktionsräume mehrerer Männchen überlappte. Dies deutete darauf hin, dass das Blütenbesuchverhalten von *Macroglossus minimus* wahrscheinlich nicht nur Ausdruck des Nahrungssuchverhaltens ist, sondern auch im Zusammenhang mit dem Paarungssystem stehen könnte. Damit wären die Blüten chiropterophiler Pflanzen für *Macroglossus minimus* nicht nur Nahrungsquellen, sondern würden auch zentrale Adresspunkte des Sozial- und Paarungssystems darstellen.

Sollte diese Hypothese zutreffen, ist zu erwarten, dass *Macroglossus minimus* Kunstblüten trotz deren artifizieller Struktur ebenso wie natürliche Blüten nicht nur als Nahrungsquelle, sondern auch als soziobiologische Schnittstelle adressieren wird. An den Kunstblüten sollten also dieselben geschlechtsspezifischen Unterschiede zu beobachten sein wie an natürlichen Blüten.

Für die vorliegende Arbeit ergaben sich somit die folgenden Fragen:

- Welche der in Kampong Kuantan vorkommenden chiropterophilen Pflanzenarten werden zu welchen Anteilen von den beiden Flughundarten *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* im Jahresverlauf genutzt?
- Wie ist die Koexistenz der beiden obligat nektarivoren Flughundarten in Kampong Kuantan realisiert? Lassen sich an den beiden Flughundarten morphologische Eigenschaften identifizieren, die Auswirkungen auf die Ressourcenwahl haben könnten? Lassen sich artspezifische Muster in der räumlichen und zeitlichen Nutzung einzelner Nahrungspflanzenarten erkennen?
- Existieren bei *Macroglossus minimus* geschlechtsspezifische Unterschiede bezüglich des Ressourcennutzungsverhaltens? Welche sind dies? Können diese Unterschiede alleine mit geschlechtsspezifischen Nahrungserwerbsstrategien erklärt werden oder stehen diese im Zusammenhang mit dem Sozialverhalten und dem Paarungssystem dieser Flughundart?
- Können an Kunstblüten dieselben auffälligen, geschlechtsspezifischen Verhaltensmerkmale wie im Freiland erfasst werden?

Im Folgenden werden zunächst die Populationsstrukturen der beiden nektarivoren Flughundarten im Jahresverlauf in Kampong Kuantan beschrieben und deren morphologische Unterschiede dargestellt. Anhand der Unterschiede in der Zusammensetzung des von beiden Flughundar-

ten genutzten Nahrungspflanzenspektrums werden die Nahrungsnischenbreite und ihre Überlappung berechnet und die Unterschiede im Ressourcennutzungsverhalten beider Flughundarten analysiert.

Besonderes Augenmerk liegt auf den geschlechtsspezifischen Unterschieden des Ressourcennutzungsverhaltens von *Macroglossus minimus*, welche anhand der Ergebnisse aus der Telemetrie, der Erfassung des reproduktiven Geschehens im Jahresverlauf, der Beobachtung individuell markierter Tiere an ihren Nahrungspflanzen sowie den Videoaufzeichnungen des Blütenbesuchsverhaltens von *Macroglossus minimus* dargestellt werden.

Des Weiteren wird das Verhalten von *Macroglossus minimus* an den in Kapitel 4 beschriebenen Kunstblüten in einem Flugkäfig mit dem Verhalten an Blüten der Nahrungspflanzen im natürlichen Habitat verglichen.

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Fang der Flughunde und Datenaufnahme

Der Fang von Flughunden mit feinmaschigen Japannetzen (Fa. AVINET, USA) fand an blühenden Nahrungspflanzen statt; einzelne Individuen von *Macroglossus minimus* wurden aber auch mit weichen Handkäschern aus bekannten und zugänglichen Tagesquartieren gefangen. Da die Messung der Aktivitätsbudgets von *Macroglossus minimus* im Zuge der Telemetrie erfolgen sollte, war es nicht notwendig, zufällig verteilte, über den gesamten Nachtverlauf betriebene Fangstellen auszuwählen. Ziel war vielmehr, möglichst viele nektarivore Flughunde zu erfassen, was am einfachsten an ihren Nahrungspflanzen möglich war. Verwendung fanden hierzu je nach den örtlichen Gegebenheiten Netze unterschiedlicher Länge und Höhe, die mit Hilfe von je zwei, auf 4 m ausziehbaren, stabilen Aluminiumstangen quer zur Anflugrichtung der Flughunde vor einer blühenden Nahrungspflanze aufgestellt wurden. Meist wurde nur ein Netz, selten wurden auch zwei Netze platziert, um ihre regelmäßige Kontrolle und die rasche Bearbeitung der gefangenen Individuen zu gewährleisten. Die Aufstellung der Netze erfolgte unmittelbar nach Sonnenuntergang. Die Kontrolle eines Netzes erfolgte idealerweise in sehr kurzen Abständen (<10 min), um einem im Netz hängenden Tier nicht die Gelegenheit zu geben, sich selbst zu belecken und so den im Fell anhaftenden Pollen abzuschlucken.

Der dem Fell anhaftende Pollen wurde bei jedem gefangenen Tier unmittelbar nach dessen Entnahme aus dem Netz abgestreift. Gefangene Tiere wurden bis zur weiteren Bearbeitung einzeln in kleinen Stoffbeuteln gehältert. Alle Tiere bekamen etwas Zuckerlösung zu trinken.

Schwierig war der Fang vor *Sonneratia*-Blüten. Aufgrund des Wuchsortes der Pflanze im Intertidalbereich und des regelmäßig überschwemmten, sehr schlammigen Grundes konnte nur ein Standort für Netzfänge an *Sonneratia caseolaris* genutzt werden. Wie bei allen Arbeiten an *Sonneratia caseolaris* mussten auch die Zeitpunkte für den Netzfang zunächst mit dem Tidenkalender abgeglichen werden.

Die Flughunde wurden mittels Corbet & Hill (1992) und Ingle & Heaney (1992) bestimmt. Die Nomenklatur folgte Corbet & Hill (1992). Zu jedem gefangenen Individuum wurden in einem vorgefertigten Formular folgende Daten erfasst:

- Art
- Ring-Nr.
- Datum und Uhrzeit des Fangs
- Wiederfang (Ja/Nein)
- Unterarmlänge [mm], gemessen mit einer Schieblehre, auf 0,1 mm genau
- Länge 3. Finger [mm], gemessen mit einem Lineal auf der Dorsalseite des gestreckten Flügels, auf 1 mm genau
- Länge 5. Finger [mm], gemessen mit einem Lineal auf der Dorsalseite des gestreckten Flügels, auf 1 mm genau
- Körpermasse [g], gewogen mit einer Federwaage (Fa. Pesola, 50 g & 100 g), auf 0,5 g genau
- Geschlecht (M/W)
- Reproduktiver Zustand
  - a) Weibchen: unauffällig, trächtig, laktierend, postlaktierend
  - b) Männchen: Hodenlänge [mm] (Hodendurchmesser, gemessen mit einer Schieblehre an der breitesten Stelle des Hodens), auf 0,5 mm genau; Kehldrüse: Farbe und Schwellungszustand
- Alter (juvenil, subadult, adult)
- Pollenprobe (Nr. des Eppendorff-Cups)
- Fangort sowie die Nahrungspflanzenart, an der gefangen wurde

Bei einem Wiederfang wurden im Regelfall – neben Fangort, Datum und Uhrzeit – nur die Ringnummer, das Alter, die Körpermasse sowie der reproduktive Zustand des Tieres notiert und eine Pollenprobe einbehalten. Sofern es sich beim Erstfang dieses Individuums um ein juveniles oder subadultes Tier gehandelt hatte, wurden alle Größenparameter erneut bestimmt.

Die Altersklassen wurden wie folgt definiert: Juvenil: kleines, leichtes Tier mit grünlicher Augenfärbung, Epiphysenfugen breit. Subadult: fast ausgewachsenes Jungtier, Augenfarbe grünlich-braun, Epiphysenfugen fast geschlossen, aber noch sichtbar. Adult: ausgewachsenes Tier, Epiphysenfugen geschlossen, Augenfarbe braun bis rotbraun. Als wesentliches Kriterium zur Altersbestimmung wurde auch der reproduktive Zustand herangezogen: Trächtige oder säugende Weibchen und Männchen mit dunkel gefärbter, angeschwollener Kehldrüse und großen Hoden wurden als adult eingestuft. Die Hodenlänge war bei juvenilen Männchen nicht messbar, bei subadulten Männchen betrug diese nur wenige Millimeter.

Der Schwellungszustand der Kehldrüse sowie ihre Farbe wurde wie folgt codiert: Schwellung: 0: nicht geschwollen, unauffällig, schmal, 1: leicht geschwollen, schmal, 2: deutlich geschwollen, verbreitert, 3: stark angeschwollen, stark verbreitert. Farbe: 0: fleischfarben, 1: (hell)rot, 2: weinrot, 3: dunkelrotbraun, 4: schokoladefarben. Die Daten zu Kehldrüse und Hodenlänge wurden ab dem Jahr 2000 erhoben.

## 2.2. Individuelle Markierung

Jedes Individuum wurde mit einem nummerierten, farbigen Plastikring (Fa. Hughes, London) versehen, welcher auf ein Halsband (flexible, sehr dünne Rasterschlaufe) aufgezogen war. Zusätzlich zu dieser Markierungsmethode nach Gannon (1993) wurde am Halsband ein weiterer, mit Reflexfolie (3M Scotchlite) beklebter Plastikring angebracht, der die Beobachtung an blühenden Nahrungspflanzen erleichtern sollte. Das Halsband wurde so eng zugezogen, dass es sich nicht mehr über den Kopf streifen, jedoch noch gut um den Hals drehen ließ, ohne dabei ein Verletzungsrisiko darzustellen. Alle ab dem Jahr 2000 gefangenen Individuen der Arten *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* wurden auf diese Weise markiert. Ausgenommen blieben wenige sehr junge, kleine Tiere, bei denen das anstehende Größenwachstum zu Beeinträchtigungen durch die dann eventuell zu engen Halsbänder hätte führen können. Im Jahr 1998 waren nur *Macroglossus minimus*, nicht aber *Eonycteris spelaea* markiert worden.

In den Nächten vor einer Verhaltensbeobachtung wurden einige *Macroglossus minimus* im Umfeld derjenigen Blüten gefangen, an welchen das „focal animal sampling“ durchgeführt werden sollte. Jedes dieser Individuen („focal animals“) wurde mit einem kleinen, andersfarbigen „Fähnchen“ aus Reflexfolie ausgestattet, das nachts mittels einer schwachen Stirnlampe gut erkannt werden konnte und die Identifizierung des Tieres ermöglichte. Das Fähnchen wurde mit einem Tropfen Hautkleber (Skin-Bond, Fa. Smith & Nephew) locker in das Rückenfell geklebt und fiel nach wenigen Tagen von selbst ab. Dabei blieb die Zahl der unter nächtlichen Freilandbedingungen unterscheidbaren Reflexfolienfarben auf 6 (weiß, gelb, grün, rot, braun, blau) beschränkt, so dass zeitgleich höchstens 6 „focal animals“ erfasst werden konnten.

In den Monaten März und April 2002 wurden 23 adulte Individuen von *Macroglossus minimus* zusätzlich mit einem Transponder (Fa. IQ Automation, Easykey, 11,2 mm Länge), der mit einem kleinen Stück Schrumpfschlauch am Halsband befestigt war, ausgestattet. Der Code des Transponders wurde mit Hilfe eines Transponderhandlesegerätes (umgebaute Easykey-Lesemoduleinheit mit einem LCD-Display) ausgelesen und im Erfassungsbogen festgehalten. Diese passiven Glastransponder sollten die automatische, berührungslose Identifikation dieser Tiere an den im Untersuchungsgebiet aufgestellten Kunstblüten (s. Anhang) ermöglichen. Nach Beendigung dieser Experimente wurden keine weiteren Individuen mit Transpondern ausgestattet und die bereits angebrachten Transponder bei Wiederfängen der markierten Tiere entfernt.

### 2.3. Wiederfangrate und Abschätzung der Populationsgröße von *Macroglossus minimus* im Untersuchungsgebiet

Regelmäßig konnten markierte Individuen zu einem späteren Zeitpunkt erneut gefangen werden (Wiederfänge). Teilweise kam es auch zu Mehrfacherfassungen eines Individuums innerhalb einer einzigen Nacht. Solche Mehrfacherfassungen wurden nur als eine Erfassung gewertet, so dass als „Wiederfang“ nur eine erneute Erfassung in einer anderen Fangnacht bezeichnet wurde. Sämtliche Berechnungen wurden ausschließlich auf Grundlage dieser gewerteten Wiederfänge durchgeführt, die Mehrfacherfassungen innerhalb einer Nacht wurden eliminiert. Die Wahrscheinlichkeit, mit der ein markiertes Tier mehr als einmal erfasst werden konnte, wurde berechnet. Weiterhin wurde der mittlere Zeitraum zwischen zwei Erfassungen eines markierten Tieres sowie der zeitliche Abstand zwischen dem Erstfang (Markierung des Tieres) und der letzten Erfassung ermittelt.

Die Populationsgröße von *Macroglossus minimus* im Untersuchungsgebiet konnte mit den herkömmlichen Verfahren, die auf Wiederfangmodellen (CMR: Capture-Mark-Recapture) basieren, nicht berechnet werden. Um dennoch anhand der Fangdaten eine ungefähre Angabe der Populationsgröße von *Macroglossus minimus* im Untersuchungsgebiet machen zu können und einen Vergleich der auf diese Weise ermittelten Populationsgröße mit der auf Grundlage der nahrungsenenergetischen Tragfähigkeit berechneten Populationsgröße zu ermöglichen, wurde folgendes Verfahren entwickelt: Für gleitende 3-Monatsabschnitte in den beiden Untersuchungszeiträumen 1998 bis 2001 wurde die durchschnittliche Anzahl der in diesen Zeiträumen im Untersuchungsgebiet erfassbaren individuell markierten *Macroglossus minimus* berechnet. Hierzu wurden die beiden Untersuchungszeiträume in insgesamt 57 3-Monatsabschnitte unterteilt, die jeweils um eine Fangnacht versetzt begannen. Der erste 3-Monatsabschnitt begann mit der jeweils ersten Fangnacht der beiden Untersuchungszeiträume, der letzte endete mit dem ersten Einschluss der letzten Fangnacht in einen 3-Monatsabschnitt. Um die unterschiedliche Anzahl der Fangnächte in jedem 3-Monatsabschnitt zu berücksichtigen, wurde die Anzahl der in jedem 3-Monatsabschnitt erfassten *Macroglossus minimus* durch die Anzahl der Fangnächte in diesem Abschnitt dividiert und anschließend mit der mittleren Anzahl der Fangnächte aller 3-Monatsabschnitte multipliziert. Der Untersuchungszeitraum 2002 bis 2003 wurde nicht in diese Analyse einbezogen, da zu dieser Zeit vornehmlich auf der Versuchsfläche gearbeitet worden war.

Dieser Vorgehensweise liegen folgende Annahmen zugrunde: (1) die Reproduktion der Tiere erfolgte asaisonal und asynchron, d.h. es gab keine Schwankungen der Populationsgröße aufgrund von Reproduktionszyklen. (2) Die Geburten- und Sterberate befanden sich im Gleichgewicht. (3) Es gab keine prädations- oder nahrungsressourcenbedingten Fluktuationen sowie keine Zu- oder Abwanderung von Tieren. Daraus folgt, dass die Population zu jedem Zeitpunkt gleich groß und stabil war.

In die Auswertung wurden nur markierte Individuen einbezogen. Dabei wurde jedes Individuum pro 3-Monatsabschnitt unabhängig von der Zahl der Erfassungen nur ein Mal gewertet, um einer Überschätzung der Populationsgröße zu begegnen. Der aus allen 57 gleitenden 3-Monatsabschnitten berechnete Mittelwert gibt die durchschnittliche Anzahl der in einem beliebigen 3-Monatszeitraum erfassbaren *Macroglossus minimus* im Untersuchungsgebiet wieder. Da eine der Grundannahmen dieses Modells eine stabile, zu jedem Zeitpunkt gleich große Population ist, muss die größte in einem 3-Monatsabschnitt erfasste Individuenzahl auch in allen anderen Abschnitten vorhanden gewesen sein.

## 2.4. Berechnung ökologisch relevanter Aspekte der Morphologie

Um die Grundlage für die Abgrenzung der ökologischen Nischen der beiden syntop vorkommenden Flughundarten *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* zu schaffen und damit weitergehende Analysen des Ressourcennutzungsverhaltens von *Macroglossus minimus* zu ermöglichen, wurden folgende ökologisch relevante morphometrische Parameter basierend auf der Flügelform und Flügelgröße (Findley et al. 1972) berechnet: Zu den körpermassenunabhängigen Indizes zählen der „Aspect Ratio Index“ (ARI), der „Wing Tip Index“ (WTI) und die „Wing Area“ (WA). Das „Wing Loading“ (WLo) dagegen ist abhängig von der Körpermasse.

$$ARI = \frac{UA + F3}{F5}$$

$$WTI = \frac{F3}{UA}$$

$$WA = \frac{[(UA + F3) F5] 2}{100} \quad [\text{cm}^2]$$

$$WLo = \frac{\text{Körpermasse}}{WA} \quad [\text{g cm}^{-2}]$$

UA	Länge des Unterarms [mm]
F3	Länge des 3. Fingers [mm]
F5	Länge des 5. Fingers [mm]

Der ARI gibt das Verhältnis von Flügellänge zu Flügelbreite an, wobei ein langer und schmaler Flügel einen großen, ein kurzer und breiter Flügel einen kleinen ARI hat. Der WTI gibt das Verhältnis der Länge des 3. Fingers (Handflügel) zur Unterarmlänge (Armflügel) an. Je länger der 3. Finger im Verhältnis zum Unterarm ist, desto größer kann die Fluggeschwindigkeit sein, da der Handflügel wesentlich zum Vortrieb beiträgt; ein großer WTI ist aber auch Kennzeichen von sehr manövrierfähigen, zum Schwirrflug befähigten Arten (Findley et al. 1972). Die WA gibt die Flügelfläche für beide Flügel an. Das „Wing Loading“ ist eine Maßzahl für die Flügelflächenbelastung: Schwere Fledertiere mit kleinen Flügelflächen haben eine große Flügelflächenbelastung, leichte Arten mit großer Flügelfläche eine kleine Flügelflächenbelastung. Je größer das WLo, desto größer muss aus physikalischen Gründen die Fluggeschwindigkeit sein.

Um einen möglichen Zusammenhang zwischen der Erfassungshäufigkeit, der Größe des Aktionsraumes und der Aktivität eines Männchens mit seiner körperlichen Kondition und seiner Hodengröße zu überprüfen, wurde als Maßzahl der Kondition oder körperlichen „Fitness“ der Männchen von *Macroglossus minimus* wurde ein residualer Index der Körpermasse berechnet (Jakob et al. 1996, Schulte-Hostedde et al. 2001, 2005 a & b). Hierzu wurde zunächst die Regression aus der Körpermasse [g] auf die Körpergröße (Unterarmlänge [mm]) für alle adulten Männchen bestimmt, wobei alle Werte vor der Berechnung  $\log_{10}$ -transformiert worden waren (Beseitigung allometrischer Effekte). Standen bei einem mehrmals erfassten Männchen mehrere Messwerte der Körpermasse zur Verfügung, wurde für die Berechnung der größte Wert herangezogen. Die Residuen der einzelnen Individuen (Abstände der individuellen Werte zur Regressionsgeraden) entsprechen dem Konditionsindex: Ein Individuum mit einem positiven Residuum hatte eine bessere körperliche Kondition als ein Individuum mit negativem Residuum (Jakob et al. 1996, Dobson 1992, Dobson & Michener 1995, Wauters & Dhondt 1995, Schulte-Hostedde et al. 2005 b). Dieser residuale Konditionsindex ist unabhängig von der Körpergröße und eignet sich somit zum direkten Vergleich der Individuen.

Die relative Hodengröße ist ein wichtiges Maß zur Identifizierung und Charakterisierung von Paarungssystemen (Wilkinson & McCracken 2003). Allgemein wird zur Bestimmung dieser Maßzahl die Hodenmasse herangezogen (z.B. Hosken 1998, Wilkinson & McCracken 2003). Alternativ eignet sich auch das Hodenvolumen oder die Hodenlänge, die beide in direkter allometrischer Beziehung zur Hodenmasse stehen (Wilkinson & McCracken 2003, Schulte-Hostedde et al. 2003, Schulte-Hostedde & Millar 2004). In der vorliegenden Arbeit wurde die

Hodenlänge (Hodendurchmesser an der breitesten Stelle des Hodens, gemessen mit einer Schieblehre auf 0,5 mm genau) zur Bestimmung der relativen Hodengröße herangezogen. Standen für ein mehrfach erfasstes Männchen mehrere Messwerte zur Verfügung, wurde stets der größte Wert in die Berechnung einbezogen. Die körpergrößenbereinigte residuale Hodenlänge wurde berechnet, indem die Residuen aus der Regression der Hodenlängen mit den Unterarmmlängen gebildet wurden (Beseitigung allometrischer Effekte, alle Daten vor der Regression  $\log_{10}$ -transformiert). Diese Residuen wurden wiederum über dem zuvor berechneten residualen Konditionsindex (Kondition) aufgetragen. Die Residuen der einzelnen Werte zur Regressionsgeraden aus der Hodenlänge auf den Konditionsindex ergaben die von der Körpergröße und Körpermasse unabhängige residuale Hodengröße ( $HL_{res}$ ).

## **2.5. Identifizierung der Nahrungspflanzen anhand von Pollenproben**

### **2.5.1. Pollenvergleichssammlung**

Das Fehlen von palynologischer Vergleichsliteratur über die südostasiatische chiropterophile Flora machte das Anlegen einer eigenen Pollenvergleichssammlung erforderlich (Thomas 1988, Dafni 1992). Nur auf diese Weise konnte der dem Fell gefangener Flughunde anhaftende Pollen bestimmt werden (vgl. Widmann 1995, Tschapka 2004). Diese Vergleichssammlung war bereits 1998 angelegt worden, wurde aber zwischen 2000 und 2003 in Teilen ersetzt und ergänzt. Die Pollenvergleichsproben wurden an den Antheren voll aufgeblühter Blüten eindeutig identifizierter Nahrungspflanzenarten mit der unten beschriebenen Methode gewonnen. Jede Blüte war vor der Anthese verhüllt worden, um eine Verschleppung anderer Pollenformen auf die Antheren durch Blütenbesucher zu verhindern.

### **2.5.2. Probennahme im Freiland**

Zur Identifizierung des Nahrungspflanzenspektrums wurden – neben dem direkten Nachweis des Blütenbesuchs durch Flughunde an möglichen Nahrungspflanzen – an jedem Individuum und jeder Erfassung eine Probe des dem Fell anhaftenden Pollens genommen. Dazu wurde jedes Tier möglichst unmittelbar nach dem Fang (um einem Verlust oder einer Verschleppung der Pollen vorzubeugen) mit einem kleinen Blöckchen (ca. 3 x 3 mm) fuchsingefärbter Gelatine, die zum Schutz vor Verpilzung mit etwas Phenol versetzt worden war, abgetupft (Beattie 1971, Tschapka 2004). Jede Pollenprobe wurde bis zur weiteren Präparation in einem nummerierten Eppendorff-Cup aufbewahrt.

### **2.5.3. Präparation und Auswertung**

Jedes Gelatineblöckchen wurde mit dem anhaftenden Pollen auf einen Objektträger gegeben, mit einem Deckglas bedeckt und vorsichtig auf einer Wärmeplatte eingeschmolzen. Dabei wurde sorgfältig darauf geachtet, die Proben nicht mit Fremdpollen zu kontaminieren. Beim Erkalten der Proben erstarrte die Gelatine. Die Proben wurden beschriftet und der Rand der Deckgläser mit farblosem Nagellack überzogen, um die Präparate vor Austrocknung und Pilzbefall zu schützen (Tschapka 2004).

Bei der lichtmikroskopischen Auswertung der Proben (Durchlichtmikroskop KF 2 ICS, Fa. Zeiss, Vergrößerungsbereich: 50x bis 400x) wurde der in den Präparaten enthaltene Pollen mit der Referenzsammlung verglichen. Die Auswertung erfolgte semiquantitativ (Thomas 1988), die gefundenen Pollenkörner wurden entsprechend ihrer Häufigkeit in einer Probe in fünf Häufigkeitsklassen eingeteilt: 0 (nicht vorhanden), 1 (<5), 2 ( $5 \leq x < 100$ ), 3 ( $100 \leq x < 1000$ ), 4 ( $\geq 1000$ ). Um einer zufälligen Verunreinigung der Proben mit Fremdpollen zu begegnen, erfolgte die Wertung erst ab der Häufigkeitsklasse 2 ( $\geq 5$  Pollenkörner).

## 2.6. Vergleich des Nahrungsspektrums beider nektarivorer Flughundarten

Um die Nischenbreite der beiden im Gebiet vorkommenden nektarivoren Flughundarten zu bestimmen und die Nischenüberlappung beider Arten zu berechnen, wurden ihre Nahrungsspektren vergleichend analysiert. Die Kenntnis einer potentiellen Konkurrenzsituation war Voraussetzung für die weitergehende Analyse des Nahrungsressourcennutzungsverhaltens von *Macroglossus minimus*.

Die Berechnung der nahrungsökologischen Nischenbreite erfolgte mit der nach Mühlenberg (1993) standardisierten Levinschen Nischenbreite  $B_{std}$  (Levins-Index, Levins 1968):

$$(1) \quad B = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

$B$	Levins Maß der Nischenbreite
$p_i$	Anteil des Pollentyps $i$ auf den untersuchten Tieren

$$(2) \quad B_{std} = \frac{B-1}{n-1}$$

$B_{std}$	Levins standardisiertes Maß der Nischenbreite
$n$	Anzahl der vorhandenen Pollentypen

Dabei kann  $B_{std}$  Werte zwischen 0 und 1 annehmen, wobei ein nahe 0 liegender Wert einer sehr schmalen, ein nahe 1 liegender Wert einer sehr breiten Nische entspricht.

Die Überlappung der Nahrungsnischen (die anhand der Pollentypen festgestellte Überschneidung des Nahrungsspektrums) beider nektarivorer Flughundarten wurde mittels des Morisita-Horn-Index (Krebs 1989 nach Horn 1966) berechnet:

$$C = \frac{2 \sum p_{ij} p_{ik}}{\sum p_{ij}^2 + \sum p_{ik}^2}$$

$C$	Morisita-Index für die Nischenüberlappung zwischen den Arten $j$ und $k$
$p_{ij}$	Anteil, den die Pollenfunde vom Typ $i$ an den gesamten Pollenfunden auf der Flughundart $j$ haben
$p_{ik}$	Anteil, den die Pollenfunde vom Typ $i$ an den gesamten Pollenfunden auf der Flughundart $k$ haben

Die Überlappung der Nischen zweier Arten nach Morisita-Horn kann Werte zwischen 0 (keine Überlappung) und 1 (vollständige Überlappung) annehmen.

## 2.7. Telemetrie

Zur Telemetrie von *Macroglossus minimus* wurden positionssensitive Transmitter (BD-2P, Fa. Holohil, Kanada) im Frequenzband 149 MHz verwendet. Diese Sender wechselten die Signalfrequenz über einen Quecksilberschalter von „langsam“ bei einem in Ruhe hängenden Tier (senkrechte Positionierung des Senders) hin zu „schnell“ bei einem aktiven, fliegenden Tier (horizontale Positionierung des Senders). Dieses Transmittermodell ermöglichte somit die exakte Unterscheidung der Ruhe- und Aktivitätsphasen während der Telemetrie.

Die Sender wurden zunächst mit Halsbändern aus dünnem Schlauchmaterial (TYGON-Schlauch) an den Tieren befestigt. Dazu wurde der Schlauch zunächst auf einen dünnen Faden geschoben. Anschließend wurde dieser durch ein Stück Schrumpfschlauch gezogen, in welchem wiederum der Sender steckte. Die Schlauchlänge wurde dem Halsumfang des Tieres angepasst, welches den Sender tragen sollte. Befestigt wurde die ganze Konstruktion, indem die beiden Enden des Fadens mit einem kleinen Klemmverschluss (Fa. Holohil, Kanada) fixiert wurden. Das Halsband wurde so angebracht, dass der Sender locker zwischen den Schulterblättern zu liegen kam; dort wurde er mit einigen Tropfen Hautkleber (Skin Bond, Fa. Smith & Nephew) fixiert. Da es aber trotz sorgfältiger Anpassung der Senderhalsbänder immer wieder zu Hautirritationen und Abschürfungen im Halsbereich kam, wurden die Sender ab 2002 ohne Verwendung eines Halsbands mittels des Hautklebers direkt mit Haut und Rückenfell verklebt (Bradbury et al. 1979, Wilkinson & Bradbury 1988). Diese Methode hatte allerdings den Nachteil, dass die Sender nach relativ kurzer Zeit wieder abfielen (meist nach wenigen

Tagen) und – je nach Abwurfstelle (Mangrovenschlamm!) – unter Umständen nicht wieder gefunden werden konnten. Das Senderpaket wog bei beiden Befestigungsarten etwa 1,5 g und damit bei jedem der besenderten Tiere deutlich weniger als 10 % ihrer jeweiligen Körpermasse (Bradbury et al. 1979, Wilkinson & Bradbury 1988). Zusätzlich wurden die Sender mit verschiedenfarbiger Reflexfolie (3M Scotchlite) beklebt, um sowohl das Auffinden eines Tieres in seinen Tages- und Nachtquartieren zu erleichtern, als auch bei den Verhaltensbeobachtungen („focal animal sampling“) an Nahrungspflanzen die Identifizierung eines so markierten Individuums zu ermöglichen. Außerdem ermöglichte das von der Reflexfolie zurückgeworfene Licht der während der Telemetrie verwendeten Stirnlampen die nächtliche Beobachtung eines telemetrierten Tieres und die Aufzeichnung von auf Sichtbeobachtungen basierenden Positionen.

Die Telemetrie erfolgte mit zwei Telemetrieempfängern (Modell TRX1000s, Fa. Wildlife Materials, USA, Frequenzband 149 MHz) unter Verwendung zweier Dreielement Yagi-Antennen und einer stationären 2 x 5 Cross-Yagi-Mastantenne (Fa. Wagener Telemetrieanlagen). Die Datenaufnahme begann frühestens in der auf die Besenderung eines Individuums folgenden Nacht, um die Erfassung stressbedingter Verhaltensänderungen zu vermeiden. Für jedes telemetrierte Tier wurden Triangulationen vorgenommen (zur Methode siehe z.B. Mech 1983, Kenward 1987, White & Garrot 1990 und Kenward 2001). Dabei wurde trotz der damit verbundenen methodischen Schwierigkeiten angestrebt, möglichst viele genaue Kreuzpeilungen eines aktiven, fliegenden Tieres (z.B. beim Blütenbesuch) zu erhalten. Da jedes Tier viel Zeit in seinen Nachtquartieren verbrachte, erfolgten die Kreuzpeilungen nicht in vorher festgelegten Zeitabständen, um redundante Peilungen ein und desselben Nachtquartiers auszuschließen. Die Position jedes Nachtquartiers wurde nur ein einziges Mal aufgezeichnet, entweder als Kreuzpeilung oder als exakte Lokalisierung über die Suche und Sichtung des Tieres in diesem Quartier. Um die Unabhängigkeit der Triangulationen eines flugaktiven Tieres zu gewährleisten (Harris et al. 1990, Kenward 2001), wurden die minimalen zeitlichen Abstände der Kreuzpeilungen so gewählt, dass das jeweils telemetrierte Tier in dieser Zeitspanne seinen nächtlichen Aktionsraum im direkten Flug zweimal hätte durchqueren können (mindestens 5 Minuten). Die exakte zeitliche Abstimmung der Kreuzpeilungen erfolgte mittels zweier Sprechfunkgeräte. Die Triangulationen wurden von exponierten Punkten aus vorgenommen, die zuvor mit einem GPS-Gerät (Garmin, GPS 12XL) eingemessen worden waren (Kap. 2). Die Vermessung der Peilungen erfolgte mit einem Peilkompass (Fa. Silva) sowie einem elektronischen Handgelenkskompass (Vector, Fa. Suunto, Finnland) gradgenau. Die Winkelangaben wurden mit Angabe des Datums, der Uhrzeit sowie der Ausgangspunkte der Peilungen auf Mikrokassetten aufgezeichnet und zu einem späteren Zeitpunkt ausgewertet. Zusätzlich zu den oben beschriebenen Antennen mit Richtungscharakteristik kam eine omnidirektionale Antenne, die mittels eines Magnetfußes am Autodach befestigt werden konnte (Modell A-504, Fa. Wagener Telemetrieanlagen) zum Einsatz. Mit dieser konnte die einfache Überwachung des Aktivitätszustandes eines Tieres vorgenommen werden. Über einen Signalverstärker (Fa. Wagener Telemetrieanlagen), der über den Zigarettenanzünder des Fahrzeugs mit 12V versorgt wurde, konnten die Sendersignale verstärkt werden.

Besonderes Augenmerk galt der Absicherung der Kreuzpeilungen durch Sichtbeobachtungen jedes telemetrierten Tieres während des Blütenbesuchs, des Flugs zwischen den Nahrungsquellen in seinem gesamten Aktionsraum sowie in seinen Quartieren. Auf diese Weise konnten viele Kreuzpeilungen verifiziert werden. Durch die hierbei erlangte genaue Kenntnis der Aktionsräume und Bewegungsmuster jedes telemetrierten Tieres konnte die Präzision der durchgeführten Kreuzpeilungen erhöht und deren Korrektheit sehr schnell und zuverlässig abgeschätzt werden, was die Gefahr von „Ausreißern“ stark verringerte. Durch die gezielte Nachsuche aller telemetrierten *Macroglossus minimus* in ihren Aktionsräumen wurden neben den reinen Positionsfeststellungen zusätzlich viele Erkenntnisse zu ihrem Nahrungssuchverhalten gewonnen. Um die Unabhängigkeit der aufgenommenen Sichtbeobachtungen zu gewährleisten (vor allem die Männchen konnten teilweise mehrere hundert Mal pro Nacht gesichtet werden), wurden pro Nacht und Individuum nur wenige dieser Beobachtungen gewertet, welche zudem an ver-

schiedenen Stellen des jeweiligen Aktionsraums des telemetrierten Individuums aufgenommen worden waren.

Soweit möglich, wurden für jedes Individuum so viele Positionen ermittelt, bis sich die berechnete Größe des nächtlichen Aktionsraums durch weitere Positionen nicht mehr veränderte. Diese asymptotische Annäherung konnte jedoch in einigen Fällen nicht erreicht werden, z.B. wenn ein Tier den Sender zu früh abwarf. Für diese Individuen wurde die Größe des jeweiligen Aktionsraums nicht berechnet.

Auf die detaillierte Aufzeichnung nahrungspflanzenspezifischer Zeitbudgets musste aus zwei Gründen verzichtet werden: Zum einen wuchsen die beiden Hauptnahrungspflanzen *Sonneratia caseolaris* und *Musa x paradisiaca* in Flussnähe sehr eng benachbart zueinander, so dass während der Telemetrie anhand der Signalcharakteristik oder der Kreuzpeilungen keine zuverlässige Aussage darüber möglich gewesen wäre, an welcher Pflanzenart der jeweils telemetrierte Flughund fouragierte. Dies wäre nur durch eine zeitgleiche Sichtung des Tieres möglich gewesen, was aber zum anderen aufgrund der raschen Ortsänderungen eines Tieres innerhalb seines Aktionsraums und dem häufigen Wechsel zwischen den beiden Nahrungspflanzenarten nicht realisierbar war.

### 2.7.1. Identifizierung der Quartiere

Da Tages- und Nachtquartiere eine wichtige Ressource für Fledertiere darstellen können (Kunz 1982, Lewis 1995, Kunz & Lumsden 2003), wurden die von *Macroglossus minimus* genutzten Quartiere durch gezielte Nachsuche identifiziert. Zusätzlich wurden Kreuzpeilungen der Quartierplätze angefertigt. Die Quartierplätze wurden mit einem GPS-Gerät eingemessen und deren Lage im UTM-Koordinatensystem („Universal Transverse Mercator System“) aufgetragen. Unter Verwendung einer starken Taschenlampe konnte die Reflexfolie, mit der alle Sender beklebt worden waren, selbst in hellem Tageslicht entdeckt und somit der Quartierplatz des jeweiligen Tieres identifiziert werden. Uhrzeit, Datum und Ort der Erfassung sowie Beschaffenheit und Struktur der aufgefundenen Quartiere wurden notiert. Zur Vermeidung von Autokorrelationen wurde von jedem Nachtquartier eines Tieres während der Telemetrie nur jeweils eine Position aufgenommen.kehrte ein Tier nach einem Intervall der Flugaktivität jedoch in das zuvor genutzte Nachtquartier zurück, wurde erneut eine Position erfasst.

### 2.7.2. Identifizierung und Flächenberechnung der Aktionsräume

Zur Berechnung der Flächen der Aktionsräume der telemetrierten Tiere wurden mit Hilfe des in White & Garrot 1990 beschriebenen Verfahrens die Schnittpunkte der Triangulationen bestimmt, welche dann im UTM-Raster angegeben werden konnten. Darüber hinaus wurden auch die während der Telemetrie erhaltenen Sichtbeobachtungs-Positionsdaten sowie die Kreuzpeilungen und zweifelsfreien Identifizierungen der Tages- und Nachtquartiere erfasst. Da die Tagesquartiere mancher Individuen weit entfernt von ihren nächtlichen Aktionsräumen lagen und nicht von allen Individuen Tagesquartiere gefunden werden konnten, wurde die Berechnung der „Homeranges“ auf die nächtlichen Aktionsräume der Tiere beschränkt. Bei zwei laktierenden Weibchen, die während der Nacht wiederholt in das Umfeld ihrer Tagesquartiere flogen, um dort in Nachtquartieren ihre Jungtiere zu säugen, wurden diese Nachtquartiere gleichfalls von der Flächenberechnung der nächtlichen Aktionsräume ausgenommen.

Die Berechnung und Darstellung der nächtlichen Aktionsräume erfolgte als MCP 95 % („Minimum Convex Polygon“) (White & Garrot 1990 und Kenward 2001 nach Mohr 1947). Um diejenigen Bereiche innerhalb eines nächtlichen Aktionsraums zu identifizieren, in welchen sich ein telemetriertes Tier vornehmlich aufhielt („core use areas“, bevorzugte Aufenthaltsbereiche), wurden diese Aktivitätszentren unter ausschließlicher Verwendung solcher Positionen, die während der Aktivitätsphasen eines Tieres erfasst worden waren (Ausschluss sämtlicher Quartierdaten), berechnet. Diese Berechnung erfolgte für jedes Individuum getrennt mittels

einer hierarchischen Clusteranalyse auf Basis von 85 % aller Positionen dieses Individuums (Cluster 85 %, Clusteranalysen nach dem Prinzip der „nearest neighbor“-Analyse, Kenward 2001). Im Gegensatz zu vielen anderen Methoden (wie z.B. den „Kernel Estimates“ und der „Harmonic Mean“ Methode), die von einem Aktivitätszentrum ausgehen, sind Clusteranalysen wesentlich besser geeignet, wenn die Tiere – wie *Macroglossus minimus* – multiple Aktivitätszentren haben („multi-nuclear cores“, Kenward 2001).

Für jene Tiere, die innerhalb derselben Zeiträume telemetriert worden waren, wurden außerdem die Überlappungen ihrer nächtlichen Aktionsräume auf Basis der MCP 95 % und Cluster 85 % berechnet. Dies waren zum einen solche Individuen, von denen in denselben Nächten Positionen aufgezeichnet worden waren. Zum anderen wurden zwei nacheinander telemetrierte Individuen als „zeitgleich telemetriert“ betrachtet, wenn weniger als 7 Tage zwischen der Datenaufnahme für das erste und dem Beginn der Datenerhebung für das zweite Individuum lagen. Ich nahm an, dass sich die Aktionsräume und damit deren Überlappungen dieser Tiere innerhalb der Zeitspanne, in der sie nicht telemetriert wurden, nicht verändert hatten, zumal sich die Aktionsräume der über einen Zeitraum von mehreren Wochen telemetrierten Individuen nicht erkennbar verschoben hatten, sondern unverändert und stabil geblieben waren. Die Überlappungsgrade der einzelnen Tiere wurden aufgrund ihrer verschiedenen großen Aktionsräume nicht absolut, sondern als prozentualer Anteil am jeweiligen Aktionsraum angegeben. Die Analyse der Überlappungen ermöglichte die Überprüfung des Vorliegens räumlicher Assoziationen einzelner Individuen miteinander oder deren räumliche Abgrenzung voneinander.

Die Berechnungen und Auswertungen der Aktionsräume von *Macroglossus minimus* und deren Überlappungen erfolgten mit dem Programm BIOTAS (Fa. Ecological Software Solutions, USA).

### 2.7.3. Aktivitätsaufzeichnung

Um einen möglichen Zusammenhang zwischen dem Nektarsekretionsverlauf der Nahrungspflanzen von *Macroglossus minimus* und seinen nächtlichen Aktivitätsbudgets zu überprüfen, wurde angestrebt, für möglichst viele der telemetrierten Individuen lückenlose Aktivitätsprotokolle über den gesamten Nachtverlauf aufzuzeichnen. Neben diesen vollständigen Aktivitätsprotokollen wurden für einige Tieren auch stundenweise Aktivitätsprotokolle angefertigt. Letztere wurden mit in die Auswertungen einbezogen, sofern das jeweilige Verfahren nicht das Vorliegen eines über den gesamten Nachtverlauf erhobenen Datensatzes erforderlich machte. Unvollständige Stunden wurden aus den Datensätzen eliminiert.

Informationen über den Aktivitätszustand des telemetrierten Tieres lieferte die Signalfrequenz des positionssensitiven Senders. Die Aufzeichnung des Aktivitätsverlaufs erfolgte minutengenau auf Mikrokassetten. Sie begann mit dem Abflug des Tieres aus dem Tagesquartier und dauerte bis zum Ende der nächtlichen Aktivität am nächsten Morgen. Die Daten wurden im Hinblick auf die nächtlichen Aktivitäts- und Ruhezeiten, die gesamten Aktivitätsbudgets sowie die Anzahl und Dauer der einzelnen Aktivitäts- und Ruhephasen ausgewertet. Besonderes Augenmerk galt dabei den geschlechtsspezifischen Unterschieden.

Um zu klären, ob die Aktivitätsbudgets von *Macroglossus minimus* von der Mondphase abhängen, wurde der Mondzyklus entsprechend des Anteils der Beleuchtung der Mondscheibe in zwei Phasen unterteilt: Die Vollmondphase (zunehmender Halbmond über Vollmond bis abnehmender Halbmond) sowie die Neumondphase (abnehmender Halbmond über Neumond bis zunehmender Halbmond). Die Zeitpunkte von Aktivitätsereignissen wurden zum Teil relativ zum Zeitpunkt von Sonnenuntergang (SU) und Sonnenaufgang (SA) sowie der astronomischen Dämmerung (AD; AD bei SU: Mittelpunkt der Sonne steht mindestens 12° höchstens aber 18° unter dem Horizont. AD bei SA: In umgekehrter Reihenfolge) angegeben. Die Angaben zu den Mondphasen, SA, SU und AD entstammen dem Programm Skymap Pro 8.0 (Sky Map Software, England).

## 2.8. Verhaltensbeobachtungen an Flughunden

Um das Blütenbesuchsverhalten von *Macroglossus minimus* in Kampong Kuantan zu erfassen und die bereits 1998 beobachteten geschlechtsspezifischen Unterschiede zu quantifizieren, wurden an dessen Nahrungspflanzen zwei aufeinander abgestimmte Verhaltensbeobachtungsmethoden angewandt. Die Videoaufzeichnung ermöglichte die Erfassung aller Verhaltensweisen von nektarivoren Flughunden im unmittelbaren Umfeld der gefilmten Blüten („all occurrence sampling“), die Direktbeobachtung an Blüten die Aufzeichnung des Verhaltens einzelner, individuell identifizierbarer Tiere („focal animal sampling“).

### 2.8.1. Erstellung eines Ethogramms

Zur Erstellung des Ethogramms wurden zunächst im Rahmen von Voruntersuchungen alle an den Blüten und ihrem direkten Umfeld erfassbaren Verhaltensweisen von *Macroglossus minimus* registriert und in Verhaltenseinheiten klassifiziert. Diese wurden in Form eines vorwiegend nach mechanistischen Gesichtspunkten organisierten Ethogramms zusammengestellt (Schleidt et al. 1984, Lehner 1996). Dieses diente als Grundlage der quantitativen Verhaltenserfassung während der Videoaufzeichnungen und des „focal animal samplings“ an Blüten chiropterophiler Pflanzenarten.

### 2.8.2. Automatisierte Videoaufzeichnungen

Um die Blütenbesuchsaktivität der Flughunde an Nahrungspflanzen über den gesamten Nachtverlauf zu erfassen („all occurrence sampling“ bzw. „focal flower sampling“), wurden Videoaufzeichnungen sowohl an Infloreszenzen von *Musa x paradisiaca* als auch an Blüten von *Sonneratia caseolaris* durchgeführt. Während bei *Sonneratia caseolaris* ausschließlich Aufnahmen ganzer Nächte angefertigt wurden, wurden bei *Musa x paradisiaca* zusätzlich zu den Videoaufzeichnungen gesamter Nächte noch zahlreiche Aufnahmen über mehrere Stunden hinweg zu verschiedenen Zeiten im Nachtverlauf durchgeführt. Die Aufzeichnungen gesamter Nächte wurden nur unterbrochen durch den kurzen Wechsel der Videobänder. Bei *Sonneratia caseolaris* waren nur Videoaufzeichnungen von Blüten eines einzelnen, vom Land aus erreichbaren Baums möglich. Andere geeignete Standorte wurden nicht gefunden (Mangrovenschlamm!). Der Bau einer Plattform oder ähnlichem schied von vornherein aufgrund der Blühcharakteristik dieser Pflanzenart aus (Blüten öffneten sich nur jeweils für eine Nacht, Blüten an verschiedenen Stellen in der Baumkrone). Zudem hätte diese Plattform vermutlich das Verhalten der Flughunde an diesem Baum stark beeinflusst.

Die Aufzeichnungen wurden mit einer Digital-8-Kamera (TRV-730 E, Fa. Sony) mit etwa 70 mm Brennweite (Objektiv:  $f=4,1-73,8$  mm, 1:1,8) im „Nightshot“-Modus (Infrarot-LED Beleuchtung) mit einem Abstand von etwa 5 m zur jeweiligen Blüte durchgeführt. Da die Beleuchtungsstärke der in die Kamera eingebauten Infrarot-LED nicht ausreichend war, um die Aufnahmen so auszuleuchten, dass die aufgenommenen Flughunde bei der späteren Nachbearbeitung zweifelsfrei auf Artniveau bestimmt werden konnten, kam zusätzlich ein weiterer Infrarotscheinwerfer (12 V, 40 IR-LEDs) zum Einsatz. Die ganze Anlage wurde über eine 12 V 60 Ah Autobatterie versorgt, wobei die Videokamera über einen Wechselrichter 12 V DC/220 V AC betrieben wurde. Bei der Auswertung der Videobänder wurden sämtliche Ereignisse entsprechend den Verhaltenskategorien des Ethogramms erfasst. Die Dauer der Blütenbesuche (Landungen an den Blüten) wurde für die beiden nektarivoren Flughundarten getrennt ausgewertet. Die Bestimmung der Verweildauer der Tiere an den Blüten (von der Landung bis zum Abflug) erfolgte über die Zählung der „Frames“ ( $25$  Einzelbilder  $\text{min}^{-1}$ ) der Videobänder. An jeder der gefilmten Infloreszenzen von *Musa x paradisiaca* wurden die von dem jeweils gelandeten Tier ausgebeuteten Blüten der Infloreszenz gezählt. Diese Daten wurden jedoch nur erhoben, wenn die Position des Tieres relativ zur Aufnahmeachse die zweifelsfreie Zählung der ausgebeuteten Blüten ermöglichte.

### 2.8.3. Focal animal sampling

#### *Verhaltensbeobachtungen im Freiland*

Im Gegensatz zu den Videoaufzeichnungen, bei denen die Verteilung der nektarivoren Flughunde an den gefilmten Blüten im Nachtverlauf erfasst wurde („all occurrence sampling“), ermöglichte das „focal animal sampling“ die individualisierte Erfassung des Verhaltens einzelner oder weniger Tiere. Jedes war zuvor entweder mit einem Sender ausgestattet worden, oder trug ein Fähnchen aus farbiger Reflexfolie, um die rasche und präzise individuelle Erkennung an den Blüten zu ermöglichen. Hierzu wurden die Blüten während der Beobachtungen aus mindestens 5 Metern Entfernung schwach beleuchtet (Stirnlampe, Fa. Petzl, mit 4,5 V Glühlampe, keine Halogenlampe). Aufgrund der Unzugänglichkeit der Standorte von *Sonneratia caseolaris* wurde das „focal animal sampling“ nur an Infloreszenzen von *Musa x paradisiaca* durchgeführt.

Das erstellte Ethogramm wurde mit Hilfe des Programms Spectator GO! Professional (Fa. Biobserve, Bonn) kategorisiert und auf einen PDA (Palm m500) übertragen, über dessen Touchscreen die rasche Aufzeichnung des beobachteten Verhaltens möglich war. Dieses Programm ermöglichte die Erfassung von bis zu 10 verschiedenen Individuen und 56 verschiedenen Verhaltensweisen, wobei jede Verhaltensweise entweder als „Ereignis“ oder als „Status“ definiert werden konnte. Zudem konnte jede Verhaltensweise als „interaktiv“ oder „nicht interaktiv“ kategorisiert werden. Bei der Aufnahme der individualisierten Beobachtungsprotokolle musste programmbedingt bei den interaktiven Verhaltensweisen zwischen „aktivem“ (im Folgenden als initiiierend bezeichnet) und „passivem“ Individuum unterschieden werden (Beispiel Verfolgung: Verfolgendes Tier ist aktiv, verfolgtes Tier ist passiv). Zudem wurde in diesen Fällen das Verhalten nicht nur einem einzelnen Individuum zugeordnet (wie bei den nicht interaktiven Verhaltensweisen), sondern das passive Tier musste ebenfalls definiert werden. Neben den eigentlichen „focal animals“ wurden drei weitere Individuen-Kategorien in der Erfassungsmaske angelegt: (1) Nicht identifizierter *Macroglossus minimus*, (2) *Eonycteris spelaea* und (3) nicht auf Artniveau bestimmbarer Flughund. Dies geschah vor dem Hintergrund, dass während des „focal animal samplings“ auch Beobachtungen anderer Individuen von *Macroglossus minimus* sowie von *Eonycteris spelaea* möglich waren, die aufgrund der fehlenden Markierung nicht individuell identifiziert werden konnten. Diese Beobachtungen wurden, genauso wie jene Ereignisse, bei denen weder das Individuum noch die Flughundart identifiziert werden konnten, ebenfalls aufgezeichnet. Dies ermöglichte es, bei der Auswertung des Verhaltens der „focal animals“ bestimmte Ereignisse in Beziehung zu dem allgemeinen Geschehen an den beobachteten Blüten setzen zu können.

Alle erfassten Verhaltenskategorien wurden aufgrund ihrer sehr kurzen Dauer als „Events“ ohne Angabe der während des Verhaltens verstrichenen Zeitspanne aufgenommen. Dies war aufgrund der raschen Abfolge der Ereignisse erforderlich, um eine präzise, zeitgenaue Protokollierung der Ereignisse zu gewährleisten.

Während die Videoaufzeichnungen einen repräsentativen Überblick über das Blütenbesuchverhalten nektarivorer Flughunde während des gesamten Nachtverlaufs ermöglichten, war das Ziel der individualisierten Beobachtungen, selektiv die „focal animals“ möglichst häufig zu beobachten. Die Beobachtungen wurden deshalb vornehmlich an solchen Blüten durchgeführt, die von den in der jeweiligen Nacht erfassten „focal animals“ häufig besucht wurden und (2) vorzugsweise in der ersten Nachthälfte durchgeführt, in welcher *Macroglossus minimus* flugaktiver als in der zweiten Nachthälfte war.

#### *Verhaltensbeobachtungen an Kunstblüten im Flugkäfig*

Die Erfassung der Verhaltensweisen von *Macroglossus minimus* an Kunstblüten in einem Flugkäfig (Kap. 4) wurde als Kontrolle durchgeführt um zu überprüfen, ob die Tiere auch an

den Kunstblüten die im Freiland beobachteten geschlechtsspezifischen Unterschiede zeigten. Die Vorgehensweise war identisch mit der für das Freiland beschriebenen, die Kategorisierung der erfassten Verhaltensweisen erfolgte nach demselben Ethogramm. Die Erfassungsdauer je Beobachtungsabschnitt betrug in der Regel 45 min, allerdings wurden einige Beobachtungsabschnitte aufgrund von Niederschlagsereignissen früher beendet. Zur individuellen Identifizierung der Tiere während der Verhaltensbeobachtungen im Käfig waren diese mit farbiger Reflexfolie markiert worden, welche auf den Transponder der Tiere aufgeklebt wurde.

## **2.9. Statistische Auswertung**

Die statistische Auswertung erfolgte mit den Programmen SPSS 13.0 (SPSS Inc., Chicago, Illinois) und STATISTICA 5.0 (StatSoft, Tulsa OK). Die Angabe der Signifikanzniveaus erfolgte mit höchstens 5 Dezimalstellen, dabei galt  $p < 0,05$  als signifikant,  $p < 0,01$  als hoch signifikant und  $p < 0,001$  als höchst signifikant. Die Abbildungen wurden erstellt mit dem Programm SigmaPlot 9.0 (Systat Software Inc., Point Richmond, CA).

### 3. Ergebnisse

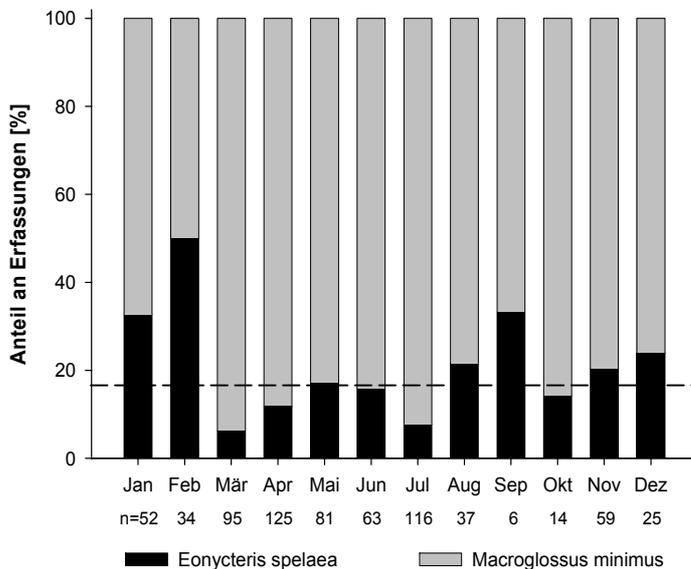
#### 3.1. Erfassung der nektarivoren Flughunde in Kampong Kuantan

##### 3.1.1. Artenspektrum und Individuenzahlen

Im Zeitraum von April 2000 bis März 2001, im August 2001 sowie von März 2002 bis Februar 2003 wurden in Kampong Kuantan (Untersuchungsgebiet und Versuchsfläche, s. Kap. 2) in 86 Nächten Netzfänge durchgeführt. Mit den 29 im Jahre 1998 im Untersuchungsgebiet durchgeführten Netzfängnächten fanden in insgesamt 115 Nächten Netzfänge statt.

Dabei wurden nektarivore Flughunde der beiden Arten *Macroglossus minimus* (Geoffroy 1810) und *Eonycteris spelaea* (Dobson 1871) gefangen. Insgesamt 266 (80,9 %) Individuen von *Macroglossus minimus* und 63 (19,1 %) Individuen von *Eonycteris spelaea* wurden individuell markiert. 13 *Macroglossus minimus* und 8 *Eonycteris spelaea* waren zum Zeitpunkt ihrer Erfassung zu jung, um markiert zu werden. Letztere Art war 1998 nicht markiert worden (31 Erfassungen), so dass insgesamt 39 gefangene Tiere dieser Art keine individuellen Markierungen erhielten. Im August 2001 waren auf der Versuchsfläche vier weitere *Macroglossus minimus* gefangen und von Y. Winter zu Präparationszwecken entnommen worden.

Insgesamt wurden 711 nektarivore Flughunde erfasst, wobei *Macroglossus minimus* (n=589 Erfassungen bzw. 83,3 % aller Fänge) während der Netzfänge wesentlich häufiger gefangen wurde als *Eonycteris spelaea* (n=118 Erfassungen bzw. 16,7 % aller Fänge). Im Mittel wurden während einer Fangnacht  $5,1 \pm 4,6$  *Macroglossus minimus* und  $1,0 \pm 1,8$  *Eonycteris spelaea* über den Netzfang erfasst. Vier weitere *Macroglossus minimus* wurden mit einem Handkäschcher direkt aus ihren Tagesquartieren gefangen; zusammen mit den Netzfängen wurde diese Art damit 593 Mal erfasst. Abbildung 1 zeigt die Ergebnisse der Netzfänge beider Flughundarten im Jahresverlauf.



**Abb. 1:** Anteil der beiden Flughundarten *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* an allen Erfassungen im Jahresverlauf. Alle Untersuchungszeiträume, Daten von Untersuchungsgebiet und Versuchsfläche. Dargestellt sind die Ergebnisse der Netzfänge, Handfänge sind nicht enthalten. Aufgetragen sind alle Erfassungen (auch nicht markierte Tiere) unabhängig vom Individuum, Geschlecht und reproduktiven Status. Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der Erfassungen eines jeden Kalendermonats angegeben. Die gestrichelte Linie markiert das über den gesamten Untersuchungszeitraum beobachtete Verhältnis der beiden Flughundarten an allen Erfassungen (*Macroglossus minimus*: 83,3 %, *Eonycteris spelaea*: 16,7 %). Anzahl der Erfassungen: Gesamt: n=707, *Macroglossus minimus*: n=589, *Eonycteris spelaea*: n=118.

Getrennt nach Untersuchungsgebiet und Versuchsfläche ergibt sich folgendes Bild: Im Untersuchungsgebiet wurden in 91 Nächten, auf der Versuchsfläche in 24 Nächten Netzfänge durchgeführt. Auf das Untersuchungsgebiet entfielen 360 Erfassungen von *Macroglossus minimus* sowie 65 von *Eonycteris spelaea*, auf die Versuchsfläche 229 Erfassungen von *Macroglossus minimus* und 53 von *Eonycteris spelaea*. Im Untersuchungsgebiet wurden im gesamt-

ten Zeitraum 175 *Macroglossus minimus* und 27 *Eonycteris spelaea* individuell markiert, auf der Versuchsfläche waren es in den Jahren 2001 bis 2003 91 *Macroglossus minimus* und 36 *Eonycteris spelaea*. Letzterer war rund um das Jahr in Kampong Kuantan präsent und konnte in jedem Monat erfasst werden. Dennoch gab es zum Teil erhebliche Schwankungen bezüglich des Anteils der beiden Flughundarten an den gesamten Erfassungen im Jahresverlauf (Abb. 1). Dabei wurde *Eonycteris spelaea* erst deutlich später im Nachtverlauf erfasst, als *Macroglossus minimus*, der bereits unmittelbar nach Beginn der Nacht (häufig schon vor 20:00 Uhr) erfasst wurde. Nur 3 der 118 Fänge von *Eonycteris spelaea* wurden vor 21:00 Uhr registriert, regelmäßig konnte diese Flughundart erst nach 21:30 Uhr erfasst werden.

### 3.1.2. Geschlechterverhältnis

Das Geschlechterverhältnis der individuell markierten *Macroglossus minimus* war nahezu ausgeglichen (n=131 Männchen und n=135 Weibchen; nicht signifikant, Chi-Quadrat Test mit Yates-Korrektur,  $\chi^2=0,03$ , df=1,  $p>0,05$ ). Demgegenüber war das Verhältnis bei *Eonycteris spelaea* stark hin zu den weiblichen Tieren verschoben (n=49 Weibchen, n=14 Männchen; hoch signifikant, Chi-Quadrat Test mit Yates-Korrektur,  $\chi^2=10,27$ , df=1,  $p<0,01$ ).

Das Geschlechterverhältnis der adulten *Macroglossus minimus* war leicht zu den Weibchen hin verschoben, jedoch nicht signifikant verschieden (unabhängig davon, ob diese Tiere zuvor bereits als juvenile oder subadulte Tiere erfasst worden waren, n=78 adulte Männchen, n=93 adulte Weibchen; Chi-Quadrat Test mit Yates-Korrektur,  $\chi^2=0,56$ , df=1,  $p>0,05$ ). Das Geschlechterverhältnis der erfassten Jungtiere war leicht zu den Männchen hin verschoben, jedoch nicht signifikant verschieden (n=26 Männchen, n=17 Weibchen; Chi-Quadrat Test mit Yates-Korrektur,  $\chi^2=0,75$ , df=1,  $p>0,05$ ). Das Geschlechterverhältnis von juvenilen und adulten *Macroglossus minimus* war nicht signifikant verschieden (Chi-Quadrat Test mit Yates-Korrektur,  $\chi^2=2,47$ , df=1,  $p>0,05$ ). Bei den adulten *Eonycteris spelaea* wurden 10 Mal mehr Weibchen als Männchen erfasst (n=3 männliche, n=34 weibliche Individuen). Dieser Unterschied ist höchst signifikant (Chi-Quadrat Test mit Yates-Korrektur,  $\chi^2=14,55$ , df=1,  $p=0,0001$ ).

### 3.1.3. Wiederfänge

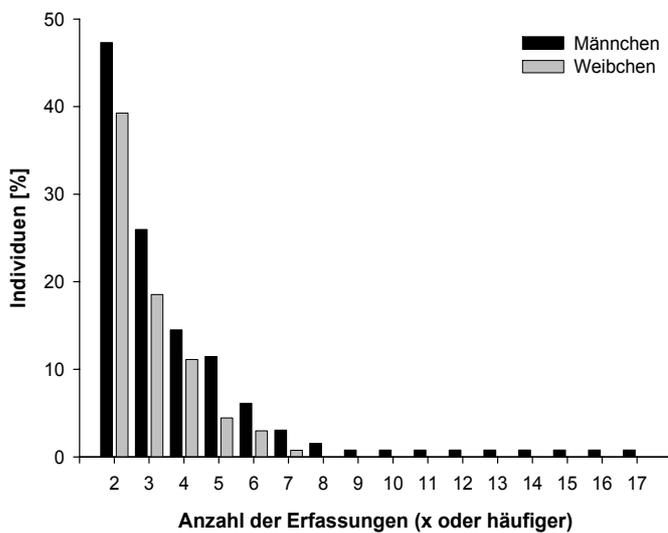
Die 266 individuell markierten *Macroglossus minimus* konnten insgesamt 523 Mal erfasst werden (Mehrfacherfassungen eines Individuums innerhalb einer Nacht ausgeschlossen), die mittlere Erfassungshäufigkeit lag bei 2,0 pro Individuum. Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die gewerteten Erfassungen und deren Verteilung auf männliche und weibliche Individuen.

**Tab. 1:** Erfassungshäufigkeiten aller individuell markierten *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea*. Getrennt nach der Erfassungshäufigkeit aller markierten Individuen (n mark. Individuen) sowie jener Individuen, die bei mindestens zwei gewerteten Erfassungen registriert wurden (n mark. Ind. mit WF). Nur gewertete Erfassungen, Wiedererfassungen innerhalb gleicher Nächte wurden ausgeschlossen. Darstellung der Ergebnisse für Männchen (M) und Weibchen (W) getrennt sowie zusammengefasst (Alle). WF: Wiederfang. Die Unterschiede der Fanghäufigkeiten von Männchen und Weibchen beider Arten sind nicht signifikant (Chi-Quadrat Tests mit Yates Korrektur,  $p>0,05$ ).

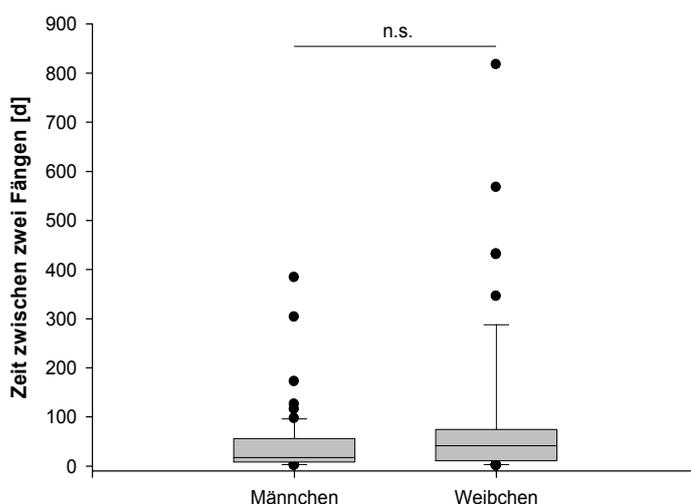
Alle markierten Tiere	<i>Macroglossus minimus</i>			<i>Eonycteris spelaea</i>		
	Alle	M	W	Alle	M	W
n mark. Individuen	266	131	135	63	14	49
n Fänge	523	284	239	74	18	56
Erfassungshäufigkeit	2,0	2,2	1,8	1,2	1,3	1,1
<i>Tiere, die mind. 2 Mal gefangen wurden</i>						
n mark. Ind. mit WF	115	62	53	11	4	7
Anteil Ind. mit WF [%]	43,2	47,3	39,3	17,5	28,6	14,3
n Fänge mark. Ind. m. WF	372	215	157	22	8	14
Erfassungshäufigkeit	3,2	3,5	3,0	2,0	2,0	2,0

43,2 % der markierten *Macroglossus minimus* wurden mindestens ein weiteres Mal erfasst. Die Wiederfangwahrscheinlichkeit der männlichen und weiblichen Individuen unterschied sich nicht (Chi-Quadrat Test mit Yates-Korrektur,  $\chi^2=0,52$ ,  $df=1$ ,  $p>0,05$ ). Die Wiederfangwahrscheinlichkeit jener Individuen, die als Juvenile markiert worden waren, war bei Männchen fast doppelt so hoch wie bei Weibchen (Männchen: 76,9 %,  $n=26$ ; Weibchen: 41,2 %,  $n=17$ ; signifikant, Chi-Quadrat Test mit Yates-Korrektur,  $\chi^2=4,37$ ,  $df=1$ ,  $p<0,05$ ). Der Anteil der markierten Tiere an wiederholten Erfassungen ist in Abb. 2 dargestellt.

Der Median des zeitlichen Abstands zwischen zwei Erfassungen eines Individuums (mindestens 2 Mal gefangene Tiere, alle Zeitabstände je Individuum gemittelt) betrug bei *Macroglossus minimus* 21,5 d (Mittelwert 64,5 d). Die mittleren Erfassungsabstände der hier untersuchten Stichprobe der Weibchen waren fast 50 d länger als die der hier untersuchten Stichprobe der Männchen (Weibchen: Median: 41,5 d, Mittel: 90,6 d; Männchen: Median: 17,3 d, Mittel: 42,2 d; Abb. 3; fast signifikant, Mann-Whitney U-Test,  $U=1307,0$ ,  $Z=-1,886$ ,  $p=0,059$ ).



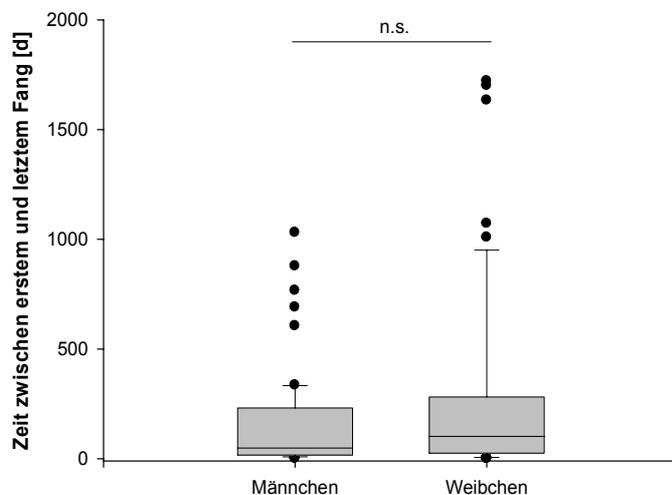
**Abb. 2:** Anteil der markierten Individuen von *Macroglossus minimus* an wiederholten Erfassungen, getrennt nach Geschlecht. Auf der Abszisse sind die Fangereignisse aufgetragen, wobei alle gewerteten Erfassungen miteinbezogen wurden. Bei jeder Erfassung sind alle Tiere aufgeführt, die so oft oder häufiger gefangen wurden. Die erste Erfassung (Erstfang = Markierung) beträgt 100 %; sie ist der besseren Übersichtlichkeit halber nicht dargestellt. Daten aus allen Untersuchungszeiträumen und beiden Gebieten (Untersuchungsgebiet und Versuchsfläche) zusammengefasst.  $n$  markierte Tiere: 266 (Männchen:  $n=131$ , Weibchen:  $n=135$ ),  $n$  Erfassungen: 523 (Männchen:  $n=284$ , Weibchen:  $n=239$ ). Die Erfassungen 9 bis 17 stammen alle von demselben Männchen (hellblau/08).



**Abb. 3:** Zeitraum zwischen zwei gewerteten Erfassungen von individuell markierten *Macroglossus minimus*. Darstellung der für jedes Tier gemittelten Ergebnisse getrennt nach Geschlecht, unabhängig vom Alter des Tieres. Alle Untersuchungszeiträume. Männchen:  $n=62$ , Weibchen:  $n=53$ . n.s.: nicht signifikant. Box-Whisker-Plots: Darstellung aller Extremwerte.

Die größte nachgewiesene Zeitspanne zwischen der ersten Erfassung (Markierung!) und dem letzten Fang eines Weibchens betrug 1722 d (4,72 a) und war damit fast 2 Jahre länger als die maximale Erfassungsspanne eines Männchens (1031 d bzw. 2,82 a). Dieses Weibchen war bei

der Ersterfassung bereits adult, musste somit bei der Letzterfassung mindestens 5 Jahre alt gewesen sein. Dabei lag der zeitliche Abstand zwischen der ersten (17.03.1998) und letzten (5.02.2003) durchgeführten Fangnacht bei 1786 d (4,89 a). Tab. 2 beinhaltet die Daten von den vier männlichen und weiblichen Individuen mit den größten Zeitspannen zwischen erster und letzter Erfassung. Mit Ausnahme zweier juveniler Männchen waren alle Tiere in Tab. 2 zum Zeitpunkt der Ersterfassung bereits adult; die beiden anderen Männchen waren sexuell aktiv, eines der Weibchen trächtig. Bei der letzten Erfassung waren alle vier Männchen sexuell aktiv, alle vier Weibchen waren trächtig. Weibchen und Männchen unterschieden sich nicht hinsichtlich der Zeitabstände zwischen der Erst- und Letzterfassung (Weibchen: Median: 102,0 d, Mittel: 273,4 d, n=53; Männchen: Median: 49,0 d, Mittel: 151,9 d, n=62; Mann-Whitney U-Test, U=1390,0, Z=-1,420, p>0,05; Abb. 4). Der Median des Abstandes zwischen erstem und letztem Fang aller wiedergefangenen Individuen betrug 79 d (Mittel: 207,9 d).



**Abb. 4:** Zeitraum zwischen der ersten und letzten Erfassungen von individuell markierten *Macroglossus minimus*. Darstellung der für jedes Tier gemittelten Ergebnisse getrennt nach Geschlecht, unabhängig vom Alter des Tieres. Alle Untersuchungszeiträume. Männchen: n=62, Weibchen: n=53. n.s.: nicht signifikant. Box-Whisker-Plots: Darstellung aller Extremwerte.

**Tab. 2:** Charakterisierung von je 4 Männchen und Weibchen von *Macroglossus minimus* mit den längsten Zeitspannen zwischen erster (Markierung!) und letzter Erfassung. Neben diesen Zeitspannen sind das Datum der Markierung und des Letztfangs, das Alter und der reproduktive Zustand (Repro) bei Erst- und Letztfang sowie die Zahl der Erfassungen jedes Individuums aufgeführt. Weiterhin ist angegeben, ob der Letztfang an der gleichen Stelle wie der Erstfang erfolgte (+: ja, -: nein). Wenn der Letztfang an einer anderen Stelle als die erste Erfassung erfolgte, wird außerdem die Entfernung zwischen den Fangorten angegeben [m].

Individuum	rot/38	weiß/90	gelb/38	weiß/41	weiß/09	rot/19	weiß/42	weiß/31
Geschlecht	M	M	M	M	W	W	W	W
n Tage zw. erstem und letztem Fang	691	767	878	1031	1072	1634	1701	1722
Erster Fang	19.07.98	20.04.98	25.06.00	30.03.98	29.03.98	5.06.98	30.03.98	30.03.98
Letzter Fang	9.06.00	26.05.00	20.11.02	24.01.01	5.03.01	25.11.02	25.11.02	16.12.02
Alter bei erstem Fang	juv.	ad.	ad.	juv.	ad.	ad.	ad.	ad.
Alter bei letztem Fang	ad.							
Repro bei erstem Fang	0	+	+	0	trächtig	0	0	0
Repro bei letztem Fang	+	+	+	+	trächtig	trächtig	trächtig	trächtig
n Erfassungen	6	2	7	6	8	2	3	4
Letztfang an gleicher Stelle?/[m]	-/187	+	-/400	+	-/105	-/400	-/484	+

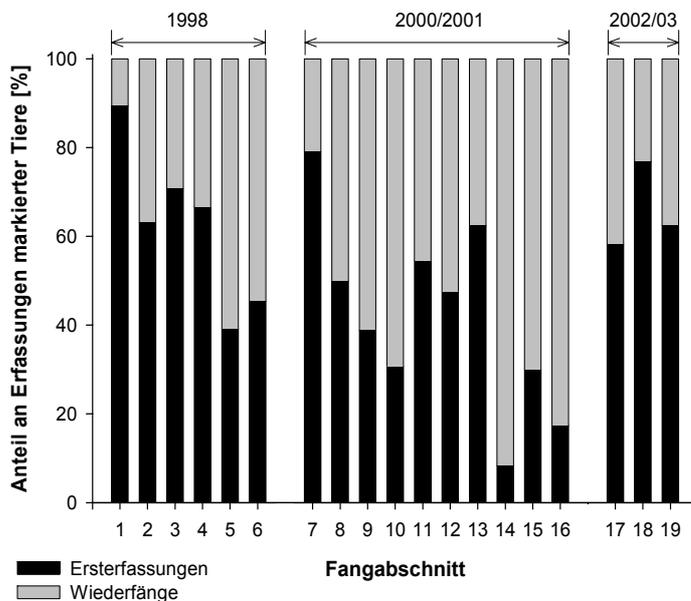
### 3.1.4. Wiederfangergebnisse: Abschätzung der Populationsgröße von *Macroglossus minimus*

#### Wiederfangquote

Der Anteil markierter Individuen an den während des Netzfanges gefangenen *Macroglossus minimus* (Wiederfangquote) ließ Rückschlüsse auf die Erfassungsrate der gesamten Population zu. Der Anteil der Ersterfassungen im Untersuchungsgebiet (nur Daten des Untersuchungsgebiets, da nur dort in allen Untersuchungszeiträumen gefangen wurde) nahm über die beiden Zeiträume 1998 und 2000/2001 immer weiter ab (Abb. 5, je 5 Fangnächte zusammengefasst in einen „Fangabschnitt“). Während in den ersten 3 Fangabschnitten (15 Fangnächte) im Jahr 1998 der Anteil der Ersterfassungen bei 74,2 % lag, betrug der Anteil der Ersterfassungen innerhalb der letzten 3 zusammengefassten Fangabschnitte am Ende des zweiten Untersuchungszeitraumes (2000/2001) nur noch 17,8 %; die Wiederfangrate war auf 82,2 % angestiegen. Dieser Unterschied ist höchst signifikant (Chi-Quadrat Test mit Yates-Korrektur,  $\chi^2=30,98$ ,  $df=1$ ,  $p<0,00001$ ).

In den 3 zusammengefassten Fangabschnitten des Zeitraumes 2002/2003, in welchem im Untersuchungsgebiet nur wenige Netzfänge durchgeführt wurden, hatten die Wiederfänge immer noch einen Anteil von 34,1 % an allen erfassten Individuen. Der Unterschied dieses Verhältnisses zu dem des Jahres 1998 ist nicht signifikant (Chi-Quadrat Test mit Yates-Korrektur,  $\chi^2=0,48$ ,  $df=1$ ,  $p>0,05$ ).

Von den 76 im Jahr 1998 individuell markierten *Macroglossus minimus* konnten im Untersuchungszeitraum 2000/2001 7 Individuen erneut erfasst werden, damit lag die Wiederfangrate bei 9,2 %. Im folgenden Untersuchungszeitraum (2002/2003) konnten trotz des geringen Fangaufwandes im Untersuchungsgebiet immerhin noch 3 Individuen (3,9 %) der 1998 markierten Tiere erneut gefangen werden. 2 dieser Individuen waren allerdings im Untersuchungszeitraum 2000/2001 nicht erfasst worden, sodass in diesem mindestens noch 9 der ehemals 76 markierten Tiere (11,8 %) gelebt haben müssen.



**Abb. 5:** Verhältnis der Erstfänge zu den Wiederfängen von markierten *Macroglossus minimus*. Nur Tiere, die während des Erstfanges markiert wurden sowie markierte Tiere mit gewerteten Wiederfängen. Zusammenfassung von jeweils 5 Fangnächten zu einem Fangabschnitt. Nur Fangdaten aus dem Untersuchungsgebiet. Darstellung der Ergebnisse unabhängig vom Alter der Tiere. Alle Untersuchungszeiträume.  $n=175$  Individuen,  $n=150$  gewertete Wiederfänge (Gesamt:  $n=325$  gewertete Erfassungen).

*Modell: gleitende 3-Monatsabschnitte*

In einem beliebigen gleitenden 3-Monatsabschnitt (n=57) im Zeitraum von 1998 bis 2001 betrug die Anzahl der im Untersuchungsgebiet im Mittel erfassten Individuen  $36,2 \pm 10,2$ . Die Anzahl der Fangnächte in einem 3-Monatsabschnitt betrug im Mittel  $13,3 \pm 6,7$ . Die größte in einem Abschnitt erfasste Individuenzahl betrug 61. Entsprechend der Annahmen des dieser Populationsgrößenberechnung zugrunde gelegten Modells muss die Population von *Macroglossus minimus* im Untersuchungsgebiet während des gesamten Untersuchungszeitraums mindestens diese Größe gehabt haben.

**3.1.5. Ökologisch relevante morphologische Unterschiede der beiden Flughundarten**

*Größe und Körpermasse*

*Macroglossus minimus* war mit einer mittleren Unterarmlänge von  $43,0 \pm 1,1$  mm (n=169, nur markierte, adulte Individuen, unabhängig vom Geschlecht) deutlich kleiner als *Eonycteris spelaea* mit einer mittleren Unterarmlänge von  $65,5 \pm 2,7$  mm (n=36, nur markierte, adulte Individuen, unabhängig vom Geschlecht). Gleiches galt für die Körpermasse: mit  $18,7 \pm 1,6$  g (n=173) wogen adulte *Macroglossus minimus* durchschnittlich nur 38 % von ausgewachsenen *Eonycteris spelaea*, welche im Mittel  $48,8 \pm 5,3$  g (n=35) schwer waren (beide Angaben für markierte Individuen unabhängig von Geschlecht und Reproduktionsstatus). Gemessen an der Länge des Unterarmes waren adulte weibliche *Macroglossus minimus* signifikant größer als adulte männliche Tiere, aber (nur nichtträchtige Individuen) höchst signifikant leichter (Tab. 3). Bei *Eonycteris spelaea* waren dagegen die adulten Männchen signifikant größer als die adulten Weibchen. Gleichzeitig waren sie 23 % und damit höchst signifikant schwerer als adulte, nichtträchtige, weibliche Individuen (Tab. 3).

**Tab. 3:** Vergleich der Längen von Unterarm (UA), 3. Finger (F3), 5. Finger (F5) sowie der Körpermassen (Masse) von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea*. Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichungen (SD) sowie die Ergebnisse der t-Tests unter Angabe des Signifikanzniveaus (p). Ausschließlich Messwerte von adulten Individuen; je Individuum nur ein Messwert (aufgenommen entweder bei der Ersterfassung, wenn das Tier adult war oder bei einem Wiederfang, wenn ein Alterswechsel hin zu adult stattgefunden hatte). In den Vergleich der Körpermassen gingen nur Weibchen ein, die nicht trächtig waren; die Vergleiche der Längen wurden unabhängig vom reproduktiven Status durchgeführt.

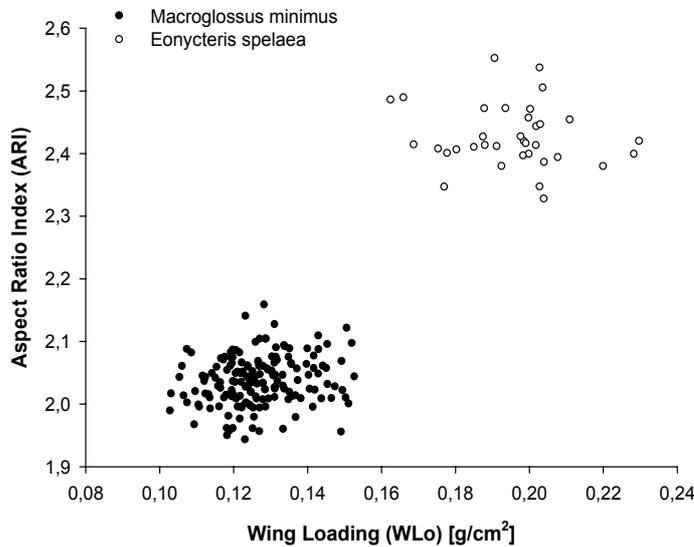
Parameter	Geschlecht	<i>Macroglossus minimus</i>				<i>Eonycteris spelaea</i>			
		n	Mittel	SD	p	n	Mittel	SD	p
UA [mm]	M	75	42,8	1,0	<0,05	3	68,6	0,9	<0,05
	W	94	43,2	1,1		33	65,2	2,6	
F3 [mm]	M	75	79,3	2,2	>0,05	3	112,0	3,0	>0,05
	W	94	80,0	2,5		33	107,7	4,4	
F5 [mm]	M	75	59,9	1,7	>0,05	3	74,7	1,5	>0,05
	W	94	60,5	2,0		33	71,2	3,0	
Masse [g]	M	78	18,8	1,2	<0,001	3	57,9	1,5	<0,001
	W	68	17,9	1,4		27	46,9	3,9	

*Charakterisierung der Flügelform und Flügelproportionen*

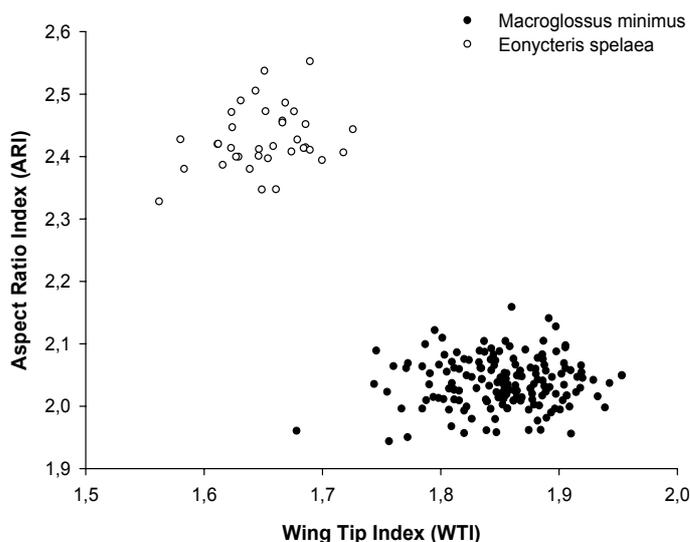
In den Abbildungen 6 und 7 sind die Maßzahlen ARI und WLo bzw. ARI und WTI für *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* graphisch übereinander aufgetragen.

Die Unterschiede der Flügelproportionen beider Arten waren für alle Indizes höchst signifikant (Tab. 4). *Eonycteris spelaea* hatte wesentlich längere und schmalere Flügel als *Macroglossus minimus* (größerer ARI) und auch die Flügelfläche (WA) war deutlich größer. Dennoch war die Flügelflächenbelastung (WLo) bei *Eonycteris spelaea* signifikant größer als bei *Mac-*

*Macroglossus minimus*. Nach Findley et al. (1972) ist die mittlere Fluggeschwindigkeit eines Fledertieres abhängig vom ARI: Je größer der ARI, desto schneller der Flug. Demgemäß war *Eonycteris spelaea* zu einem wesentlich schnelleren Flug befähigt als *Macroglossus minimus*.



**Abb. 6:** Flügelproportionen von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea*. Auftrag des „Aspect Ratio Index“ (ARI) als Maß für das Verhältnis von Flügellänge zu Flügelbreite über dem „Wing Loading“ (WLo), welches das Verhältnis von Körpermasse zu Flügel­fläche (Flügelflächenbelastung) ausdrückt. Aufgetragen sind ausschließlich Messwerte von individuell markierten adulten Individuen unabhängig von Geschlecht und reproduktivem Status; je Tier nur ein Messwert (aufgenommen entweder bei der Ersterfassung, wenn das Tier adult war oder bei einem Wiederfang, wenn ein Alterswechsel hin zu adult stattgefunden hatte). *Macroglossus minimus*: n=169, *Eonycteris spelaea*: n=36.



**Abb. 7:** Flügelproportionen von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea*. Auftrag des „Aspect Ratio Index“ (ARI) als Maß für das Verhältnis von Flügellänge zu Flügelbreite über dem „Wing Tip Index“ (WTI), welcher das Verhältnis von Handflügel zu Armflügel (3. Finger zu Unterarm­länge) ausdrückt. Aufgetragen sind ausschließlich Messwerte von individuell markierten adulten Individuen unabhängig von Geschlecht und reproduktivem Status; je Tier nur ein Messwert (aufgenommen entweder bei der Ersterfassung, wenn das Tier adult war oder bei einem Wiederfang, wenn ein Alterswechsel hin zu adult stattgefunden hatte). *Macroglossus minimus*: n=169, *Eonycteris spelaea*: n=36.

Die Ergebnisse charakterisieren *Eonycteris spelaea* als einen schnellen, wenig wendigen Flieger, der schon alleine aufgrund der großen Flügelflächenbelastung weniger manövrierfähig sein konnte als *Macroglossus minimus*. Dieser hingegen war gemessen an den Flügelproportionen ein langsamerer, aber sehr manövrierfähiger Flieger. Dies wird auch durch den größeren WTI von *Macroglossus minimus* deutlich, der ihn ebenfalls als wendigen Flieger kennzeichnete (Findley et al. 1972).

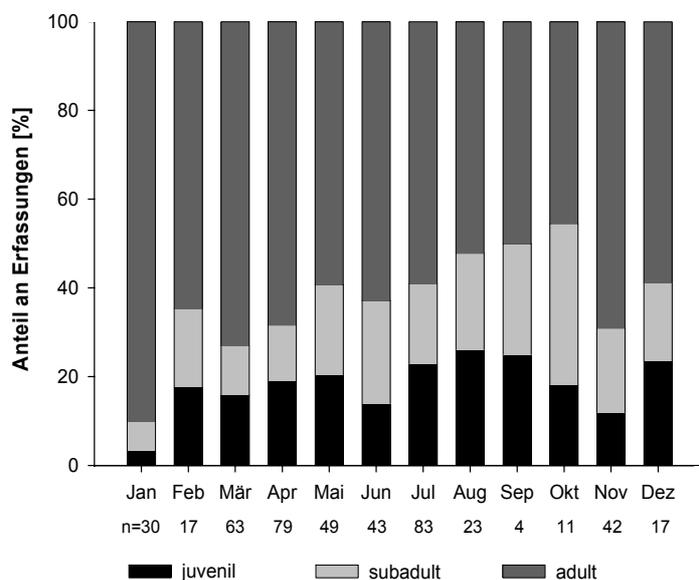
**Tab. 4:** Vergleich der Indizes zu Flügelform und Flügelproportionen von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea*. Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichungen (SD) sowie die Ergebnisse der t-Tests unter Angabe des t-Wertes, der Freiheitsgrade (df) sowie der Signifikanzniveaus (p). Ausschließlich Messwerte von adulten Individuen unabhängig von Geschlecht und reproduktivem Status; je Tier nur ein Messwert (aufgenommen entweder bei der Ersterfassung, wenn das Tier adult war oder bei einem Wiederfang, wenn ein Alterswechsel hin zu adult stattgefunden hatte).

Index	Art	n	Mittel	SD	t	df	p
ARI	<i>Eonycteris spelaea</i>	36	2,43	0,05	51,854	203	<0,00001
	<i>Macroglossus minimus</i>	169	2,04	0,04			
WTI	<i>Eonycteris spelaea</i>	36	1,65	0,04	-25,127	203	<0,00001
	<i>Macroglossus minimus</i>	169	1,85	0,05			
WA [cm <sup>2</sup> ]	<i>Eonycteris spelaea</i>	36	248,57	19,25	51,103	203	<0,00001
	<i>Macroglossus minimus</i>	169	147,85	7,88			
WLo [g/cm <sup>2</sup> ]	<i>Eonycteris spelaea</i>	35	0,20	0,02	31,340	202	<0,00001
	<i>Macroglossus minimus</i>	169	0,13	0,01			

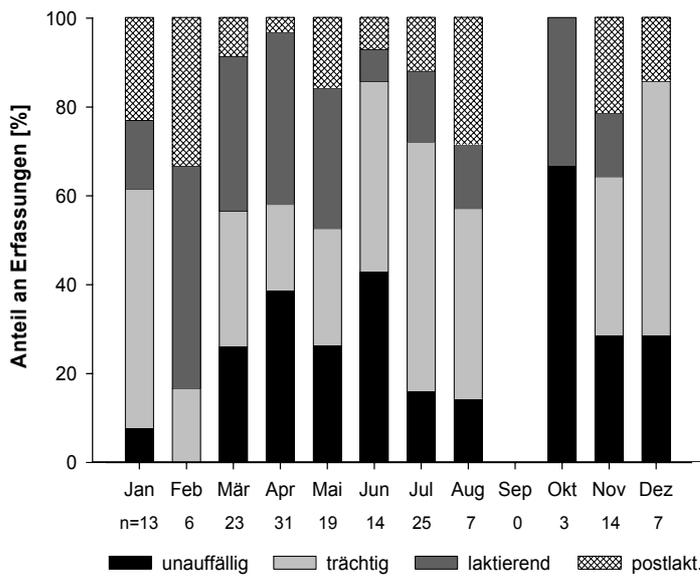
### 3.1.6. Reproduktion

Trächtige Weibchen von *Macroglossus minimus* konnten mit Ausnahme der Monate September (kein adultes Weibchen erfasst) und Oktober (nur 3 adulte Weibchen erfasst) in allen Monaten des gesamten Untersuchungszeitraumes gefangen werden (Abb. 9). Laktierende Weibchen und solche, die als postlaktierend klassifiziert worden waren, wurden ebenfalls in allen Monaten erfasst (mit Ausnahme des Monats September, s.o.). Aufgrund dieses asaisonalen und asynchronen Reproduktionsgeschehens wurden in allen Monaten juvenile und subadulte Tiere erfasst (Abb. 8). Im Jahresmittel aller Untersuchungszeiträume waren 65,3 % der erfassten Tiere adult und 34,7 % juvenil oder subadult.

Weibliche *Macroglossus minimus* konnten mindestens 2 Jungtiere pro Jahr gebären. Der mittlere Abstand zwischen 2 Erfassungen eines Weibchens mit erneuter Trächtigkeit lag bei  $151,0 \pm 22,6$  d (n=3 Individuen); der kürzeste registrierte Abstand betrug 135 d. Der Abstand zwischen einer Laktationsphase und der nächsten festgestellten Trächtigkeit lag im Mittel bei  $101,8 \pm 13,0$  d (n=5); der kürzeste registrierte Abstand betrug 86 d. Über den gesamten Erfassungszeitraum waren 39,5 % der Weibchen reproduktiv unauffällig oder postlaktierend und 60,5 % reproduktiv aktiv (trächtig oder laktierend).

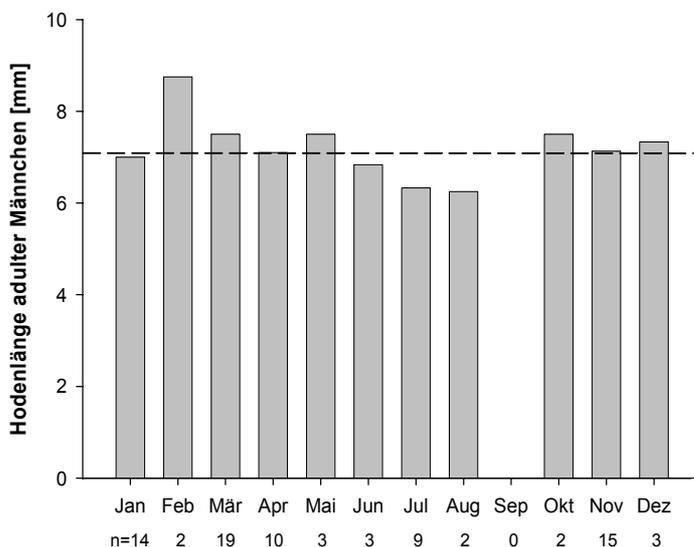


**Abb. 8:** Altersklassenverteilung von *Macroglossus minimus* im Jahresverlauf. Alle Untersuchungszeiträume, Daten von Untersuchungsgebiet und Versuchsfläche. Aufgetragen sind ausschließlich die Angaben zu individuell markierten Individuen unabhängig von deren Geschlecht und reproduktivem Status; jedes Individuum wurde unabhängig von der Zahl der Wiederfänge in jedem Monat höchstens ein Mal gewertet. Die Altersklasse wurde bei der ersten Erfassung eines Monats festgestellt. Die Darstellung enthält auch 13 Jungtiere, die zum Zeitpunkt ihrer Erfassung zu klein für die Anbringung der individuellen Markierung waren. Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der in jedem Kalendermonat gewerteten Erfassungen angegeben. Gewertete Erfassungen: Gesamt: n=461, juvenil: n=82, subadult: n=78, adult: n=301.



**Abb. 9:** Reproduktiver Zustand adulter Weibchen von *Macroglossus minimus* im Jahresverlauf. Alle Untersuchungszeiträume, Daten von Untersuchungsgebiet und Versuchsfläche. Aufgetragen sind ausschließlich Angaben zu individuell markierten Individuen; jedes Individuum wurde unabhängig von der Zahl der Wiederfänge in jedem Monat höchstens ein Mal gewertet. Der reproduktive Zustand wurde bei der ersten Erfassung eines Monats festgestellt. Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der in jedem Kalendermonat gewerteten Erfassungen angegeben. Gewertete Erfassungen: Gesamt: n=162, un auffällig: n=43, trächtig: n=58, laktierend: n=40, postlakt.: n=21.

Entsprechend den Erwartungen bei einem asaisonalen, asynchronen und polyöstrischen Reproduktionsgeschehen waren die Männchen ganzjährig reproduktiv aktiv (Altringham 1996). Die mittlere Hodenlänge betrug  $7,1 \pm 1,2$  mm (n=82) und zeigte keine saisonalen Schwankungen (Abb. 10). Es kam regelmäßig vor, dass gefangene adulte Männchen während des Handlings spontan ejakulierten.



**Abb. 10:** Hodenlänge adulter Männchen von *Macroglossus minimus* im Jahresverlauf. Daten ab dem Jahr 2000 erhoben, von Untersuchungsgebiet und Versuchsfläche. Aufgetragen sind ausschließlich Messwerte von individuell markierten Individuen; jedes Tier wurde unabhängig von der Zahl der Wiederfänge in jedem Monat höchstens ein Mal gewertet. Die Hodenlänge wurde bei der ersten Erfassung eines Monats gemessen. Die gestrichelte Linie markiert die mittlere Hodenlänge ( $7,1 \pm 1,2$  mm, n=82) adulter Männchen im gesamten Untersuchungszeitraum. Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der in jedem Kalendermonat gewerteten Erfassungen angegeben. Gewertete Erfassungen: n=82.

Männliche *Macroglossus minimus* besitzen eine V-förmige Kehldrüse, deren Funktion bis heute nicht geklärt ist (Start 1974, Winkelmann et al. 2003). Weibchen besitzen keine derartige Kehldrüse. Die Kehldrüse männlicher *Macroglossus minimus* in Kampong Kuantan veränderte sich mit zunehmendem Alter: Während sie bei juvenilen Männchen noch vollkommen un auffällig, flach, schmal und von heller Hautfarbe war, schwoll sie bei adulten Tieren stark an und veränderte ihre Farbe hin zu einem dunklen Rot oder tiefem Schokoladebraun (Tab. 5). Die Hodenlänge korrelierte signifikant positiv sowohl mit der Farbe der Kehldrüse (Spearman Rangkorrelation,  $r=0,331$ ,  $p<0,05$ ) als auch mit ihrem Schwellungsgrad (Spearman Rangkorre-

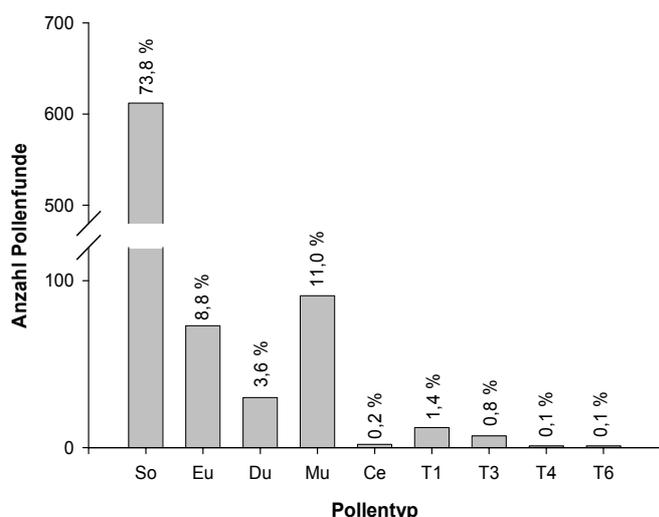
lation,  $r=0,357$ ,  $p<0,05$ ). Kehldrüsenfarbe und ihr Schwellungszustand korrelierten hoch signifikant positiv miteinander (Spearman Rangkorrelation,  $r=0,416$ ,  $p<0,01$ ).

**Tab. 5:** Farbe und Schwellungszustand der Kehldrüse bei männlichen *Macroglossus minimus*. Die Daten wurden ab dem Jahr 2001 bei allen Ersterfassungen sowie erneut bei einer Änderung der Alterseinstufung (z.B. von subadult zu adult) erhoben. Es handelt sich bei den Angaben zu Mittelwerten und Standardabweichungen (SD) nicht um Intervalldaten, sondern um Ordinaldaten! Codierung: Farbe der Kehldrüse: 0: fleischfarben, 1: (hell)rot, 2: weinrot, 3: dunkelrotbraun, 4: schokoladefarben. Schwellung der Kehldrüse: 0: nicht geschwollen, unauffällig, schmal, 1: leicht geschwollen, schmal, 2: deutlich geschwollen, verbreitert, 3: stark angeschwollen, stark verbreitert.

	Juvenil			Subadult			Adult		
	n	Mittel	SD	n	Mittel	SD	n	Mittel	SD
Kehldrüse Farbe	18	0,0	0,0	23	0,3	0,7	41	2,2	1,1
Kehldrüse Schwellung	18	0,1	0,2	23	0,7	0,6	41	1,8	0,6

### 3.2. Pollenproben: Identifizierung des Nahrungspflanzenspektrums

In den Jahren 1998 bis 2003 wurden insgesamt 617 Pollenproben an nektarivoren Flughunden genommen. Davon entfielen 512 Proben auf *Macroglossus minimus* und 105 weitere Proben auf *Eonycteris spelaea*. Die mikroskopische Auswertung ergab 829 Pollenfunde (660 auf *Macroglossus minimus*, 169 auf *Eonycteris spelaea*).



**Abb. 11:** Summe der Pollenfunde (n=829) in Pollenproben (n=617) aus Fellabstreifungen nektarivorer Flughunde (beide Flughundarten zusammen). Nach Pollentyp getrennt. So: *Sonneratia caseolaris*, Eu: *Eugenia spp.*, Du: *Durio zibethinus*, Mu: *Musa spp.*, Ce: *Ceiba pentandra*, T1, T3, T4 und T6: nicht bestimmbare Pollentypen. Über den Balken ist der prozentuale Anteil des jeweiligen Pollentyps an allen Pollenfunden angegeben. Dargestellt sind nur die Pollenfunde der Häufigkeitsklassen  $\geq 2$  (mind. 5 Pollenkörner). Abweichungen von 100 % sind rundungsbedingt. Beachte die nicht-lineare Skalierung der Ordinate!

In den Pollenproben waren insgesamt 11 verschiedene Pollentypen vertreten, von denen nur 5 zweifelsfrei bestimmt werden konnten. Die nicht näher bestimmbaren Pollentypen erhielten die Nummern T1 bis T6. Von diesen 6 Pollentypen erreichten jedoch nur 4 in mindestens einer Probe die Häufigkeitsklasse 2 ( $\geq 5$  Pollenkörner); die beiden verbleibenden Pollentypen flossen nicht in die Auswertung ein. Damit waren 9 verschiedene Pollentypen in mindestens einer Probe mit 5 oder mehr Pollenkörnern vertreten (Häufigkeitsklasse  $\geq 2$ ). Die Sonneratiaceae *Sonneratia caseolaris* war mit erheblichem Abstand am häufigsten vertreten: 99,2 % aller Proben enthielten Pollen dieser Pflanze. 14,8 % der Proben enthielten Pollen von Bananen (*Musa spp.*) und 11,8 % Pollen von *Eugenia spp.* (Myrtaceae). 4,9 % bzw. 0,3 % der Proben enthielten Pollen der Bombacaceen Durian (*Durio zibethinus*) und *Ceiba pentandra*. Zudem waren die nicht näher bestimmbaren Pollentypen T1 (1,9 %), T3 (1,1 %), T4 (0,2 %) und T6 (0,2 %) in den Pollenproben enthalten. Die Pollen von *Musa spp.* und vor allem *Eugenia spp.* besaßen

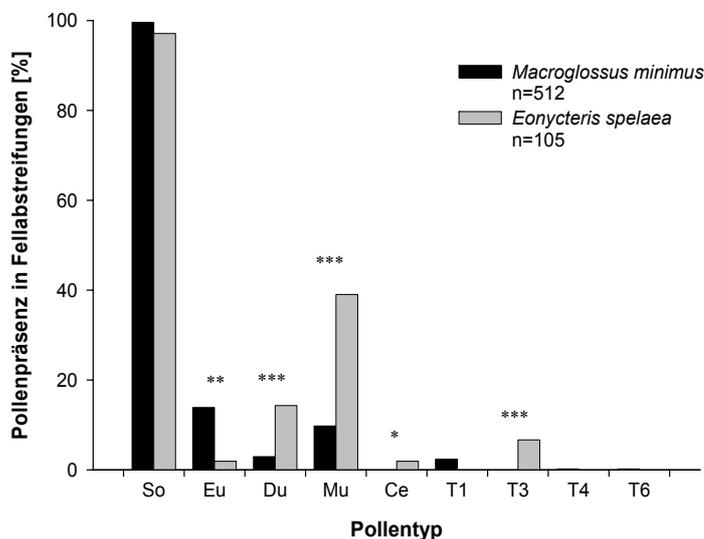
eine sehr einheitliche Pollenmorphologie und waren daher nicht bis auf Artniveau bestimmbar. Problematisch bei der Abschätzung der anteiligen Nutzung der Nahrungspflanzen war allerdings der Umstand, dass die in Kampong Kuantan wachsenden Bananestauden keinen oder nur sehr wenig Pollen produzierten (die meisten *Musa*-Hybriden sind triploid, Robinson 1996, Fortescue & Turner 2004).

Die Pollentypen der 5 zweifelsfrei bestimmbaren Nahrungspflanzenarten oder –gattungen machten insgesamt 97,5 % aller Pollenfunde aus, wobei auf *Sonneratia caseolaris* der größte Anteil entfiel. Die verbleibenden 2,5 % der Pollenfunde verteilten sich auf die 4 nicht identifizierten Pollentypen (Abb. 11).

### 3.3. Vergleichende Analyse des Nahrungsspektrums beider Flughundarten

#### 3.3.1. Überlappung des Nahrungsspektrums

Im Fell von *Macroglossus minimus* wurden insgesamt 7, im Fell von *Eonycteris spelaea* 6 Pollentypen nachgewiesen, wobei 4 Pollentypen (*Sonneratia caseolaris*, *Eugenia* spp., *Durio zibethinus* und *Musa* spp.) auf beiden Arten gefunden wurden. Die Pollentypen T1, T4 und T6 wurden nur bei *Macroglossus minimus*, Pollen von *Ceiba pentandra* und des Typs T3 nur bei *Eonycteris spelaea* nachgewiesen. Die Übereinstimmung der im Fell beider Arten gefundenen Pollentypen betrug somit 44,4 %. Von den 617 gewonnenen Pollenproben enthielten 616 mindestens einen Pollentyp der Häufigkeitsklasse  $\geq 2$ ; nur eine Probe von *Macroglossus minimus* enthielt keinen Pollen. Die durchschnittliche Anzahl nachgewiesener Pollentypen pro Probe betrug bei *Macroglossus minimus*  $1,8 \pm 0,9$  ( $n=512$ ), bei *Eonycteris spelaea*  $2,2 \pm 0,9$  ( $n=105$ ); dieser Unterschied ist höchst signifikant (Mann-Whitney U-Test,  $U=20045,5$ ,  $Z=-4,403$ ,  $p=0,00001$ ).



**Abb. 12:** Präsenz der Pollentypen in den Pollenproben ( $n=617$ ) aus Fellabstreifungen nektarivorer Flughunde. Getrennter Auftrag der Daten für *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea*; nach Pollentyp getrennt. So: *Sonneratia caseolaris*, Eu: *Eugenia* spp., Du: *Durio zibethinus*, Mu: *Musa* spp. Ce: *Ceiba pentandra*, T1, T3, T4 und T6: nicht bestimmbare Pollentypen. Dargestellt sind nur die Pollenfunde der Häufigkeitsklassen  $\geq 2$  (mind. 5 Pollenkörner). \*:  $p<0,05$ , \*\*:  $p<0,01$ , \*\*\*:  $p<0,001$ . Ergebnisse der Chi-Quadrat Tests in Tab. 6.

Angesichts der gemeinsamen Nutzung von 4 Pflanzenarten war die Überschneidung des Nahrungsspektrums erheblich, zumal der Anteil der Pollenfunde dieser Nahrungspflanzen zusammen 97,2 % aller Pollenfunde ausmachte (Abb. 12). Während die Pollen von *Sonneratia caseolaris* in fast allen Proben beider Flughunde vertreten waren (99,6 % aller Proben von *Macroglossus minimus*, 97,1 % aller Proben von *Eonycteris spelaea*), gab es bezüglich des Auftretens der weiteren Pollentypen und des Anteils der Proben, die diese Pollentypen enthielten, zum Teil erhebliche Unterschiede zwischen beiden Flughundarten. Die Unterschiede der Prä-

senz der Pollentypen in den Fellabstreifungen beider Flughundarten sind zum Teil höchst signifikant (Tab. 6).

Die nach Mühlenberg (1993) standardisierte Levinsche Nischenbreite  $B_{stand}$  (Levins-Index, Levins 1968) betrug bezüglich des Nahrungsspektrums für *Macroglossus minimus* 0,078 und für *Eonycteris spelaea* 0,164. Obwohl auf *Macroglossus minimus* mehr Pollentypen als auf *Eonycteris spelaea* nachgewiesen

**Tab. 6:** Unterschiede der Präsenz der Pollentypen in den Pollenproben (n=617) aus Fellabstreifungen von *Macroglossus minimus* (Mm) und *Eonycteris spelaea* (Es). Nur die Pollenfunde der Häufigkeitsklassen  $\geq 2$ . Ergebnisse der Chi-Quadrat Tests mit Yates-Korrektur.

Pollentyp	Präsenz [%]		DF	$\chi^2$	p
	Mm	Es			
<i>Sonneratia caseolaris</i>	99,6	97,1	1	0,01	>0,05
<i>Eugenia spp.</i>	13,9	1,9	1	9,10	<0,01
<i>Durio zibethinus</i>	2,9	14,3	1	18,48	<0,0001
<i>Musa spp.</i>	9,8	39,1	1	36,39	<0,00001
<i>Ceiba pentandra</i>	0,0	1,9	1	4,67	<0,05
T1	2,3	0,0	1	1,38	>0,05
T3	0,0	6,7	1	26,97	<0,00001
T4	0,2	0,0	1	0,77	>0,05
T6	0,2	0,0	1	0,77	>0,05

wurden, war die Nischenbreite von letzterem größer. Dies lag zum einen an der stärkeren Präsenz anderer Pollentypen als der von *Sonneratia caseolaris* in den Proben von *Eonycteris spelaea*, zum anderen an der höheren mittleren Anzahl nachgewiesener Pollentypen pro Probe. Die auf der Ressource Nahrung basierende Überlappung der Nischen von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* in Kampong Kuantan nach Morisita-Horn betrug 0,931 (Krebs 1989 nach Horn 1966). Die Nischenüberlappung der beiden nektarivoren Flughundarten bezüglich der genutzten Nahrungsressourcen war somit erheblich.

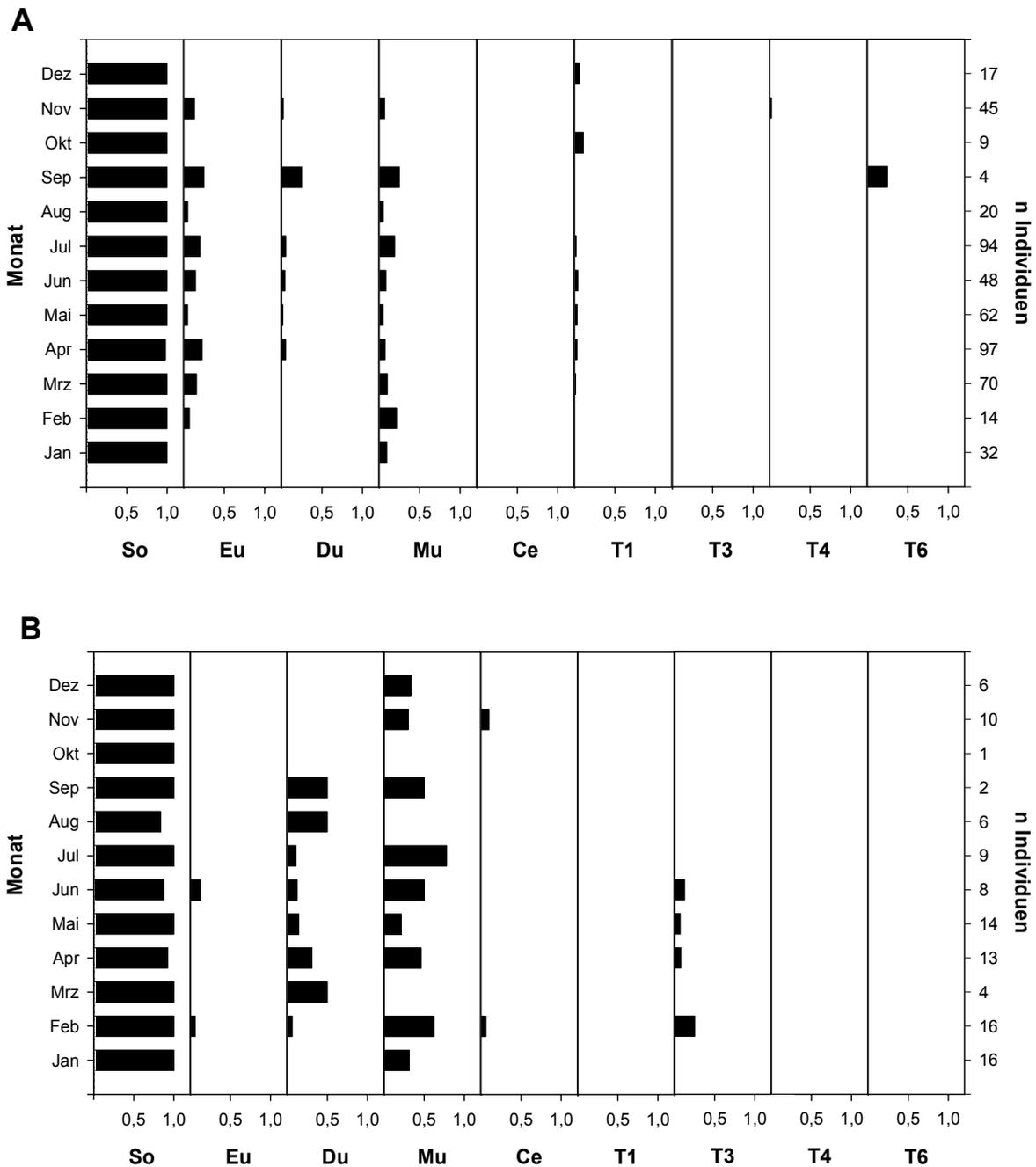
### 3.3.2. Die Ressourcennutzung beider Flughundarten im Jahresverlauf

Die Bedeutung von *Sonneratia caseolaris* für die Ernährung vor allem von *Macroglossus minimus* geht aus Abb. 13 deutlich hervor. Aufgrund des asaisonalen Blühverlaufs von *Sonneratia caseolaris* (Kap. 2) stellte diese Pflanzenart in Kampong Kuantan eine fortwährend verfügbare Nahrungsressource dar, welche auch ganzjährig genutzt wurde: In allen Monaten des gesamten Untersuchungszeitraumes war Pollen dieser Pflanze in allen Proben aus dem Fell von *Macroglossus minimus* vertreten (mit Ausnahme zweier Erfassungen von *Macroglossus minimus*, bei welchen sich kein *Sonneratia*-Pollen im Fell fand). Auch die Kulturbanane stellte eine ganzjährig verfügbare und von den Flughunden genutzte Nahrungsquelle dar; allerdings konnte deren Bedeutung für die Ernährung der nektarivoren Flughunde aufgrund der zumeist fehlenden Pollenbildung nicht über die Methode des Pollennachweises erfasst werden. Dass diese Pflanze jedoch im Nahrungsspektrum beider Flughundarten eine wichtige Rolle spielte, konnte anhand der Telemetrie und des „focal animal samplings“ an *Musa*-Infloreszenzen belegt werden (s. Kap. 3). Vor allem nach dem Verblühen von *Sonneratia caseolaris* war *Macroglossus minimus* fast ausschließlich an Bananenblüten zu finden.

In den Monaten Februar bis September wurde regelmäßig Pollen von *Eugenia spp.* im Fell von *Macroglossus minimus* nachgewiesen. Dieses Ergebnis steht im Widerspruch zu den Beobachtungen der Tiere im Zuge der Telemetrie, während der für lediglich ein Individuum der Besuch von *Eugenia*-Blüten (*Eugenia malaccensis*) nachgewiesen wurde. Auch Beobachtungen an blühenden *Eugenia spp.* erbrachten keine weiteren direkten Nachweise des Blütenbesuches durch Flughunde.

Obwohl auch bei *Eonycteris spelaea* der Pollen von *Sonneratia caseolaris* der mit Abstand am häufigsten im Fell nachgewiesene Pollentyp war, waren bei dieser Flughundart Pollen anderer Pflanzenarten (auch jene von *Musa spp.*) viel häufiger nachweisbar als auf *Macroglossus minimus*. Vor allem in den Monaten März/April und August/September wurden bei *Eonycteris spelaea* große Pollenmengen von Durian (*Durio zibethinus*) nachgewiesen. Dieser Befund

deckte sich mit den beiden Hautblütezeiten dieser Pflanze, wobei im Untersuchungsgebiet nur wenige Bäume blühten (Kap. 2).



**Abb. 13 A & B:** Jahresverlauf der Ressourcennutzung. Präsenz der Pollentypen in den Pollenproben (n=617) aus Fellabstreifungen der beiden Flughundarten *Macroglossus minimus* (Darstellung A, n=512) und *Eonycteris spelaea* (Darstellung B, n=105), nach Pollentyp getrennt. Für jeden Monat ist die Wahrscheinlichkeit angegeben, mit der ein Pollentyp in den Proben auftrat. Befanden sich in allen Proben eines Monats Pollen eines Typs, so wurde der Maximalwert 1,0 (100 %) erreicht. Monatswerte mehrerer Jahre zusammengefasst (Fangzeiträume der Jahre 1998 bis 2003). Auf der rechten Ordinate ist die Anzahl beprobter Individuen angegeben. Die Abbildungen enthalten zur besseren Vergleichbarkeit auch Pollentypen, die nur bei einer Flughundart nachgewiesen wurden. So: *Sonneratia caseolaris*, Eu: *Eugenia spp.*, Du: *Durio zibethinus*, Mu: *Musa spp.*, Ce: *Ceiba pentandra*, T1, T3, T4 und T6: nicht bestimmbarer Pollentypen. Dargestellt sind nur die Pollenfunde der Häufigkeitsklassen  $\geq 2$  (mind. 5 Pollenkörner).

### 3.4. Telemetrie

In den Jahren 2000 bis 2003 waren insgesamt 23 adulte *Macroglossus minimus* (13 männliche und 10 weibliche Tiere) mit positionssensitiven Telemetrietransmittern ausgestattet worden. Eines dieser Männchen war bereits im Jahr 1998 mit einem Sender versehen worden und wurde im Jahr 2001 erneut telemetriert. Weitere 10 adulte Individuen (5 Männchen, 5 Weibchen) waren bereits 1998 telemetriert worden. Die Daten dieser Tiere flossen in die Auswertungen mit ein, so dass für 33 adulte *Macroglossus minimus* (18 männliche und 15 weibliche Tiere) in 147 Nächten Telemetriedaten erhoben wurden. Da regelmäßig mehr als ein Tier zur gleichen Zeit mit einem Sender ausgestattet worden war, wurden im Mittel pro Nacht zu  $2,3 \pm 1,3$  Individuen Daten aufgenommen (insgesamt 338 „Individuennächte“). Der ebenfalls im Untersuchungsgebiet vertretene *Eonycteris spelaea* wurde nicht telemetriert.

Die Tiere behielten den Sender im Mittel für  $15,4 \pm 14,2$  d ( $n=23$ , nur für Tiere mit Halsbandsender bzw. bekanntem Abwurfzeitpunkt eines aufgeklebten Senders). Bei einigen Individuen mit aufgeklebten Sendern ( $n=14$ ) konnte der Abwurfzeitpunkt nicht präzise bestimmt werden, zumal manche Sender nicht wieder gefunden wurden. 2 Individuen wurden ein weiteres Mal, 1 Individuum sogar 2 weitere Male mit Sendern ausgestattet um die Telemetrie über längere Zeiträume zu ermöglichen.

#### 3.4.1. Nutzung von Quartieren

Im Gegensatz zu *Macroglossus minimus* war *Eonycteris spelaea* nicht im Untersuchungsgebiet resident. Der nächstgelegene bekannte Tagesschlafplatz dieser Art befand sich nach Start (1974) in einem 46 km (Luftlinie) südöstlich des Untersuchungsgebiets liegenden Höhlensystem. Da die Tiere nicht telemetriert worden waren, konnte dies nicht überprüft werden; während des gesamten Untersuchungszeitraums gab es keine Zufallsfunde von Tages- oder Nachtquartieren dieser Art.

##### *Tagesquartiere*

Einschließlich der Daten aus 1998 wurden 137 Tagesschlafplätze von 15 *Macroglossus minimus* identifiziert (Mittel:  $9,1 \pm 8,6$ ), in welchen die Flughunde eindeutig gesichtet werden konnten. Für 7 weitere Individuen wurden insgesamt 13 Tagesquartiere kreuzgepeilt (Mittel:  $1,9 \pm 1,1$ ). Die Tagesschlafplätze von 11 Individuen konnten in einem Radius von etwa 2,5 km um das Untersuchungsgebiet nicht geortet und gefunden werden.

Alle Tiere waren in den Tagesquartieren ausnahmslos solitär. Einzige Ausnahme bildeten laktierende Weibchen: Jedes dieser Weibchen hing nur mit einem Jungtier zusammen in seinem Quartier. Es gab keine Weibchengruppen oder sonstige Gemeinschaftsquartiere. Die Tagesquartiere befanden sich ausnahmslos in Pflanzen; darin hing *Macroglossus minimus* relativ frei an Blättern oder kleinen Zweigen. Nie konnte ein Tier in Höhlungen irgendwelcher Art nachgewiesen werden. Jedes Individuum war in seinem Quartier gut durch Blätter von oben geschützt, insbesondere dann, wenn ein Bananenblatt genutzt wurde. Alle Quartiere waren nach unten hin geöffnet, eine Modifizierung der Quartierstruktur durch das jeweilige Tier, wie dies von einigen anderen Fledertierarten bekannt ist (Kunz et al. 1994, Bhat & Kunz 1995, Balasingh et al. 1995, Tan et al. 1997, Kunz & Lumsden 2003) fand nicht statt. *Macroglossus minimus* zeigte weder für die Höhe der Quartiere noch für eine bestimmte Pflanzenart eine erkennbare Präferenz. Tagesschlafplätze befanden sich regelmäßig in ca. 1,5 bis 15 Metern Höhe in Bananenstauden, Kokos- und Ölpalmen (*Cocos nucifera* und *Elaeis guinensis*), seltener auch in Mangostane- (*Garcinia mangostana*), Rambutan- (*Nephelium lappaceum*) und Mangobäumen (*Mangifera spp.*) sowie in *Sonneratia caseolaris*. Manche Individuen nutzten teilweise mehrere Tage in Folge dieselben Quartiere, andere hingegen wechselten ihren Quartierplatz während der Erfassungen täglich; bezüglich der Quartierstetigkeit war kein geschlechtsspezifischer Unterschied erkennbar.

Hinsichtlich der Lage der Tagesquartiere schien es zwei verschiedene Strategien zu geben: Entweder befand sich das Tagesquartier eines Individuums innerhalb seines nächtlichen, zur Nahrungssuche genutzten Aktionsraums, oder aber weit von diesem entfernt. Letzteres traf zum einen für die 11 Individuen (6 Männchen, 5 Weibchen) zu, deren Tagesquartiere überhaupt nicht gefunden werden konnten, zum anderen für 6 weitere Individuen (2 Männchen, 4 Weibchen), deren weit entfernt liegende Tagesschlafplätze entdeckt wurden. Durchschnittlich betrug bei jedem dieser 6 Tiere die Entfernung von seinem Tagesquartier zum Zentrum seines nächtlichen Aktionsraums  $1,6 \pm 0,7$  km (Männchen  $1,7 \pm 0,8$  km, Weibchen  $1,5 \pm 0,7$  km). Insgesamt hatten somit 17 Individuen (9 Weibchen und 8 Männchen) ihre jeweiligen Tagesschlafplätze in zum Teil beträchtlicher Entfernung zu ihren nächtlichen Aktionsräumen, wobei geschlechtsspezifische Unterschiede nicht zu erkennen waren. Ein sowohl 1998 als auch 2001 telemetriertes Männchen hatte alle seine nachgewiesenen Tagesquartiere in einem Areal von etwa 50 m Durchmesser, welches immerhin 2,3 km vom Zentrum seines nächtlichen Aktionsraums entfernt lag. Mit Ausnahme der säugenden Weibchen kehrte keines der telemetrierten Tiere während der Nacht in sein Tagesquartier zurück; die Tagesquartiere wurden also ausschließlich als Tagesschlafplätze genutzt. Nach dem Abflug aus seinem Tagesquartier besuchte keines der telemetrierten Tiere auf dem Weg in seinen nächtlichen Aktionsraum Blüten, der Flug erfolgte direkt und ohne Unterbrechungen. Gleiches galt für den Rückflug in ein Tagesquartier am Morgen. Das bereits 1998 telemetrierte Männchen legte die über 2 km lange Distanz zwischen seinem Tagesquartier und seinem Aktionsraum in wenig mehr als 5 Minuten zurück. Folglich mussten die nicht aufgefundenen Tagesquartiere ( $n=11$  Individuen) noch weiter als 2,5 km von den nächtlichen Aktionsräumen dieser Tiere entfernt gewesen sein.

#### *Nachtquartiere*

Für 21 der zwischen 2000 und 2003 telemetrierten *Macroglossus minimus* konnten insgesamt 734 Nachtquartiere gefunden werden (im Mittel pro Individuum  $35,0 \pm 36,4$ ). Da die Nachtquartiere häufig nur für wenige Minuten genutzt wurden, war die Suche nach einem Tier in seinem Nachtquartier oftmals nicht möglich. Dennoch wurden die Tiere in 220 Fällen (30,0 % aller registrierten Nachtquartiere) in ihren Nachtquartieren gefunden. Auch bei allen der bereits 1998 telemetrierten Individuen waren Nachtquartiere gefunden worden. Die nächtlichen Ruheplätze waren – wie die Tagesquartiere – ausnahmslos in Pflanzen, wobei das Pflanzenspektrum etwa dem der Tagesquartiere entsprach. Im Gegensatz zu letzteren lagen die Nachtquartiere eines Individuums ohne Ausnahme innerhalb des von diesem Individuum für die Nahrungssuche genutzten Areals. Einzige Ausnahme hiervon waren säugende Weibchen, sofern ihre Tagesquartiere außerhalb ihrer nächtlichen Aktionsräume lagen. In diesem Fall flog jedes der säugenden Weibchen mehrmals im Nachtverlauf zu seinem Jungtier. Bis auf diese Weibchen-Jungtier Zweiergruppen waren alle Individuen in ihren Nachtquartieren – wie schon in den Tagesquartieren – ausnahmslos solitär. Keines der Nachtquartiere war identisch mit einem Tagesquartier (einzige Ausnahme: die Quartiere laktierender Weibchen).

#### **3.4.2. Nächtliche Aktionsräume und Raumnutzung**

In den Jahren 2000 bis 2003 wurden insgesamt 2069 (Mittel  $90,0 \pm 78,1$ ) Raumpositionen der 23 telemetrierten *Macroglossus minimus* aufgezeichnet. Für 4 dieser Individuen war es nicht möglich, eine für die Berechnung ihrer nächtlichen Aktionsräume ausreichende Anzahl an Positionsdaten zu erhalten, da diese Tiere ihre Sender zu früh abgeworfen hatten. In die Berechnung der Aktionsräume flossen pro Individuum im Mittel  $102,3 \pm 67,9$  ( $n=19$ , 12 Männchen, 7 Weibchen) Positionsbestimmungen ein. Im Mittel waren dies pro Individuum  $74,6 \pm 39,2$  Aktivitätskreuzpeilungen (Tier aktiv) sowie Kreuzpeilungen und Sichtungen in seinen Nachtquartieren ( $n=19$  Individuen) sowie  $43,8 \pm 36,7$  Sichtbeobachtungen beim Blütenbesuch oder beim Flug zwischen Nahrungspflanzen ( $n=12$  Individuen). Im Jahr 1998 waren Positionsdaten zu weiteren 4 Individuen (je 2 Männchen und Weibchen) erhoben worden, sodass für

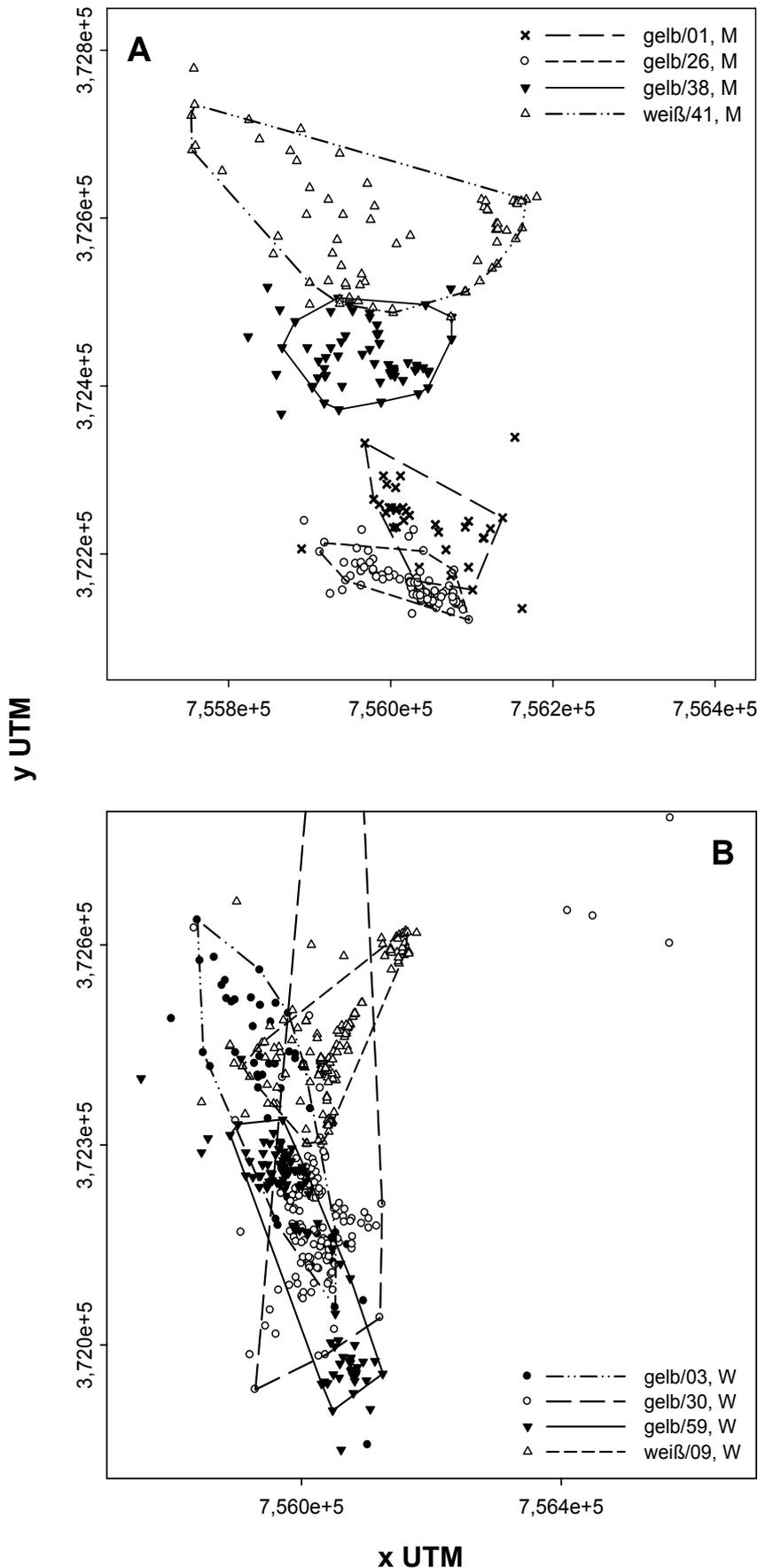
insgesamt 23 Individuen (14 Männchen und 9 Weibchen) die Größenberechnung ihres jeweiligen Aktionsraums möglich war.

Die nächtlichen Aktionsräume von *Macroglossus minimus* hatten im Mittel eine Flächenausdehnung (MCP 95 %) von  $4,7 \pm 4,8$  ha ( $n=23$ ). Die Aktionsräume der Männchen (Mittel:  $2,4 \pm 2,2$  ha,  $n=14$ ) waren dabei hoch signifikant kleiner als die der Weibchen, welche durchschnittlich  $8,3 \pm 5,6$  ha ( $n=9$ ) maßen (t-Test,  $t=-3,547$ ,  $df=21$ ,  $p=0,002$ ). Folglich hatten die Weibchen durchschnittlich einen 3,5 Mal größeren Aktionsraum als die Männchen.

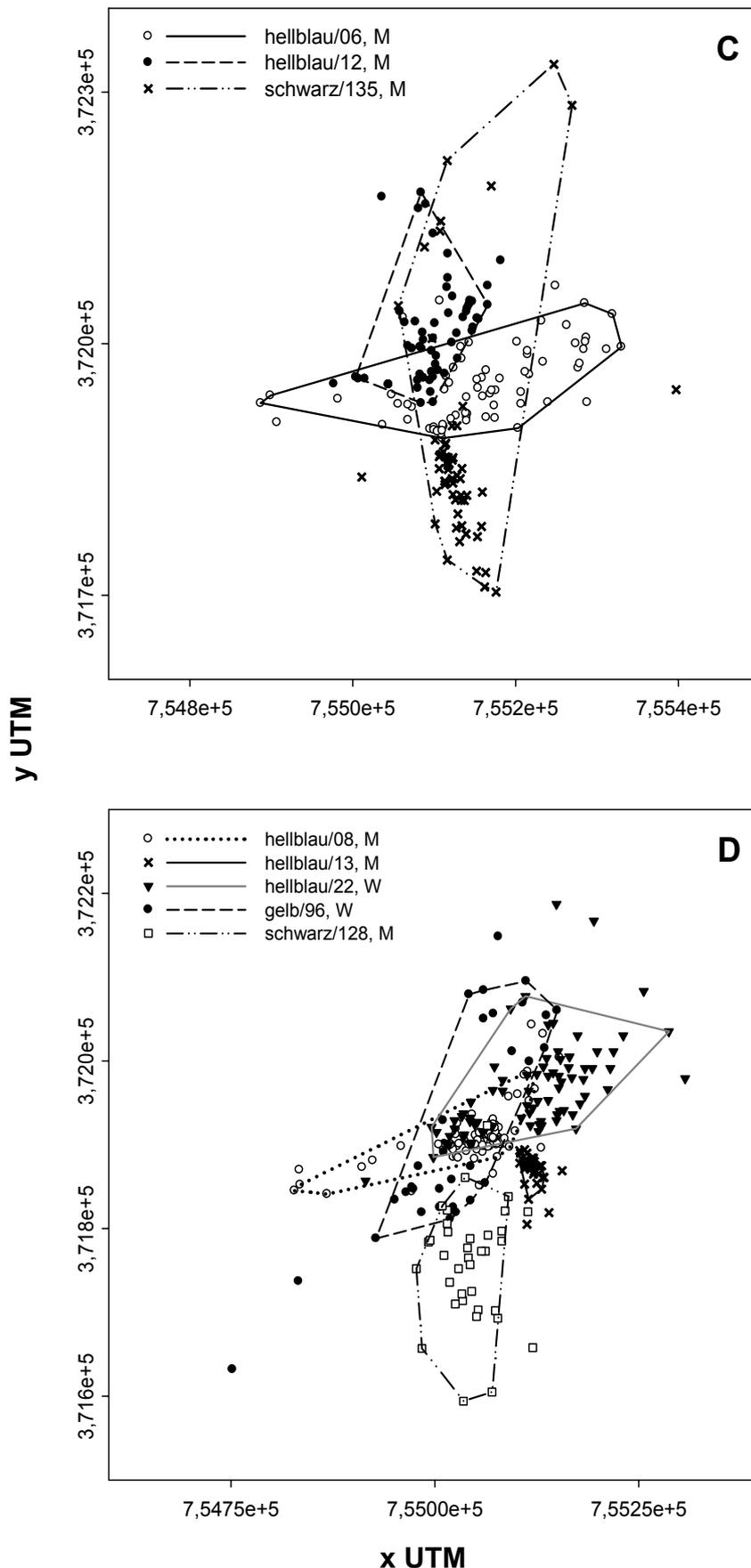
Jedes Individuum hatte einen oder mehrere Bereiche innerhalb seines Aktionsraumes, in welchen es sich während seiner Aktivitätsphasen besonders häufig aufhielt („core use areas“). Diese Aktionszentren (Cluster 85 %, berechnet ausschließlich auf Basis der Positionsfeststellungen – ohne Tages- und Nachtquartiere) waren deutlich kleiner als der gesamte Aktionsraum (MCP 95 %) des jeweiligen Tieres. Der Anteil der gesamten Clusterflächen an den Flächen der MCP 95 % betrug durchschnittlich  $29,4 \pm 0,2$  % ( $n=23$ ). Die Clusterflächenanteile an den MCP 95 % unterschieden sich nicht zwischen männlichen und weiblichen Tieren (Männchen:  $32,8 \pm 0,2$  %,  $n=14$ ; Weibchen:  $24,1 \pm 0,1$  %,  $n=9$ ; t-Test,  $t=1,059$ ,  $df=21$ ,  $p>0,05$ ).

Die Gesamtfläche der „core use areas“ betrug im Mittel  $0,9 \pm 0,8$  ha ( $n=23$ ), wobei die der Weibchen mehr als doppelt so groß wie die der Männchen war (Männchen:  $0,6 \pm 0,5$  ha,  $n=14$ ; Weibchen:  $1,4 \pm 0,9$  ha,  $n=9$ ; t-Test,  $t=-2,636$ ,  $df=21$ ,  $p<0,05$ ). Allerdings bestanden weder bezüglich der durchschnittlichen Anzahl der Cluster ( $3,1 \pm 1,4$ ,  $n=23$ ) noch der mittleren Fläche eines einzelnen Clusters ( $0,4 \pm 0,4$  ha,  $n=23$ ) signifikante geschlechtsspezifische Unterschiede (Männchen:  $2,9 \pm 1,4$ , Weibchen:  $3,3 \pm 1,4$ , t-Test,  $t=-0,679$ ,  $df=21$ ,  $p>0,05$  bzw. Männchen:  $0,3 \pm 0,4$  ha, Weibchen:  $0,5 \pm 0,5$  ha, t-Test,  $t=-1,341$ ,  $df=21$ ,  $p>0,05$ ).

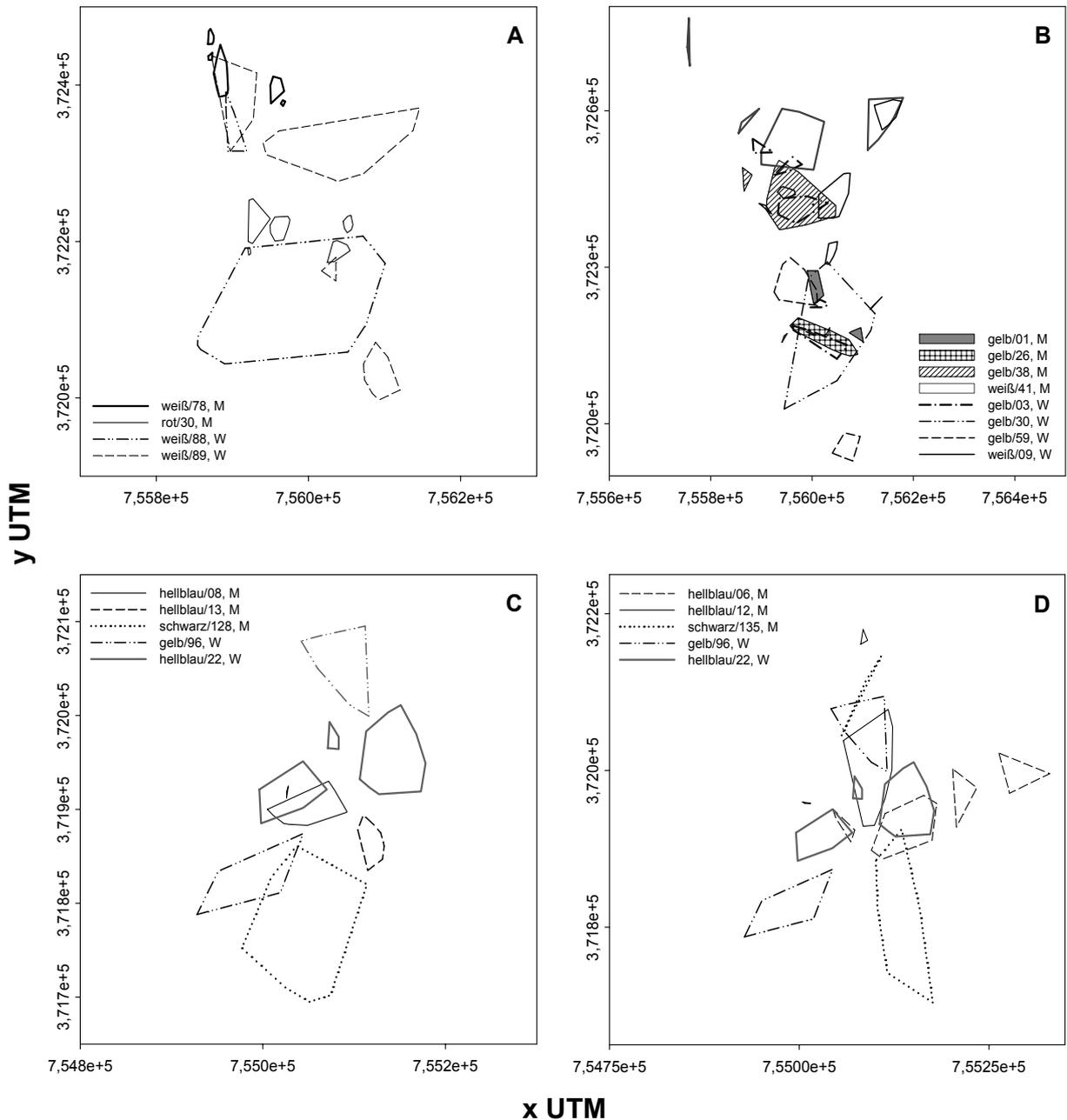
Neben den 4 Individuen, die im Jahr 1998 zeitgleich telemetriert worden waren, wurden in den Jahren 2000 und 2001 zunächst 2 Männchen, dann zusammen je 4 weitere Männchen und Weibchen, in den Jahren 2002 und 2003 zunächst ein Männchen und ein Weibchen, danach 2 weitere Männchen und mit diesen zeitlich überlappend 2 Weibchen und erneut mit diesen überlappend abschließend 3 Männchen telemetriert. Die Aktionsräume einiger dieser Tiere zeigt die Abbildung 14 A bis D. Da mit der Besenderung der letzten 3 Männchen der Abstand zu den vorigen beiden Männchen mehr als 7 Tage betrug, wurden diese als getrennte Gruppen behandelt. Hieraus entstanden insgesamt 51 mögliche Paarungen zeitgleich telemetriertes Individuen, die auf Überlappungen ihrer Aktionsräume hin untersucht wurden.



**Abb. 14 A & B:** Abbildungen von Positionen und 95 % Minimum Convex Polygonen einiger jeweils im gleichen Zeitabschnitt telemetriertes *Macroglossus minimus*. Die Darstellungen A und B enthalten die Aktionsräume von 8 gleichzeitig telemetrierten Tieren (4 Männchen und 4 Weibchen) im Zeitraum von 2000 bis 2001 im Untersuchungsgebiet. In der Darstellung B sind zum Zweck der besseren Darstellbarkeit einige Positionen des Weibchens gelb/30 im Norden des Untersuchungsgebietes nicht mit in die Darstellung aufgenommen worden; das MCP 95 % dieses Tieres ist deshalb am oberen Rand der Abbildung abgeschnitten. In der Berechnung der Polygone sind nur die Positionsfeststellungen innerhalb der nächtlichen Aktionsräume enthalten (ohne Tagesquartiere sowie ohne die im räumlichen Bereich der Tagesquartiere gelegenen Nachtquartiere der säugenden Weibchen). Die Legende enthält die Bezeichnung der Individuen (Farbe und Nummer der individuellen Markierung), hinter der Ring-Nr. steht die Geschlechtsangabe (M: Männchen, W: Weibchen). Die Achsenskalierung erfolgt entsprechend dem UTM-Raster („Universal Transverse Mercator System“, die Auflösung beträgt 1 Meter). Die UTM-Zone der Darstellung ist 47 N.



**Abb. 14 C & D:** Abbildungen von Positionen und 95 % Minimum Convex Polygonen einiger jeweils im gleichen Zeitabschnitt auf der Versuchsfäche telemetriertes *Macroglossus minimus* im Zeitraum von 2000 bis 2003: C stellt die Aktionsräume dreier männlicher Tiere, D die Aktionsräume dreier männlicher und zweier weiblicher Tiere dar. Dabei wurde in Darstellung D ein Männchen (hellblau/08) aufgenommen, das vor den anderen 4 Individuen telemetriert worden war, aber nachweislich (mehrere Sichtbeobachtungen!) während der Telemetrie dieser Tiere immer noch dieselbe Fläche nutzte. Beachte in Darstellung C die ausgeprägte räumliche Trennung der Männchen (Positionen) trotz der Überlapung der MCP 95%! Dies ist vor allem an der „perlschnurartigen“ Verteilung der Positionen im Bereich der Kontaktzone der Männchen hellblau/06 und hellblau/12 deutlich zu sehen. In der Berechnung der Polygone sind nur die Positionsfeststellungen innerhalb der nächtlichen Aktionsräume enthalten (ohne Tagesquartiere sowie ohne die im räumlichen Bereich der Tagesquartiere gelegenen Nachtquartiere der säugenden Weibchen). Die Legende enthält die Bezeichnung der Individuen (Farbe und Nummer der individuellen Markierung), hinter der Ring-Nr. steht die Geschlechtsangabe (M: Männchen, W: Weibchen). Die Achsenskalierung erfolgt entsprechend dem UTM-Raster („Universal Transverse Mercator System“, die Auflösung beträgt 1 Meter). Die UTM-Zone der Darstellung ist 47 N.



**Abb. 15 A bis D:** Abbildungen der „core use areas“ (Cluster 85 %) einiger jeweils im gleichen Zeitabschnitt telemetrierter *Macroglossus minimus*. Die Darstellungen A bis D enthalten die „core use areas“ mehrerer Gruppen gleichzeitig telemetrierter Tiere im Zeitraum von 1998 bis 2003: A: 4 bereits 1998 zeitgleich telemetrierte Individuen (je 2 Männchen und Weibchen) im Untersuchungsgebiet; B: 8 in 2000/2001 zeitgleich telemetrierte Individuen (je 4 Männchen und Weibchen) im Untersuchungsgebiet, C: 3 männliche und 2 weibliche Tiere auf der Versuchsfläche (2002/2003), D: die selben zwei weiblichen Tiere wie in C mit drei weiteren Männchen auf der Versuchsfläche (2002/2003). Dabei wurde in Darstellung C ein Männchen (hellblau/08) aufgenommen, das vor den anderen 4 Individuen telemetriert worden war, aber nachweislich (Sichtbeobachtungen!) während der Telemetrie dieser Tiere immer noch die selbe Fläche nutzte. In die Clusteranalyse sind nur Positionsfeststellungen aktiver Tiere innerhalb der nächtlichen Aktionsräume einbezogen worden (keine Quartiere!). Die Legende enthält die Bezeichnung der Individuen (Farbe und Nummer der individuellen Markierung), hinter der Ring-Nr. steht die Geschlechtsangabe (M: Männchen, W: Weibchen). Die Achsenskalierung erfolgt entsprechend dem UTM-Raster („Universal Transverse Mercator System“, die Auflösung beträgt 1 Meter). Die UTM-Zone der Darstellung ist 47 N.

Auf Grundlage der MCP 95 % kam es in nur 33,3 % der möglichen Kombinationen zu einer Überlappungen der Aktionsräume männlicher *Macroglossus minimus* mit anderen Männchen; mit den Aktionsräumen der Weibchen überlappten diese sich jedoch in 81,3 % der Fälle. Die Aktionsräume weiblicher Tiere überlappten sich in 91,7 % aller Möglichkeiten. Der Anteil der gemeinsamen Fläche an den MCP 95 % bei der Kombination Männchen – Männchen war höchst signifikant kleiner als die Überlappungsgrade der Kombinationen Weibchen – Weibchen und Männchen – Weibchen (Tab. 7). Die prozentuale Überlappung der Aktionsraumflächen der Weibchen untereinander betrug mehr als das Dreifache, die Überlappung der Aktionsräume von Männchen und Weibchen rund das Vierfache jener der Männchen untereinander. Somit überschritten sich die Aktionsräume männlicher Individuen untereinander nicht nur deutlich seltener als die von Männchen und Weibchen sowie Weibchen und Weibchen, sondern der Grad der Überlappung war zudem deutlich geringer. In Abb. 14 C sind die nächtlichen Aktionsräume dreier zeitgleich telemetriertes Männchen dargestellt, die trotz großer Überlappung der MCP 95 % räumlich stark voneinander getrennt blieben, was besonders gut an der „perlschnurartigen“ Verteilung der Positionen der beiden Männchen hellblau/06 und hellblau/12 zu erkennen ist.

Dieser Eindruck der territorialen räumlichen Abgrenzung der Männchen untereinander wird gestützt durch die geringen Überlappungsgrade ihrer „core use areas“ (Tab. 7). In nur 18,0 % aller möglichen Männchen – Männchen Kombinationen kam es überhaupt zu einer Überlappung der berechneten Cluster 85 %. Demgegenüber stehen 60,4 % Überlappungswahrscheinlichkeit der Cluster von Männchen und Weibchen sowie 66,7 % von Weibchen untereinander. Die Abbildung 15 gibt die „core use areas“ einiger dieser zeitgleich telemetrierten Individuen wieder. Der Überlappungsgrad der Cluster von Männchen untereinander war zudem mit nur 0,8 % der Flächen der „core use areas“ sehr gering. Die mittlere Überlappung der „core use areas“ der Weibchen untereinander betrug bereits das 6,4-fache, die der Männchen mit den Weibchen das 18,8-fache; diese Unterschiede sind hoch signifikant (Tab. 7).

Obwohl die Cluster 85 % bei den Weibchen über eine sehr große Fläche verteilt waren und nur einen kleinen Teil der Aktionsräume ausmachten, überlappten die „core use areas“ der Männchen trotz ihrer wesentlich kleineren Aktionsräume viel stärker mit denen der Weibchen, als das bei allen anderen Gruppierungen der Fall war.

**Tab. 7:** Überlappungen der Aktionsräume (MCP 95 %) und der „core use areas“ (Cluster 85 %) von *Macroglossus minimus* mit anderen Individuen; mehrere Gruppen gleichzeitig telemetriertes Tiere im Zeitraum von 1998 bis 2003. Angegeben sind die Mittelwerte und die Standardabweichungen (SD) der prozentualen Anteile der Überlappungen an den Aktionsräumen und „core use areas“ aller möglichen Kombinationen sowie die Ergebnisse der Vergleiche über Mann-Whitney U-Tests unter Angabe der U- und Z-Werte und der Signifikanzniveaus (p). In der Berechnung der MCP 95 % sind nur die Positionsfeststellungen innerhalb der nächtlichen Aktionsräume enthalten (ohne Tagesquartiere und ohne die Nachtquartiere der säugenden Weibchen), in die Berechnung der Cluster 85 % gingen nur Positionsfeststellungen aktiver Tiere ein (keine Quartiere). M: Männchen, W: Weibchen

	Kombination	n	Mittel Überlappung [%]	SD	U	Z	p
MCP 95 %	M – M	24	9,7	0,17	73,00	-3,395	<0,001
	W – W	16	33,8	0,21			
	M – M	24	9,7	0,17	162,00	-3,653	
	M – W	31	38,6	0,32			
Cluster 85 %	M – M	24	0,8	0,02	89,00	-3,114	<0,01
	W – W	16	5,0	0,09			
	M – M	24	0,8	0,02	214,00	-2,929	
	M – W	31	14,9	0,25			

Demnach verfügten die in Kampong Kuantan telemetrierten Männchen von *Macroglossus minimus* über Mechanismen, mittels derer sie sich räumlich voneinander abgrenzen konnten. Selbst wenn sich die 95 % Polygone einzelner Männchen erheblich überschneiden (Abb. 14 B),

zeigte sich eine klar erkennbare räumliche Abgrenzung in der Verteilung der festgestellten Positionen der Tiere (Punktemuster).

Bei keinem telemetrierten *Macroglossus minimus*, bei dem die Größe und Lage seines nächtlichen Aktionsraums bestimmt wurde, verschob sich dieser innerhalb des Erfassungszeitraumes. Dabei waren diese Areale relativ fest umrissen und wurden zumindest von einigen Tieren über lange Zeiträume hinweg genutzt, was anhand der Wiederfänge dieser Tiere im engen Radius um die vorherigen Fangstellen deutlich wird. Das insgesamt mit 17 gewerteten Erfassungen am häufigsten gefangene Männchen hellblau/08 blieb seinem telemetrisch erfassten Territorium über mindestens 11 Monate treu (erste Erfassung: 6.03.02, letzte Erfassung kurz vor dem Ende der Feldarbeiten: 5.02.03, 336 d). Gleiches galt für die ebenfalls häufig gefangenen Männchen gelb/38 (25.06.00 – 20.11.02: 878 d) hellblau/13 (6.03.02 – 26.01.03, 326 d) sowie weiß/41 (6.7.00 – 24.01.01, 202 d). Es kam jedoch vor, dass die Tiere von Nacht zu Nacht andere „core use areas“ nutzten. Die Verschiebung dieser Aktionszentren stand stets im Zusammenhang mit den in den jeweiligen Nächten verfügbaren Nahrungsressourcen.

### 3.4.3. Zeitbudgets und Aktivitätsmuster

In den Jahren 2000 bis 2003 wurden zu 20 (12 Männchen, 8 Weibchen) der besenderten adulten *Macroglossus minimus* aktivitätsbezogene Daten erhoben. Mit den Ergebnissen zu 6 weiteren Individuen (je 3 Männchen und Weibchen) aus dem Jahr 1998 wurden somit aktivitätsbezogene Daten von insgesamt 26 Tieren (15 Männchen, 11 Weibchen) in 77 Nächten erhoben, wobei nur für 23 Tiere (14 Männchen, 9 Weibchen) zumindest stundenweise vollständige Aktivitätsprotokolle erstellt werden konnten. Für 18 dieser Individuen (11 Männchen, 7 Weibchen) wurden insgesamt 55 lückenlose Aktivitätsprotokolle beginnend mit dem Abflug eines Tieres aus seinem Tagesquartier am Abend bis zur Rückkehr des Tieres in ein Tagesquartier am nächsten Morgen mit der Auflösungsgenauigkeit von 1 min aufgezeichnet. Im Mittel wurden pro Individuum  $3,1 \pm 1,6$  (Männchen: 31, Weibchen 24: Protokolle) erstellt. Für die verbleibenden 5 Individuen (3 Männchen, 2 Weibchen) war die Aufzeichnung lückenloser Protokolle nicht möglich gewesen, da entweder deren Tagesquartiere nicht gefunden wurden (also weder der Zeitpunkt des Verlassens noch der Rückkehr in dieses feststellbar war), oder der Aktivitätszustand für kurze Zeit nicht präzise erfasst werden konnte (z.B. wenn sich ein Tier kurzzeitig an der Grenze oder außerhalb des Empfangsbereiches aufhielt). Einschließlich der 55 lückenlos erfassten Nächte wurden in insgesamt 864 vollständigen Stunden aktivitätsbezogene Daten erhoben.

Die telemetrierten *Macroglossus minimus* verließen im Mittel um 19:55 Uhr  $\pm 18,3$  min (n=23 Individuen) ihre Tagesquartiere und beendeten ihre nächtliche Aktivitätsphase im Mittel um 6:41 Uhr  $\pm 12,1$  min (n=18 Individuen). Bezogen auf den Zeitpunkt des Sonnenuntergangs (SU) und Sonnenaufgangs (SA) verließen männliche Tiere ihre Quartiere im Mittel 14 min früher als weibliche Tiere (Männchen:  $28,8 \pm 3,7$  min nach SU, n=14; Weibchen:  $43,0 \pm 19,2$  min nach SU, n=9; signifikant: t-Test,  $t=-2,724$ ,  $df=21$ ,  $p<0,05$ ). Die Zeitpunkte der Rückkehr unterschied sich zwischen Männchen und Weibchen nicht (Männchen:  $36,8 \pm 7,9$  min vor SA, n=11; Weibchen:  $36,7 \pm 5,2$  min vor SA, n=7). Bezogen auf den Zeitpunkt der astronomischen Dämmerung (AD) verließen die telemetrierten Männchen ihre Tagesquartiere im Mittel 15 min früher als die telemetrierten Weibchen (Männchen:  $43,8 \pm 5,4$  min vor AD, n=14; Weibchen:  $28,9 \pm 18,6$  min vor AD, n=9; hoch signifikant: t-Test,  $t=2,862$ ,  $df=21$ ,  $p<0,01$ ). Die Rückkehr der Männchen war fast identisch mit der der Weibchen (Männchen:  $35,5 \pm 7,2$  min nach AD, n=11; Weibchen:  $34,9 \pm 5,4$  min nach AD, n=7).

Während *Macroglossus minimus* also bereits 30 min nach SU bzw. 44 min vor AD beim Blütenbesuch beobachtet werden konnte, wurden die ersten im Gebiet ankommenden *Eonycteris spelaea* erst viel später erfasst.

Bei *Macroglossus minimus* betrug die durchschnittliche Zeitdauer vom Verlassen eines Tagesquartiers am Abend bis zur Rückkehr in ein Tagesquartier am nächsten Morgen (TQ bis TQ)  $650,1 \pm 43,5$  min ( $n=18$  Individuen,  $n=55$  vollständige Nächte). Männchen waren dabei 11 min länger außerhalb ihrer Tagesschlafplätze als Weibchen, dieser Unterschied ist signifikant (Tab. 8).

Innerhalb dieses Zeitraums waren die telemetrierten Tiere durchschnittlich  $260,3 \pm 72,8$  min ( $n=18$  Individuen,  $n=55$  vollständige Nächte) flugaktiv. Die Zeit, in welcher sich die Tiere in Nachtquartieren befanden, betrug entsprechend im Mittel  $389,8 \pm 68,8$  min ( $n=18$  Individuen). Dabei unterschieden sich die beiden Geschlechter höchst signifikant hinsichtlich ihrer Aktivitätsbudgets und hoch signifikant hinsichtlich ihrer Ruhebudgets (Tab. 8). Männchen waren zum einen 52 % flugaktiver als Weibchen, zum anderen wechselten Männchen im gesamten Nachtverlauf auch 61 % häufiger zwischen Aktivitäts- und Ruhephasen als Weibchen. Die Weibchen verbrachten pro Ruhephase durchschnittlich 6,6 min oder 78 % mehr Zeit in ihren Nachtquartieren, als dies die Männchen taten (Tab. 8).

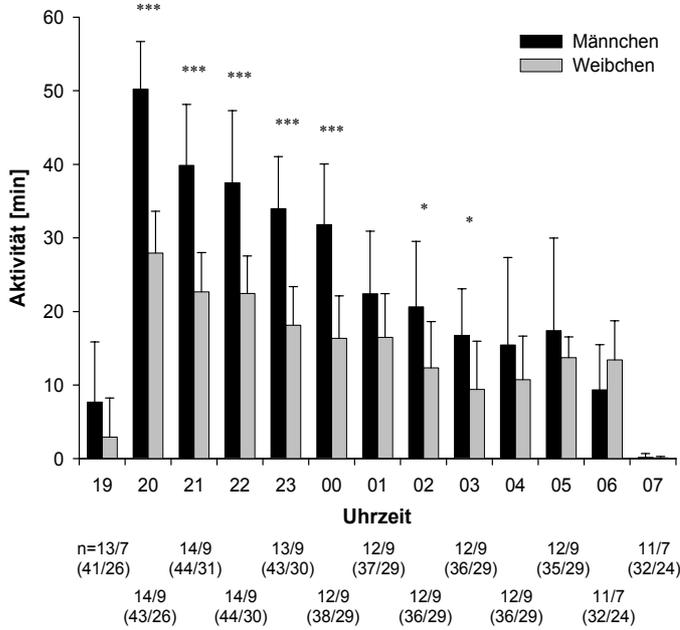
**Tab. 8:** Übersicht über die geschlechtsspezifischen Unterschiede der Zeitbudgets und Aktivitätsmuster von *Macroglossus minimus*. Dargestellt sind die Ergebnisse der Aktivitätstelemetrie aus 55 Nächten, in denen sämtliche Flugaktivitäts- und Ruheereignisse der telemetrierten Individuen lückenlos mit der Auflösungsgenauigkeit von 1 min erfasst wurden. Werte zunächst für jedes Individuum gemittelt. Angegeben sind die Zeitdauer von Verlassen eines Tagesquartiers (TQ) bis zum Wiederaufsuchen eines TQ am nächsten Morgen (TQ bis TQ [min]), die Summe der nächtlichen Flugaktivität (Gesamte Aktivität [min]) und Ruhephasen (Gesamte Ruhe [min]) sowie die mittlere Dauer einer einzelnen Aktivitäts- (Dauer Aktivitätsphase [min]) und Ruhephase (Dauer Ruhephase [min]). Außerdem ist die gesamte Anzahl der Flugaktivitätsphasen (n Aktivitätsphasen) im Nachtverlauf angegeben. Die Anzahl der Ruhephasen ergibt sich aus der Anzahl der Aktivitätsphasen: n Aktivitätsphasen minus 1 (die „letzte“ Ruhephase, d.h. der Eintritt in ein Tagesquartier, wurde nicht als Ruhephase gewertet). SD: Standardabweichung. Angegeben sind die Ergebnisse der t-Test mit t-Wert (t), Anzahl der Freiheitsgrade (df) und Signifikanzniveau (p).

	Geschlecht	n	Mittel	SD	t	df	p
TQ bis TQ [min]	M	11	654,4	9,1	-2,221	16	<0,05
	W	7	643,4	11,7			
Gesamte Aktivität [min]	M	11	300,3	65,7	-4,004	16	=0,001
	W	7	197,5	17,9			
Gesamte Ruhe [min]	M	11	354,1	64,3	3,606	16	<0,01
	W	7	445,9	22,5			
n Aktivitätsphasen	M	11	51,3	18,3	-2,713	16	<0,05
	W	7	31,9	4,8			
Dauer Aktivitätsphase [min]	M	11	6,6	2,7	-0,216	16	>0,05
	W	7	6,4	1,1			
Dauer Ruhephase [min]	M	11	8,4	4,2	3,691	16	<0,01
	W	7	14,9	2,5			

Männchen verließen also ihre Tagesquartiere früher als Weibchen und waren im Nachtverlauf insgesamt deutlich länger flugaktiv als diese. Dabei wechselten die Männchen wesentlich häufiger zwischen ihren Flugaktivitäts- und Ruhephasen als Weibchen, wobei sich nicht die durchschnittliche Dauer der einzelnen Flugphasen der Männchen, sondern die ihrer Ruhephasen von denen der weiblichen Tiere unterschied.

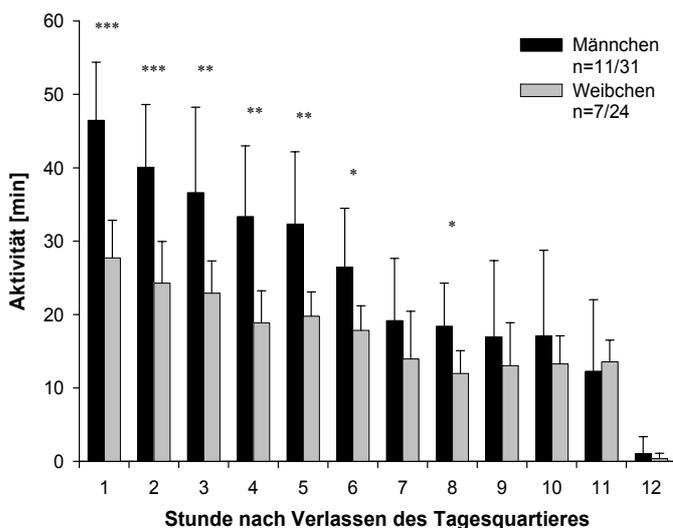
Männliche *Macroglossus minimus* flogen in jeder Stunde des Nachtverlaufes mit Ausnahme der Stunde 06 (von 6:00 bis 6:59 Uhr) deutlich länger als weibliche Tiere (Abb. 16). Diese Unterschiede waren vor allem in der ersten Nachthälfte (von 20:00 bis 00:59 Uhr) sehr ausgeprägt und in diesem Zeitabschnitt in jeder Stunde höchst signifikant. Ab 1:00 Uhr wurden die stündlichen Unterschiede der Flugaktivität geringer. In der Stunde 20 flogen die telemetrierten Männchen im Mittel  $50,2 \pm 6,5$  min ( $n=14$ ), waren also über 83 % dieser Stunde aktiv. Demgegenüber flogen die telemetrierten Weibchen nicht einmal eine halbe Stunde lang (Mittel: 27,9

$\pm 5,7$  min,  $n=9$ ). Die Aktivität beider Geschlechter nahm danach zunächst kontinuierlich von Stunde zu Stunde ab; in der Stunde 03 hatten die Weibchen (Mittel:  $9,4 \pm 6,5$  min,  $n=9$ ), in der Stunde 04 die Männchen (Mittel:  $11,9 \pm 10,7$  min,  $n=12$ ) die geringste Aktivität. Anschließend nahm die Aktivität erneut geringfügig zu, bevor die Tiere in ihre Tagesquartiere flogen.



**Abb. 16:** Stündliche Flugaktivität von *Macroglossus minimus* nach Männchen und Weibchen getrennt, beginnend mit 19:00 Uhr. Ergebnisse der Aktivitätstelemetrie von  $n=23$  Individuen (14 Männchen, 11 Weibchen). Gewertet wurden alle Aktivitätsprotokolle mit lückenlos erfassten Stunden (auch unvollständige Nächte). Dargestellt ist die mittlere kumulierte Flugaktivität in Minuten pro Stunde des Nachtverlaufes (maximal 60 min). Unter der Abszisse sind die Anzahl der in der jeweiligen Stunde telemetrierten Männchen und Weibchen (M/W) sowie (in Klammern) die Anzahl der für die jeweilige Nachtstunde vollständigen Aktivitätsprotokolle von Männchen und Weibchen (M/W) dargestellt. Signifikante Unterschiede sind markiert: \*:  $p<0,05$ , \*\*\*:  $p<0,001$ ; Ergebnisse der stundenbasierten Vergleiche der Aktivität von Männchen und Weibchen mittels t-Tests.

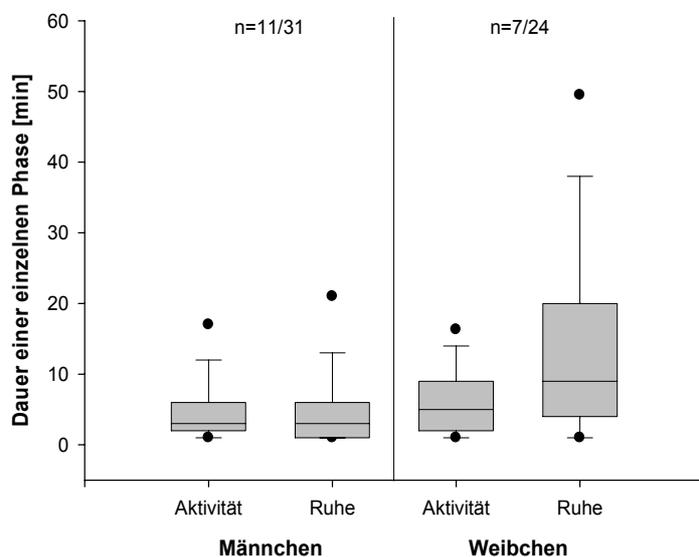
Abbildung 17 zeigt den Vergleich der Aktivitätsbudgets der beiden Geschlechter unabhängig von der jahreszeitlichen Verschiebung des Sonnenstandes (Zeitpunkt, an dem ein Individuum sein Tagesquartier verließ, wurde als „0“ definiert).



**Abb. 17:** Stündliche Flugaktivität von *Macroglossus minimus* nach Männchen und Weibchen getrennt, beginnend mit dem Zeitpunkt des Verlassens der Tagesquartiere (individueller Zeitpunkt „0“, Beginn der Stunde „1“). Ergebnisse der Aktivitätstelemetrie von  $n=18$  Individuen (11 Männchen in 31 Nächten und 7 Weibchen in 24 Nächten). Gewertet wurden ausschließlich Aktivitätsprotokolle, die lückenlos vom Verlassen eines Tagesquartiers bis zur Rückkehr in ein Tagesquartier am nächsten Morgen erstellt wurden (nur vollständige Nächte). Dargestellt ist die mittlere kumulierte Flugaktivität in Minuten je fortlaufender Stunde nach Verlassen des Tagesquartiers. Signifikante Unterschiede sind markiert: \*:  $p<0,05$ , \*\*:  $p<0,01$ , \*\*\*:  $p<0,001$ ; Ergebnisse der stundenbasierten Vergleiche der Aktivität von Männchen und Weibchen mittels t-Tests.

Die telemetrierten Tiere waren in der ersten Stunde nach Verlassen ihrer Tagesquartiere am flugaktivsten (Abb. 17). Die Aktivität nahm dann von einer fortlaufenden Stunde zur nächsten kontinuierlich ab, wobei auch die Unterschiede in der stündlichen Gesamtaktivität zwischen Männchen und Weibchen geringer wurden. Dabei zeigten die Männchen über den Nachtverlauf eine deutlichere Abnahme der Aktivität als die Weibchen. Dennoch waren die Männchen in allen fortlaufenden Nachtstunden (mit Ausnahme der 11. Stunde) aktiver als die Weibchen. Die deutlichere Abnahme der Aktivität der Männchen führte dazu, dass die Weibchen den Zeitpunkt, an welchem sie 50 % ihrer gesamten nächtlichen Ruhezeit nach Verlassen des Tagesquartiers verbracht hatten, fast eine Stunde früher als die Männchen erreichten (Weibchen:  $352,4 \pm 8,7$  min,  $n=7$ ; Männchen:  $410,1 \pm 33,6$  min,  $n=11$ ); dieser Unterschied ist höchst signifikant (t-Test,  $t=4,400$ ,  $df=16$ ,  $p<0,001$ ).

Auffallend ist die enorme Streubreite der Dauer der Aktivitäts- und Ruhephasen bei beiden Geschlechtern von *Macroglossus minimus*, wobei die geringste Variabilität bei den Aktivitätsphasen der Weibchen zu finden ist (Abb. 18). Es bestehen höchst signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern sowohl bezüglich der Dauer der Aktivitätsphasen (Mann-Whitney U-Test,  $U=546598,0$ ,  $Z=-7,059$ ,  $p<0,00001$ ) als auch bezüglich der Dauer der Ruhephasen (Mann-Whitney U-Test,  $U=335855,5$ ,  $Z=-18,460$ ,  $p<0,00001$ ). Während fast jedes der telemetrierten Männchen zu Beginn der Nacht eine sehr lange, ununterbrochene Aktivitätsphase hatte, woran sich im raschen Wechsel kurze Ruhe- und Aktivitätsphasen anschlossen, war das Aktivitätsmuster aller telemetrierten Weibchen sehr viel regelmäßiger und von Beginn der Nacht an von langen Ruhephasen geprägt. Bei den Männchen kamen erst in der zweiten Nachthälfte regelmäßig längere Ruhephasen vor (Übersicht über die Unterschiede der Aktivitätsmuster der ersten Nachtstunden und des restlichen Nachtverlaufs in Tab. 9).



**Abb. 18:** Dauer der einzelnen Aktivitäts- und Ruhephasen von *Macroglossus minimus* nach Männchen und Weibchen getrennt, beginnend mit dem Zeitpunkt des Verlassens der Tagesquartiere (individueller Zeitpunkt „0“, Beginn der Stunde „1“). Ergebnisse der Aktivitätsstemetrie von  $n=18$  Individuen (11 Männchen in 31 Nächten und 7 Weibchen in 24 Nächten). Gewertet wurden ausschließlich Aktivitätsprotokolle, die lückenlos vom Verlassen eines Tagesquartiers bis zur Rückkehr in ein Tagesquartier am nächsten Morgen erstellt wurden (nur vollständige Nächte). Alle Aktivitäts- und Ruhephasen aller Individuen kumuliert dargestellt. Aktivitäts- und Ruhephasen in Minuten. Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil.

Während die Aktivitätsmuster der telemetrierten Männchen von der Mondphase beeinflusst wurden, war bei den Weibchen keine diesbezügliche Veränderung zu erkennen. Die Aktivitätsmuster der Männchen unterschieden sich zwischen Vollmondnächten und Neumondnächten (Gruppe 1 „Vollmond“: zunehmender Halbmond über Vollmond bis abnehmender Halbmond,  $n=14$  Aktivitätsprotokolle; Gruppe 2 „Neumond“: abnehmender Halbmond über Neumond bis zunehmender Halbmond,  $n=17$  Aktivitätsprotokolle) sowohl hinsichtlich der gesamten Flugaktivität und gesamten Ruhephasen als auch hinsichtlich der mittleren Dauer der einzelnen Ruhephasen signifikant (Tab. 10). Während die mittlere Dauer einer Flugaktivitätspha-

se in Vollmondnächten fast unverändert blieb, nahm die mittlere Dauer der Ruhephasen um 43 % signifikant zu. Die gesamte Flugaktivität der Männchen im Nachtverlauf war in Vollmondnächten im Mittel fast eine Stunde bzw. 17 % kürzer als in Neumondnächten.

**Tab. 9:** Vergleich der Aktivitätsmuster von männlichen und weiblichen *Macroglossus minimus* in den ersten 4 Stunden nach Verlassen des Tagesquartiers (<240 min) und der restlichen Nacht (bis zur Rückkehr des Tieres in ein Tagesquartier). Ergebnisse der Aktivitätstelemetrie von n=18 Individuen (11 Männchen in 31 Nächten und 7 Weibchen in 24 Nächten). Gewertet wurden ausschließlich Aktivitätsprotokolle, die lückenlos vom Verlassen eines Tagesquartiers am Abend bis zur Rückkehr in ein Tagesquartier am nächsten Morgen erstellt wurden (nur vollständige Nächte). Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichungen (SD) von folgenden Aktivitätsparametern: Mittlere Dauer und Anzahl der Aktivitäts- und Ruhephasen sowie die gesamte kumulierte Aktivität und Ruhezeit. Außerdem sind die Ergebnisse des paarweisen Vergleichs über t-Tests für verbundene Stichproben unter Angabe der t-Werte und der Signifikanzniveaus (p) dargestellt. Die Anzahl der Freiheitsgrade betrug bei allen Vergleichen der Männchen df=10, bei allen Vergleichen der Weibchen df=6.

	Abschnitt	Männchen				Weibchen			
		Mittel	SD	t	p	Mittel	SD	t	p
Dauer Aktivitätsphase [min]	< 240 min	8,4	3,8	3,908	<0,01	6,9	1,5	1,667	>0,05
	≥ 240 min	5,6	1,9			6,4	1,0		
Dauer Ruhephase [min]	< 240 min	4,1	1,7	-4,285	<0,01	10,8	3,4	-4,888	<0,01
	≥ 240 min	12,4	7,4			18,9	3,0		
Gesamte Aktivität [min]	< 240 min	151,5	32,0	0,417	>0,05	91,6	11,8	-1,735	>0,05
	≥ 240 min	146,7	43,6			106,8	16,2		
Gesamte Ruhe [min]	< 240 min	83,0	31,4	-13,880	<0,00001	146,0	11,6	-24,724	<0,00001
	≥ 240 min	271,1	45,7			299,9	15,9		
n Aktivitätsphasen	< 240 min	21,2	6,3	-3,351	<0,01	14,2	3,6	-2,162	>0,05
	≥ 240 min	29,6	12,8			16,9	1,9		
n Ruhephasen	< 240 min	21,5	6,3	-3,073	<0,05	15,0	3,6	-1,347	>0,05
	≥ 240 min	29,2	12,6			16,7	1,9		

**Tab. 10:** Vergleich der Aktivitätsmuster von männlichen und weiblichen *Macroglossus minimus* in Vollmondnächten (Vollmond) und Neumondnächten (Neumond). Ergebnisse der Aktivitätstelemetrie von n=18 Individuen (Männchen: Gesamt: 11 Individuen in 31 Nächten, Vollmond: 8 Tiere, 14 Aktivitätsprotokolle, Neumond: 7 Tiere, 17 Aktivitätsprotokolle, 4 Individuen sowohl bei Vollmond als auch Neumond telemetriert; Weibchen: Gesamt: 7 Individuen in 24 Nächten, Vollmond: 5 Tiere mit 11 Aktivitätsprotokollen, Neumond: 5 Tiere mit 13 Aktivitätsprotokollen, 3 Individuen sowohl bei Vollmond als auch Neumond telemetriert). Gewertet wurden ausschließlich Aktivitätsprotokolle, die lückenlos vom Verlassen eines Tagesquartiers bis zur Rückkehr in ein Tagesquartier am nächsten Morgen erstellt werden konnten (nur vollständige Nächte). Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichungen (SD) von folgenden Aktivitätsparametern: Mittlere Dauer der Aktivitäts- und Ruhephasen, die Anzahl der Aktivitätsphasen sowie die gesamte kumulierte Aktivität und Ruhezeit. Außerdem sind die Ergebnisse der t-Tests unter Angabe der t-Werte und der Signifikanzniveaus (p) dargestellt. Die Anzahl der Freiheitsgrade betrug bei allen Vergleichen der Männchen df=29, bei allen Vergleichen der Weibchen df=22.

	Abschnitt	Männchen				Weibchen			
		Mittel	SD	t	p	Mittel	SD	t	p
Dauer Aktivitätsphase [min]	Vollmond	5,9	3,0	0,228	>0,05	6,6	1,3	-0,113	>0,05
	Neumond	5,7	1,6			6,7	1,6		
Dauer Ruhephase [min]	Vollmond	8,1	3,6	2,094	<0,05	15,5	3,7	-0,198	>0,05
	Neumond	5,7	2,9			15,8	2,7		
Gesamte Aktivität [min]	Vollmond	282,9	69,9	-2,159	<0,05	198,3	31,1	0,179	>0,05
	Neumond	341,9	80,2			195,9	32,7		
Gesamte Ruhe [min]	Vollmond	377,4	65,1	2,523	<0,05	443,7	37,9	-0,319	>0,05
	Neumond	309,9	80,8			448,2	32,7		
n Aktivitätsphasen	Vollmond	54,4	17,0	-1,194	>0,05	31,3	5,8	0,573	>0,05
	Neumond	61,8	17,6			29,9	5,7		

In den Vergleichen in Tab. 10 sind einige Tiere entweder nur in Voll- oder Neumondnächten, andere sowohl in Voll- als auch Neumondnächten vertreten. Der Vergleich der gesamten Aktivitäts- und Ruhezeiten nur jener 4 Männchen und 3 Weibchen, die sowohl in Voll- als auch Neumondnächten telemetriert worden waren, ergab ebenfalls nur für die männlichen *Macroglossus minimus* signifikante Unterschiede zwischen Voll- und Neumondnächten (Chi-Quadrat Test mit Yates-Korrektur,  $\chi^2=4,89$ ,  $df=1$ ,  $p<0,05$ ).

### 3.5. Räumliche und zeitliche Muster der Nahrungsressourcennutzung

#### 3.5.1. Erkenntnisse aus der Telemetrie

Mit Ausnahme von 2 Männchen wurde jedes der telemetrierten Individuen zweifelsfrei sowohl an Blütenständen der Kulturbanane (*Musa x paradisiaca*) als auch im Bereich der *Sonneratia caseolaris*-Bestände am Flussufer nachgewiesen. Während jedes telemetrierte Individuum mehrfach beim Blütenbesuch an Kulturbananen beobachtet worden war, musste an *Sonneratia caseolaris* in den meisten Fällen auf abgesicherte Triangulationen zurückgegriffen werden, da Beobachtungen an dieser Nahrungspflanze aufgrund der erschwerten Zugänglichkeit der Standorte nur selten möglich waren. In einigen Fällen gelang vom Boot aus die Beobachtung jeweils eines besondern Tieres beim Besuch von *Sonneratia*-Blüten. Die beiden oben genannten Männchen konnten während der Telemetrie nicht zweifelsfrei an *Sonneratia caseolaris* nachgewiesen werden. Dass sie trotz dieses fehlenden Nachweises während der Telemetrie dennoch Blüten von *Sonneratia caseolaris* besuchten, wurde anhand der Pollenfunde dieser Pflanze im Fell beider Tiere belegt.

Jedes der telemetrierten Tiere hatte mindestens ein Aktionszentrum (entsprechend einer „core use area“) an einer der beiden Hauptnahrungspflanzen, meist jedoch hatte jedes Tier sowohl an der Kulturbanane als auch an *Sonneratia caseolaris* Aktionszentren. Dabei besuchte es während seiner Aktivitätsphasen sehr häufig alle seine „core use areas“; oft wechselte es dabei regelmäßig zwischen Bananeninfloreszenzen und den *Sonneratia*-Beständen.

Jedes Individuum, bei dem der Besuch von *Sonneratia caseolaris* während der Telemetrie nachgewiesen worden war, zeigte bezüglich seiner zeitlich-räumlichen Verteilung folgendes Grundmuster: In den ersten Nachtstunden fand die Nahrungssuche vornehmlich an *Sonneratia caseolaris* statt. Dabei unternahm jedoch fast jedes Tier regelmäßige, aber kurze Ausflüge zu *Musa*-Infloreszenzen. Ab etwa 00:00 Uhr ging die bis dahin deutlich ausgeprägte Präferenz von *Macroglossus minimus* für *Sonneratia caseolaris* zunächst allmählich, ab etwa 02:00 Uhr dann deutlich zurück. Zum einen nahm in diesem Zusammenhang ganz generell die Flugaktivität der telemetrierten Tiere ab (Abb. 16), zum anderen besuchte nun fast jedes Tier verstärkt blühende Stauden der Kulturbanane. Nach 4:30 Uhr besuchte kein telemetriertes Tier mehr Blüten von *Sonneratia caseolaris*; die Blütenbesuchsaktivität hatte sich gänzlich hin zu *Musa x paradisiaca*, oder (in dem einzigen dokumentierten Fall) zu *Eugenia malaccensis* hin verlagert. Eines dieser Tiere (ein Männchen) hielt sich in allen Nächten, in denen es telemetriert worden war, während des gesamten Nachtverlaufs fast ausschließlich in der Flussmangrove auf, wobei es seine Flugaktivität zwischen 3:00 und 4:30 Uhr nahezu vollständig einstellte und die Zeit bis zum Wechsel in das Tagesquartier in verschiedenen Nachtquartieren verbrachte. Die beiden Männchen, für die während der Telemetrie kein Besuch von *Sonneratia caseolaris* nachgewiesen wurde (s.o.), besuchten bereits zu Anfang der Nacht überwiegend Infloreszenzen der Kulturbanane.

Jedes der telemetrierten Individuen konzentrierte sich nicht sofort nach dem Abflug aus seinem Tagesquartier auf seine im weiteren Nachtverlauf genutzten „core use areas“, sondern erst nach einer gewissen Zeit (nach etwa einer halben Stunde). In den ersten Minuten der Aktivität innerhalb seines nächtlichen Aktionsraums flog jedes Tier deutlich mehr Blütenstände von *Musa x paradisiaca* an als im weiteren Nachtverlauf. Nach dieser Phase reduzierte sich die Anzahl

der genutzten Bananeninfloreszenzen. Dabei wurden oft sogar solche Infloreszenzen ignoriert, die in enger räumlicher Nachbarschaft zu anderen, sehr intensiv vom jeweiligen Individuum genutzten Infloreszenzen lagen. Diese Beschränkung der Aktivität auf bestimmte Blütenstände änderte sich, soweit erkennbar, im weiteren Nachtverlauf nicht mehr. Jeder telemetrierte *Macroglossus minimus* nutzte sowohl an *Musa x paradisiaca* als auch an *Sonneratia caseolaris* bestimmte, individuell verschiedene „Flugpfade“, auf welchen er sich von Blüte zu Blüte oder von einer zur nächsten „core use area“ bewegte. Allerdings hielt keines der Tiere an einer „starren“ räumlichen und zeitlichen Abfolge einer bestimmten Blütenbesuchssequenz fest, sondern veränderte regelmäßig die Reihenfolge, in welcher es die einzelnen Blüten anflog. Gleiches galt für die Nutzungsabfolge der „core use areas“.

Jedes Tier besuchte die von ihm genutzten Blüten bzw. Infloreszenzen viele Male im Nachtverlauf. Oftmals landete es dabei mehrmals direkt hintereinander an einer *Musa*-Infloreszenz, ohne dazwischen andere Blüten besucht zu haben; zwischen den einzelnen Landungen flog es zumeist nur eine Schleife um die jeweilige Bananenstaude. Manchmal erfolgte der wiederholte Besuch dieser Blütenstände auch im Wechsel mit anderen Blütenständen, so dass das Tier mehrmals hintereinander zunächst an der einen, dann an der anderen Infloreszenz zur Nahrungsaufnahme landete. An *Sonneratia caseolaris* konnte *Macroglossus minimus* regelmäßig dabei beobachtet werden, wie er auch die sich im Kroneninneren befindenden, häufig unzugänglichen Blüten und solche, die nahe dem Grund oder der Wasseroberfläche hingen, besuchte.

Im Gegensatz zum Blütenbesuchsverhalten von *Macroglossus minimus* zeigte *Eonycteris spelaea* typisches „flock foraging“ (Start 1974): Diese Art trat an den Nahrungspflanzen meist zeitlich gepulst in Gruppen von 3 bis 10, selten auch mehr Individuen auf, wobei die Verweildauer der Gruppen zumeist sehr kurz war. Die Gruppen kehrten jedoch zumindest zum Teil mehrmals in einer Nacht an dieselben Stellen zurück, was anhand der wiederholten Erfassung markierter Individuen zu verschiedenen Zeitpunkten innerhalb einer Nacht zu sehen war. An *Sonneratia caseolaris* konnten diese, verglichen mit *Macroglossus minimus* deutlich größeren und schwereren Flughunde nie beim Besuch der im Kroneninneren liegenden oder tief hängenden Blüten beobachtet werden; die Besuchsaktivität der Tiere beschränkte sich auf die Blüten der Zugänglichkeitsklassen 1 und 2 (Kap. 2).

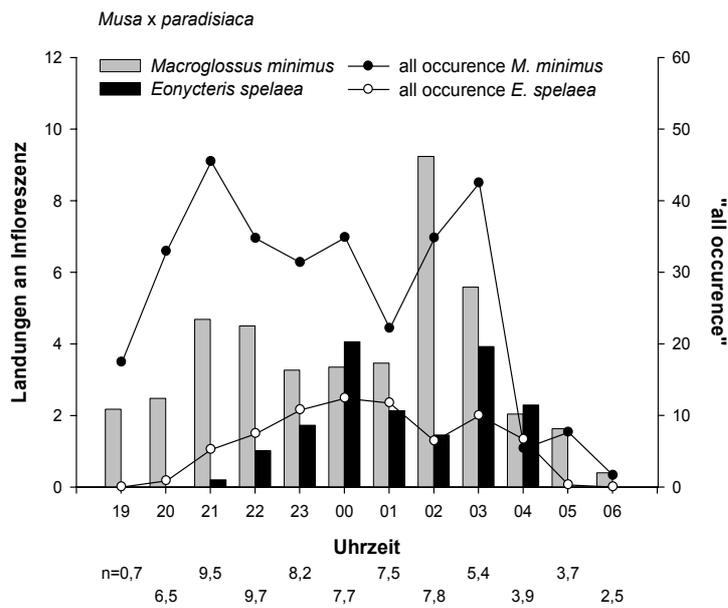
### 3.5.2. Ergebnisse der Videoaufzeichnungen

Um den zeitlichen Verlauf der Blütenbesuchsaktivität der beiden Flughundarten an den beiden Hauptnahrungspflanzen aufzuzeichnen, wurde im Untersuchungszeitraum 2000/2003 insgesamt 126,0 h Videomaterial aufgenommen (*Musa x paradisiaca*: 72,8 h, *Sonneratia caseolaris*: 53,2 h). Die nur an sehr tief hängenden *Sonneratia*-Blüten realisierbaren Aufzeichnungen wurden über den gesamten Blühverlauf (von Blütenöffnung bis zum Antherenfall) vorgenommen (n=6 Nächte). An den gut zugänglichen Infloreszenzen der Kulturbanane wurden neben 4 vollständig aufgezeichneten Nächten auch noch an 13 weiteren Terminen Aufnahmen zu verschiedenen Nachtzeiten durchgeführt.

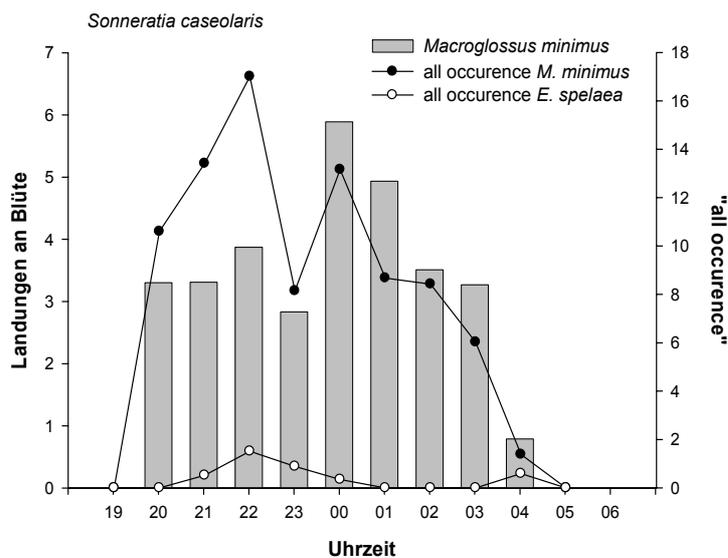
An der Kulturbanane wurden dabei 4163, an Blüten von *Sonneratia caseolaris* 592 Ereignisse mit Flughunden aufgezeichnet. Dabei entfielen an den Blütenständen der Kulturbanane 599 (14,4 %), an den Blüten von *Sonneratia caseolaris* 183 (30,9 %) der registrierten Ereignisse auf Blütenbesuche (Landungen) von Flughunden. Die Abbildungen 19 und 20 zeigen die stündliche Verteilung der Blütenbesuche während des Nachtverlaufes an diesen beiden chiropterophilen Pflanzen.

An den gefilmten, tief hängenden Blüten von *Sonneratia caseolaris* wurde kein einziger Blütenbesuch von *Eonycteris spelaea* registriert, obwohl diese Flughundart während des ganzen Jahres an den Blüten dieser Pflanze im Untersuchungsgebiet beobachtet und Pollen von *Sonneratia caseolaris* auf über 97 % aller Individuen nachgewiesen worden war (Abb. 13 B). Dass

*Eonycteris spelaea* auch in den Nächten der Videoaufzeichnungen anwesend war, zeigten die wenigen Erfassungen anderer Verhaltensweisen (Abb. 20, „all occurrence“ von *Eonycteris spelaea*). *Macroglossus minimus* erreichte sein Aktivitätsmaximum entgegen den Ergebnissen der Aktivitätstelemetrie nicht in der ersten Nachtstunde (Stunde 20, von 20:00 bis 20:59 Uhr). Dies galt sowohl bezüglich der Anzahl der Blütenbesuche, als auch bezüglich der gesamten Aktivität: Gemessen am „all occurrence“ erreichte *Macroglossus minimus* sein Aktivitätsmaximum bei der Kulturbanane erst in der Stunde 21, bei *Sonneratia caseolaris* erst in der Stunde 22. Das Maximum der Blütenbesuche lag bei *Sonneratia caseolaris* in der Stunde nach Mitternacht, bei der Kulturbanane noch zwei Stunden später.



**Abb. 19:** Stündliche Verteilung der Blütenbesuche von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* an Infloreszenzen von *Musa x paradisiaca*. Ergebnisse der Videoaufzeichnungen des Verhaltens nektarivorer Flughunde an Blüten der Kulturbanane; die Werte wurden berechnet für eine Infloreszenz mit einer geöffneten Braktee. Aufgetragen sind zum einen die Landungen der beiden Flughundarten auf einem Blütenstand (Blütenbesuch), zum anderen alle stündlich zusammengefassten aufgenommenen Verhaltensweisen der beiden Flughundarten im unmittelbaren Umfeld der Blüten („all occurrence“, einschließlich der Landungen) entsprechend dem Ethogramm (Tab. 11). Beachte die unterschiedlichen Skalierungen der Ordinaten! Unterhalb der Abszisse ist die Dauer des in der jeweiligen Stunde aufgezeichneten Videomaterials angegeben. Die erste und die letzte Stunde wurden nicht vollständig gefilmt (Dämmerung!).



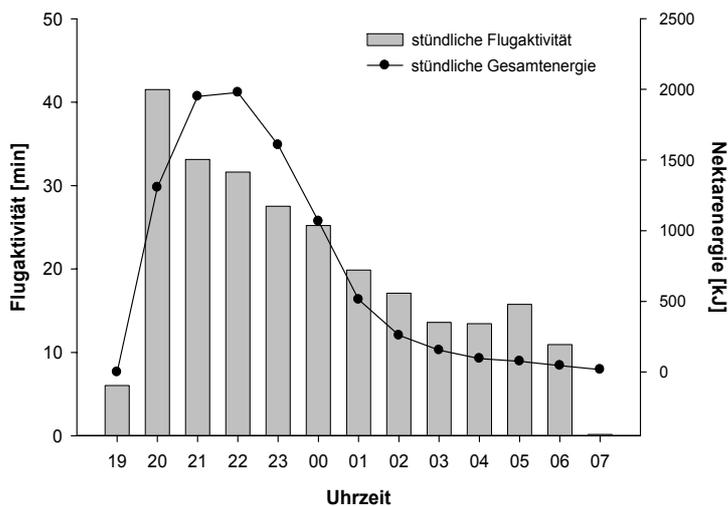
**Abb. 20:** Stündliche Verteilung der Blütenbesuche von *Macroglossus minimus* an Blüten von *Sonneratia caseolaris*. An keiner gefilmten Blüte wurden Landungen von *Eonycteris spelaea* registriert! Ergebnisse der Videoaufzeichnungen des Verhaltens nektarivorer Flughunde an *Sonneratia caseolaris* in n=6 Nächten. Aufgetragen sind zum einen die Landungen an einer Blüte (Blütenbesuch), zum anderen alle stündlich zusammengefassten aufgenommenen Verhaltensweisen der beiden Flughundarten im unmittelbaren Umfeld der Blüten („all occurrence“, einschließlich der Landungen) entsprechend dem Ethogramm (Tab. 11). Beachte die unterschiedlichen Skalierungen der Ordinaten! In allen Nächten wurde von der Anthese bis zum Antherenfall einer Blüte gefilmt. Die erste (Dämmerung!) und die letzte Stunde (Abbruch nach Verblühen) wurden nicht vollständig gefilmt.

Wie bereits bei den Netzfängen wurde *Eonycteris spelaea* auch während der Videoaufzeichnung erst wesentlich später als *Macroglossus minimus* an den Nahrungspflanzen erfasst. Das Maximum der Aktivität von *Eonycteris spelaea* lag an *Sonneratia caseolaris* (gemessen am „all occurrence“) in der Stunde 22, an der Kulturbanane (gemessen am „all occurrence“ und den Blütenbesuchen) in der Stunde nach Mitternacht.

Mit dem Rückgang der von *Sonneratia caseolaris* sezernierten Nektarvolumina und Nektarzuckermengen in der Zeit nach 2:00 Uhr ließ dort auch die Aktivität der Flughunde nach. Zeitgleich stieg die Zahl der Erfassungen von Flughunden an *Musa x paradisiaca* sprunghaft an. Diese Verlagerung des Aufenthaltsschwerpunktes bestätigte das bereits während der Telemetrie von *Macroglossus minimus* beobachtete Grundmuster der räumlich-zeitlichen Nutzung der beiden Hauptnahrungspflanzen.

### 3.5.3. Aktivität und Nektarsekretion

Die nächtlichen Verläufe der telemetrisch bestimmten stündlichen Flugaktivität von *Macroglossus minimus* (Abb. 16) und der in Kap. 2, Abb. 8 dargestellten stündlich produzierten Gesamtenergie der beiden Hauptnahrungspflanzen korrelierten höchst signifikant positiv (Pearson-Korrelation,  $r=0,865$ ,  $p<0,001$ ,  $n=13$ , Abb. 21).

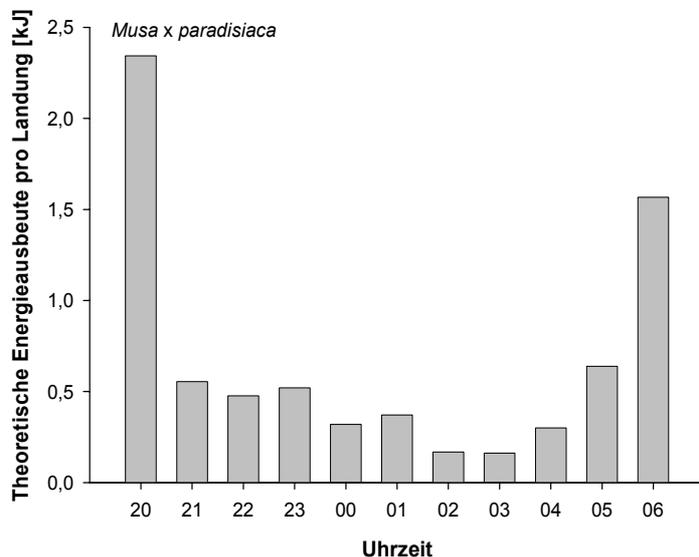


**Abb. 21:** Vergleich der telemetrisch bestimmten mittleren stündlichen Flugaktivität von *Macroglossus minimus* mit der gesamten stündlichen Nektarenergieproduktion der beiden Hauptnahrungspflanzen *Musa x paradisiaca* und *Sonneratia caseolaris*. Ergebnisse der Aktivitätstelemetrie von  $n=23$  Individuen, nicht nach Geschlecht getrennt. Gewertet wurden alle Aktivitätsprotokolle mit lückenlos erfassten Stunden (auch unvollständige Nächte). Die Werte der gesamten stündlichen Nektarenergie basieren auf den Berechnungen zur mittleren Ressourcenproduktion der beiden Hauptnahrungspflanzen im Untersuchungsgebiet (s. Kap. 2, Abb. 8).

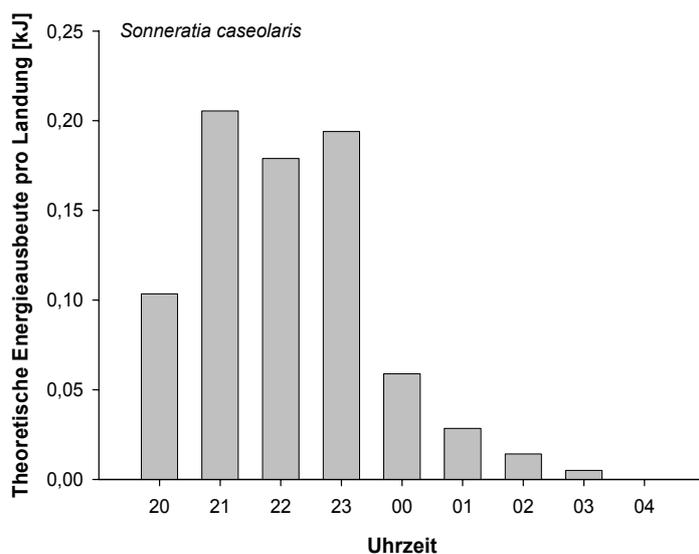
Die bei der Videoaufzeichnung als „all occurrence“ bestimmte stündliche Gesamtaktivität von *Macroglossus minimus* korrelierte mit dem Nektarsekretionsmuster der jeweils gefilmten Nahrungspflanzenart: Bei *Musa x paradisiaca* ist der Zusammenhang zwischen der von einer Blüte dieser Nahrungspflanze produzierten Nektarenergie und dem im Blütenumfeld erfassten „all occurrence“ von *Macroglossus minimus* signifikant (Pearson-Korrelation,  $r=0,595$ ,  $p<0,05$ ,  $n=13$ ), bei *Sonneratia caseolaris* hoch signifikant (Pearson-Korrelation,  $r=0,825$ ,  $p=0,002$ ,  $n=11$ ). Entgegen den Erwartungen korrelierte die aufgezeichnete mittlere stündliche Anzahl der Landungen von *Macroglossus minimus* an den Blüten weder bei *Musa x paradisiaca* (Pearson-Korrelation,  $r=0,254$ ,  $p>0,05$ ,  $n=13$ ) noch bei *Sonneratia caseolaris* (Pearson-Korrelation,  $r=0,485$ ,  $p>0,05$ ,  $n=11$ ) mit den stündlich produzierten Nektarmengen der Blüten dieser Pflanzen.

Im gesamten Nachtverlauf wurden im Mittel pro Braktee der Kulturbanane 42,8 Landungen von *Macroglossus minimus* und 17,5 Landungen von *Eonycteris spelaea* registriert (Summe: 60,3 Landungen pro Nacht und Braktee). Eine *Musa*-Infloreszenz mit einer geöffneten Braktee (durchschnittlich 12,8 Blüten) sezernierte im nächtlichen Mittel 6,5 ml Nektar mit einem Ge-

samtenergiegehalt von 24,5 kJ (durchschnittlich 12,8 Blüten pro Braktee mit einer mittleren Nektarenergieproduktion von je 1,9 kJ, s. Kap. 2). Bei 60,3 Landungen pro Braktee und Nacht hätte ein Flughund damit theoretisch pro Landung bei Ausbeutung aller Blüten eine mittlere Energieaufnahme von 0,4 kJ erreichen können (ungeachtet der Nachtzeit und der unterschiedlichen Energiegehalte des Nektars zu verschiedenen Nachtzeiten und bei vollständiger Ausbeutung des produzierten Nektars durch Flughunde). An *Sonneratia caseolaris* wurden 30,5 Flughundlandungen an einer Blüte erfasst. Bei einer mittleren nächtlichen Nektarproduktion einer Blüte von *Sonneratia caseolaris* mit einem Energiegehalt von 2,8 kJ (Kap. 2) entspräche dies (bei vollständiger Ausbeutung des produzierten Nektars durch Flughunde) einer durchschnittlichen Energieaufnahme von 0,1 kJ pro Landung an den gefilmten Blüten. Auf Grundlage dieser Berechnung müsste ein *Macroglossus minimus* zur Deckung seines Energiebedarfs von 65,8 kJ d<sup>-1</sup> (Kap. 4) jede Nacht entweder 162 Mal an blühenden Kulturbananen (verbunden mit der vollständigen Ausbeutung aller Blüten) oder 717 Mal an Blüten von *Sonneratia caseolaris* landen.



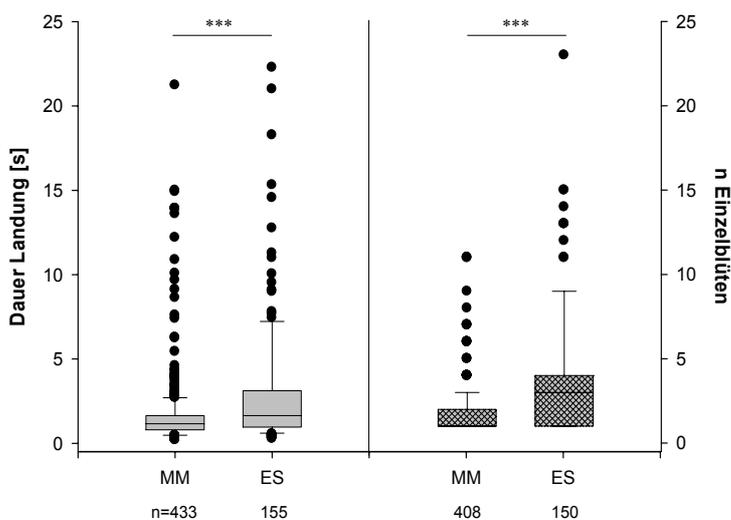
**Abb. 22:** Theoretische stündliche Energieausbeute [kJ] eines Flughundes pro Landung an Infloreszenzen von *Musa x paradisiaca* bei dem Besuch aller Blüten. Berechnung auf Grundlage der Ergebnisse aller Videoaufzeichnungen zu der stündlichen Verteilung der Landungen nektarivorer Flughunde (*Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea*) an Blütenständen der Kulturbanane sowie den Ergebnissen der stündlichen Nektarsekretionsmessungen. Berechnung nur für vollständige Nachtstunden ab 20:00 Uhr durchgeführt.



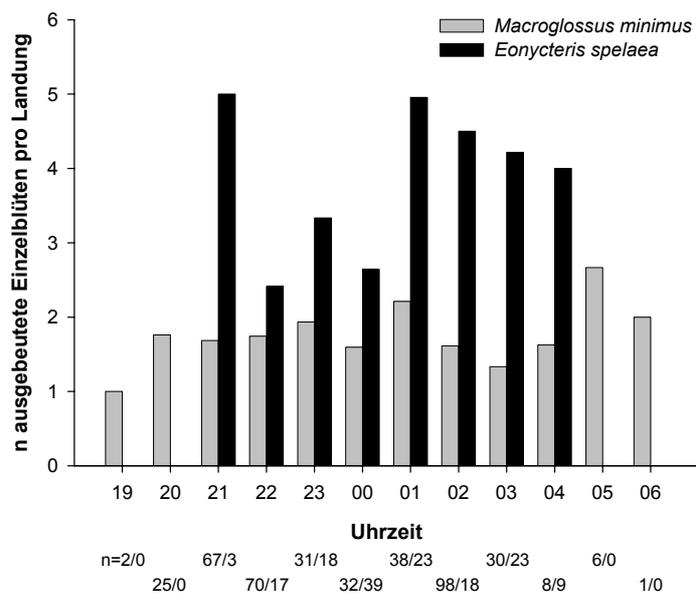
**Abb. 23:** Theoretische stündliche Energieausbeute [kJ] eines Flughundes pro Landung an einer Blüte von *Sonneratia caseolaris*. Berechnung auf Grundlage der Ergebnisse aller Videoaufzeichnungen zu der stündlichen Verteilung der Landungen nektarivorer Flughunde (*Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea*) an Blüten von *Sonneratia caseolaris* sowie den Ergebnissen der stündlichen Nektarsekretionsmessungen. Berechnung nur für vollständige Nachtstunden ab 20:00 Uhr durchgeführt.

Bei der stündlichen Darstellung dieser Daten wurde davon ausgegangen, dass die Flughunde die von einer Blüte produzierte Nektarenergiemenge in der folgenden Stunde restlos ausbeuteten (Abb. 22 und 23). Die an den gefilmten Blüten von *Sonneratia caseolaris* gelandeten Flughunde hätten demnach vor allem in den ersten Nachtstunden aufgrund der geringen Anzahl der erfassten Blütenbesuche (Abb. 20) die Möglichkeit gehabt, große Energiemengen pro Landung aufzunehmen. Dennoch war die theoretische Energieausbeute für einen Flughund an einer der gefilmten Bananeninfloreszenzen (bei dem Besuch aller Blüten) in allen Stunden größer als bei *Sonneratia caseolaris*, da die Anzahl der erfassten Besuche an den Infloreszenzen von *Musa x paradisiaca* im Verhältnis zu der gesamten produzierten Nektarenergiemenge deutlich geringer war als bei *Sonneratia caseolaris*.

Die Messung des „standing crop“ (Kap. 2) hatte ergeben, dass sich die Energiegehalte der Blüten innerhalb ein und derselben Kulturbananeninfloreszenz erheblich unterschieden, woraus geschlossen wurde, dass die Tiere bei einer Landung nicht alle Blüten ausbeuteten. Letzteres bestätigte die Analyse des an *Musa x paradisiaca* aufgezeichneten Videomaterials. Tatsächlich beuteten beide Flughundarten bei einer Landung nur einen kleinen Teil der vorhandenen Blüten aus und verließen den Blütenstand bereits nach kurzer Zeit wieder (Abb. 24). Die Dauer einer Landung von *Macroglossus minimus* an einer Kulturbananeninfloreszenz war durchschnittlich 76 % kürzer als bei *Eonycteris spelaea* (*Macroglossus minimus*:  $1,7 \pm 2,3$  s, n=433, Median: 1,2 s; *Eonycteris spelaea*:  $3,0 \pm 3,7$  s, n=155, Median: 1,6 s), dieser Unterschied ist höchst signifikant (Mann-Whitney U-Test,  $U=24035,5$ ,  $Z=-5,247$ ,  $p<0,00001$ ). Während der längeren Verweildauer auf einem Blütenstand beutete *Eonycteris spelaea* durchschnittlich mehr als doppelt so viele Blüten aus wie *Macroglossus minimus* (*Eonycteris spelaea*:  $3,7 \pm 3,6$ , n=150, Median: 3,0; *Macroglossus minimus*:  $1,7 \pm 1,4$ , n=408, Median: 1,0), dieser Unterschied ist ebenfalls höchst signifikant (Mann-Whitney U-Test,  $U=17623,5$ ,  $Z=-8,399$ ,  $p<0,00001$ ). Obwohl unter einer Braktee durchschnittlich 12,8 Blüten (Kap. 2) saßen, beutete *Macroglossus minimus* pro Landung im Mittel nur 13 % und *Eonycteris spelaea* 29 % davon aus. Die maximale Dauer einer Landung eines Individuums an einer Musa-Infloreszenz betrug bei *Macroglossus minimus* 21,2 s, bei *Eonycteris spelaea* 22,3 s. Dabei hatte das jeweilige Individuum 11 bzw. 23 Blüten ausgebeutet.



**Abb. 24:** Dauer der Landungen sowie Anzahl der pro Landung von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* ausgebeuteten Blüten an Infloreszenzen von *Musa x paradisiaca*. Ergebnisse aller Videoaufzeichnungen des Verhaltens nektarivorer Flughunde an Blütenständen der Kulturbanane (Dauer: 72,8 h). Aufgetragen sind die Dauer der einzelnen Landungen an einer Infloreszenz sowie die Anzahl der dabei ausgebeuteten Blüten. Darstellung unabhängig von der Nachtstunde. Beschriftung der Abszisse: MM: *Macroglossus minimus*, ES: *Eonycteris spelaea*. Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der aufgenommenen Ereignisse aufgetragen; gewertet wurden nur solche Landungen, deren Start- und Endzeitpunkt zweifelsfrei bestimmt werden konnten bzw. bei denen die Anzahl der ausgebeuteten Blüten zweifelsfrei gezählt werden konnte. Box-Whisker-Plots: Darstellung aller Extremwerte. \*\*\*:  $p<0,001$ .

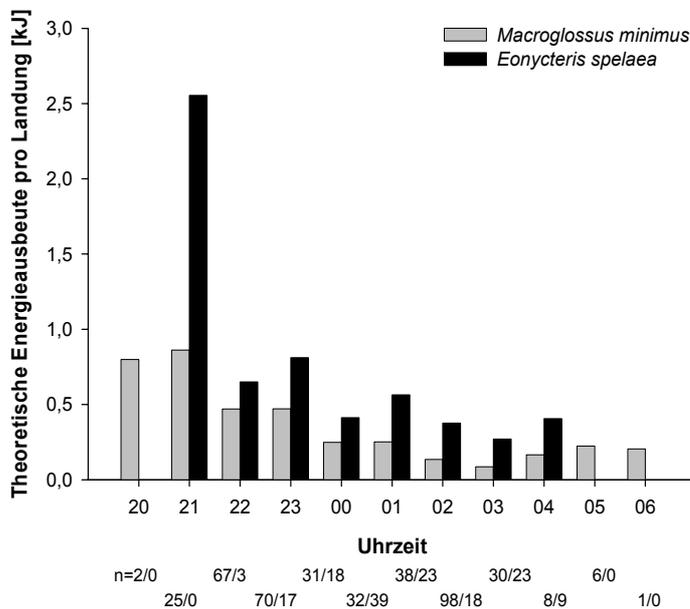


**Abb. 25:** Stündlicher Auftrag der Anzahl der pro Landung von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* ausgebeuteten Einzelblüten an Infloreszenzen von *Musa x paradisiaca*. Ergebnisse aller Videoaufzeichnungen des Verhaltens nektarivorer Flughunde an Blütenständen der Kulturbanane (Dauer: 72,8 h). Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der pro Stunde gewerteten Blütenbesuche aufgetragen (Format: gewertete Landungen *Macroglossus minimus* / gewertete Landungen *Eonycteris spelaea*); gewertet wurden nur solche Landungen, bei welchen die Anzahl der von den gelandeten Flughunden ausgebeuteten Einzelblüten zweifelsfrei gezählt werden konnte.

Obwohl die Anzahl der von beiden Flughundarten pro Landung ausgebeuteten Blüten von Stunde zu Stunde stark schwankte (der Unterschied zwischen dem kleinsten und größten Wert, unter Ausschluss der Stunde 19 und 06 mit nur wenigen Messwerten, betrug bei beiden Arten fast 100 %, Abb. 25), war kein Muster dieser Schwankung erkennbar. Die Anzahl der pro Landung ausgebeuteten Blüten hing demnach nicht ab vom Zeitpunkt des Blütenbesuchs.

Beide Flughundarten hatten die jeweils größte theoretische Energieausbeute in den ersten Nachtstunden (auf Grundlage der tatsächlich pro Landung an *Musa x paradisiaca* ausgebeuteten Blüten berechnete theoretische Energieausbeute, Abb. 26). Vor allem *Eonycteris spelaea* erzielte in der ersten Stunde nach seiner Ankunft in Kampong Kuantan aufgrund der zu diesem Zeitpunkt großen Nektarenergienmengen (große „standing crops“) eine große theoretische Energieausbeute pro Landung. *Macroglossus minimus* beutete in allen Stunden der Anwesenheit von *Eonycteris spelaea* pro Landung weniger Energie aus als dieser.

Unter Berücksichtigung der tatsächlichen pro Landung an *Musa x paradisiaca* ausgebeuteten Blüten hatte *Eonycteris spelaea* pro Landung eine rund 37 % größere theoretische mittlere Energieausbeute als *Macroglossus minimus* (*Eonycteris spelaea*:  $0,5 \pm 0,3$  kJ,  $n=155$  Landungen; *Macroglossus minimus*:  $0,4 \pm 0,3$  kJ,  $n=433$  Landungen); dieser Unterschied ist höchst signifikant (Mann-Whitney U-Test,  $U=24109,0$ ,  $Z=-5,586$ ,  $p<0,00001$ ). Pro Gramm Körpermasse und Landung nahm *Macroglossus minimus* fast doppelt so viel Energie auf wie *Eonycteris spelaea* (*Macroglossus minimus*:  $0,02 \pm 0,01$  kJ  $g^{-1}$ , mittlere Körpermasse: 18,7 g; *Eonycteris spelaea*:  $0,01 \pm 0,01$  kJ  $g^{-1}$ , mittlere Körpermasse: 48,8 g); dieser Unterschied ist ebenfalls höchst signifikant (Mann-Whitney U-Test,  $U=24222,0$ ,  $Z=-5,525$ ,  $p<0,00001$ ).



**Abb. 26:** Theoretische stündliche Energieausbeute [kJ] abhängig von der tatsächlich pro Landung von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* ausgebeuteten Anzahl der Blüten an Infloreszenzen von *Musa x paradisiaca*. Ergebnisse aller Videoaufzeichnungen der Landungen nektarivorer Flughunde an Blütenständen der Kulturbanane (Dauer: 72,8 h) sowie der stündlichen Nektarsekretionsmessungen. Berechnung nur für vollständige Nachtstunden ab 20:00 Uhr durchgeführt. Unterhalb der Abszisse ist die Anzahl der pro Stunde gewerteten Blütenbesuche aufgetragen (Format: gewertete Landungen *Macroglossus minimus* / gewertete Landungen *Eonycteris spelaea*); gewertet wurden nur solche Landungen, bei welchen die Anzahl der von den gelandeten Flughunden ausgebeuteten Blüten zweifelsfrei gezählt werden konnten. Wurden in einer Stunde weniger Blüten ausgebeutet, als im Mittel pro Braktee vorhanden waren (12,8), wurde die verbliebene Nektarenergie zu der in der nächsten Stunde sezernierten Nektarenergiemenge addiert. Wurden Blüten rechnerisch mehr als einmal besucht, wurde die in der jeweiligen Stunde produzierte Nektarenergiemenge durch die Anzahl der besuchten Blüten dividiert. Annahme: alle besuchten Blüten wurden komplett ausgebeutet, die Nektarenergie in ihnen war zu Beginn einer Stunde gleich groß.

Die Landungen von *Macroglossus minimus* an einer Blüte von *Sonneratia caseolaris* dauerten im Mittel nur  $0,8 \pm 0,3$  s. Eine Vergleichsmöglichkeit mit den Blütenbesuchsdauern von *Eonycteris spelaea* ist nicht gegeben, da keine Landungen dieser Flughundart an *Sonneratia caseolaris* aufgezeichnet werden konnten.

### 3.5.4. Blütenbesuchverhalten und Mondphase

Die mittlere Dauer einer auf den Videobändern erfassten Landung von *Macroglossus minimus* an Infloreszenzen von *Musa x paradisiaca* war in Neumondnächten (Zeitraum: abnehmender Halbmond über Neumond bis zunehmender Halbmond; Mittel:  $1,9 \pm 2,7$  s,  $n=262$ ) rund 0,5 s bzw. 26 % länger als in Vollmondnächten (Zeitraum: zunehmender Halbmond über Vollmond bis abnehmender Halbmond; Mittel:  $1,4 \pm 1,4$  s,  $n=171$ ; signifikant: t-Test,  $t=-2,179$ ,  $df=431$ ,  $p<0,05$ ). Die Anzahl der pro Landung von einem *Macroglossus minimus* an *Musa x paradisiaca* ausgebeuteten Blüten war zwischen Voll- und Neumondnächten nicht verschieden (Vollmondnächte:  $1,8 \pm 1,5$ ,  $n=251$ ; Neumondnächte:  $1,6 \pm 1,2$ ,  $n=157$ , t-Test,  $t=-1,308$ ,  $df=406$ ,  $p>0,05$ ).

Die Dauer einer Blütenlandung von *Macroglossus minimus* an *Sonneratia caseolaris* war in Neumondnächten (Mittel:  $0,9 \pm 0,4$  s,  $n=78$ ) rund 20 % länger als in Vollmondnächten (Mittel:  $0,7 \pm 0,2$  s,  $n=96$ ), obwohl ein Flughund an dieser Pflanze pro Landung nur eine Blüte ausbeuten konnte (höchst signifikanter Unterschied, t-Test,  $t=-3,895$ ,  $df=172$ ,  $p=0,0001$ ).

### **3.6. Verhaltensspektrum von *Macroglossus minimus* an Nahrungspflanzen**

#### **3.6.1. Ethogramm**

Im Ethogramm (Tab. 11) wurden für *Macroglossus minimus* 10 Verhaltensweisen definiert, von denen, mit Ausnahme des Vorbeifluges, alle direkten Bezug zu Blüten hatten. Von diesen 10 Verhaltensweisen waren 5 ausschließlich interaktiv, eine weitere (das Zirkeln) wurde sowohl als interaktives als auch als nicht interaktives Verhalten erfasst. Nur eine einzige Verhaltensweise diente der Nahrungsaufnahme an Blüten (Landung); allenfalls ließen sich die Anflüge noch in diesen Zusammenhang stellen. Alle anderen Verhaltensweisen standen in keinem unmittelbaren Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme, bei einigen blieb die genaue Funktion unbekannt. Aus diesem Grund folgte die Zusammenstellung des Ethogramms vorwiegend mechanistischen Gesichtspunkten.

**Tab. 11:** Ethogramm für *Macroglossus minimus*; enthalten sind nur solche Verhaltensweisen, die im unmittelbaren räumlichen Umfeld der beobachteten bzw. gefilmten Blüten chiropterophiler Pflanzen gezeigt wurden. Beschreibung der Verhaltensweisen vorwiegend unter mechanistischen Gesichtspunkten; sofern die Funktion eines erfassten Verhaltens bekannt war, wurde diese ebenfalls dargestellt. In der Spalte „Interaktiv“ wurde jedes Verhalten danach kategorisiert, ob es im Zusammenhang mit anderen Flughunden ausgelöst wurde (+), oder nicht (-).

Verhalten	Beschreibung	Interaktiv
Landung	Landung eines Flughundes an einer Blüte oder Infloreszenz. Wurde nur als Landung gewertet, wenn das Tier den Kopf in die Blüte steckte (=Blütenbesuch).	-
Anflug	Anflug eines Flughundes mit erkennbarer Berührung der Blüte, ohne dass das Tier den Kopf in die Blüte steckte. Diese Verhaltensweise entsprach einer Landung, die gar nicht erst zustande kam (zum Beispiel weil das Tier von der Infloreszenz abrutschte und deswegen wieder abflog) oder aber abgebrochen wurde (zum Beispiel wenn ein gelandetes Tier vor der eigentlichen Nektarentnahme durch den Anflug eines weiteren Tieres gestört wurde und die Blüte verließ).	-
Vorbeiflug	Vorbeiflug eines Flughundes an einer beobachteten Blüte ohne erkennbaren auf diese Blüte gerichteten Annäherungsvektor.	-
Patrouille	Kurzer, direkt vor einer Blüte ausgeführter Schwirrflug eines Flughundes ohne Berührung der Blüte. Dauer des Schwirrfluges meist kürzer als 1 Sekunde, teilweise auch deutlich länger. Während des Schwirrfluges erfolgte keine Entnahme von Nektar aus der Blüte! Typischerweise begann eine Patrouille mit einem steilen, von unten her an die Blüte führenden Aufwärtsflug, wobei der Schwirrflug auf dem höchsten Punkt der Flugbahn stattfand; der Abflug führte den Flughund zumeist zunächst wieder steil nach unten („Parabelflug“).	-
Zirkeln	Auf sehr engen Kreisbahnen zumeist unter der beobachteten Blüte oder um diese herum ausgeführter Flug eines Flughundes. Dabei wich die Art des Fluges sehr deutlich vom sonstigen Flugverhalten ab: Der Flug war deutlich langsamer und sehr unstet („gaukelnd“). Typischerweise flogen das Tier mehrere Kreisbahnen hintereinander. Das Zirkeln konnte mit oder ohne intraspezifische Interaktion stattfinden; bei interaktivem Zirkeln „umkreisten“ sich die Individuen im Flug.	-/+
Zetern	Vokalisation eines Flughundes im unmittelbaren Umfeld einer beobachteten Blüte. Ausschließlich interaktiv (intra- und interspezifisch) mit einem anderen Flughund. Vergleichbar den Lauten, die von manchen gefangenen <i>Macroglossus minimus</i> während des Handlings (Netzfang) ausgestoßen wurden.	+
Klatschen	Instrumentallaute eines <i>Macroglossus minimus</i> im unmittelbaren Umfeld der Blüte. Ausschließlich interaktiv (intra- und interspezifisch) mit anderen Flughunden. Definitiv kein vokal erzeugter Laut, da häufig zeitgleich von ausgeprägtem Zetern begleitet. Sehr schneller Rhythmus der Klatschgeräusche (im Takt der Flügelbewegung), dabei deutlich vom sonstigen Flugverhalten abweichende Flugweise, Flügel wurden in der Flugbewegung auffallend weit nach oben und unten geführt: „Flügelklatschen“.	+
Verfolgung	Verfolgung eines Flughundes durch einen anderen im direkten Umfeld der Blüte. Ausschließlich interaktiv (intra- und interspezifisch). Teilweise verbunden mit zeitgleichem Zetern und Klatschen des verfolgenden Tieres. Oft sehr eng ausgeführt, nicht selten mit direktem Körperkontakt (das verfolgende Tier positionierte sich oft hinter und über dem verfolgten Individuum, in seltenen Fällen auch fast direkt über dem verfolgten Tier „Tandemflug“).	+
Kopulation	Kopulation von zwei <i>Macroglossus minimus</i> auf der Blüte. Dabei landete zunächst ein Weibchen auf der Blüte (Landung). Ein währenddessen zu der Blüte fliegendes Männchen (meist mit Patrouille) landete auf dem dort sitzenden Weibchen und umfasste dieses dabei mit den Hinterbeinen und den Flügeln, indem es sich mit den Krallen an der Blüte anklammerte. Die beobachteten Paarungsakte dauerten länger als 30 Sekunden. Die Kopulation endete mit dem Abflug beider Tiere von der Blüte.	+
Versuchte Kopulation	Versuchte Kopulation von zwei <i>Macroglossus minimus</i> auf der Blüte. Das Männchen landete auf einem bereits an der Blüte sitzenden Tier und versuchte mit diesem zu kopulieren. Kopulation aber nicht erfolgreich, da diese entweder (1) durch erfolgreiche Befreiungsversuche des an der Blüte sitzenden Tieres verhindert oder (2) durch ein weiteres, ebenfalls an die Blüte anfliegendes Tier gestört wurde.	+

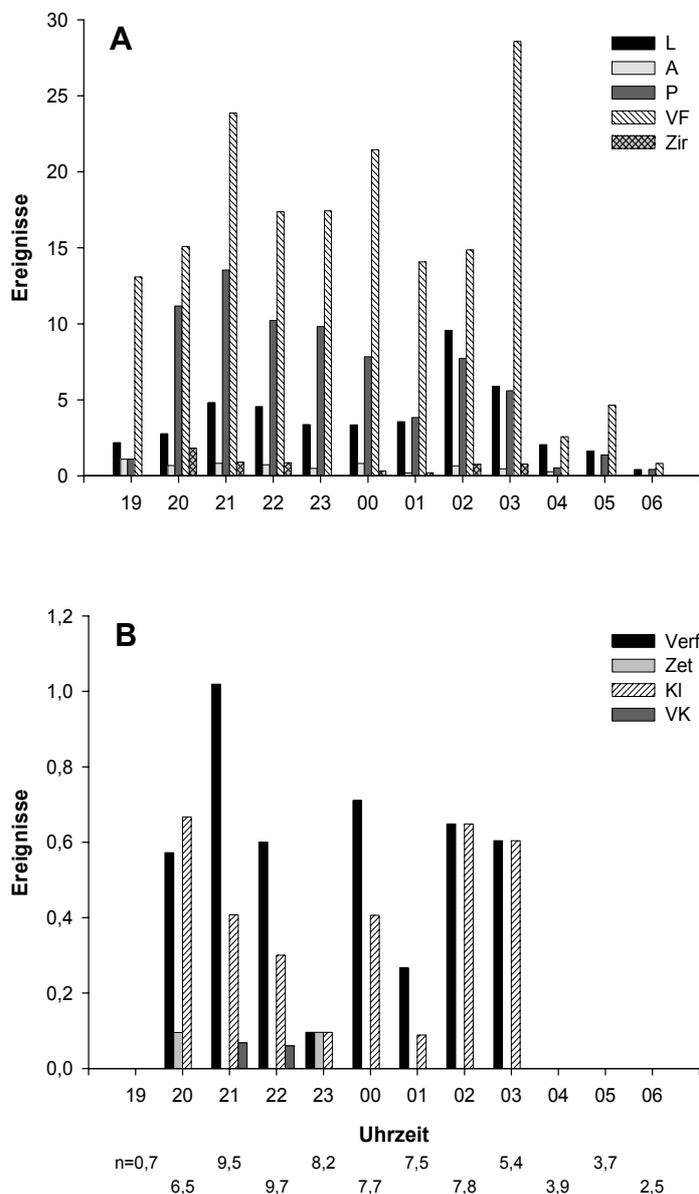
Die Verfolgungen waren häufig begleitet von Klatschen, seltener auch von Zetern. Teilweise zeigte ein Tier während einer Verfolgung auch alle diese Verhaltensweisen gleichzeitig.

Zu den erstaunlichsten Ergebnissen gehört, dass Blüten von *Macroglossus minimus* nicht nur zur Nahrungsaufnahme, sondern auch zur Paarung genutzt wurden. Dies war zuvor noch nie von einer nektarivoren Fledertierart berichtet worden.

### 3.6.2. „Focal flower sampling“ mittels Videoaufzeichnung

#### Verhaltensfassung an *Musa x paradisiaca*

Von den 4163 aufgezeichneten Ereignissen mit Flughunden an der Kulturbanane entfiel mit 2360 Ereignissen der Großteil auf Vorbeiflüge von Flughunden. Insgesamt konnten 3289 Ereignisse zweifelsfrei *Macroglossus minimus*, weitere 748 Ereignisse zweifelsfrei *Eonycteris spelaea* zugeordnet werden. Die Abbildungen 27 A & B zeigen die stündliche Verteilung der an Infloreszenzen von *Musa x paradisiaca* erfassten Verhaltensweisen von *Macroglossus minimus*.

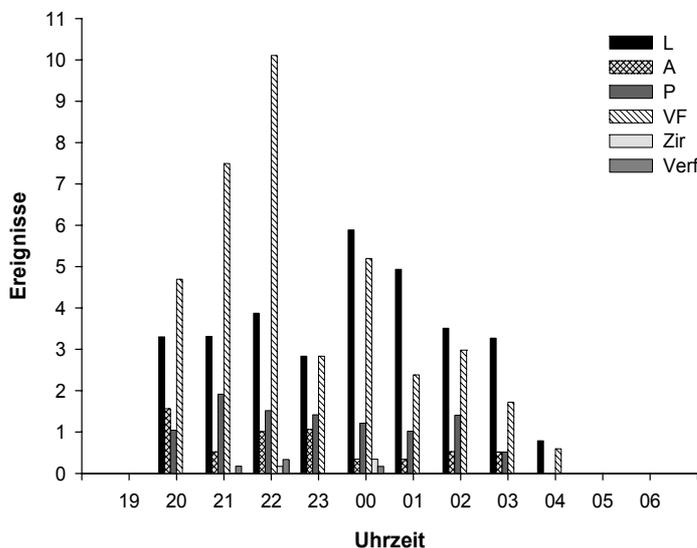


**Abb. 27 A & B:** Stündlicher Auftrag der Anzahl der im unmittelbaren räumlichen Umfeld von blühenden *Musa x paradisiaca* registrierten Verhaltensweisen von *Macroglossus minimus*. Ergebnisse aller Videoaufzeichnungen des Verhaltens nektarivorer Flughunde an Blütenständen der Kulturbanane (Dauer: 72,8 h). Erfassung und Charakterisierung des Verhaltens entsprechend dem Ethogramm in Tab. 11. In A sind alle nicht interaktiven Verhaltensweisen, in B alle interaktiven Verhaltensweisen dargestellt. Es bedeuten: in Darstellung A: L: Landung (n=444), A: Anflug (n=73), P: Patrouille (n=849), VF: Vorbeiflug (n=1761), Zir: Zirkeln (n=65). In Darstellung B: Verf: Verfolgung (n=54), Zet: Zetern (n=2), Kl: Klatschen (n=36), VK: Versuchte Kopulation (n=2). Ausgewertet wurden nur solche Ereignisse, die (1) zweifelsfrei der Flughundart *Macroglossus minimus* und (2) einer der im Ethogramm charakterisierten Verhaltensweisen zugeordnet werden konnten. Unterhalb der Abszisse der Darstellung B ist die Dauer des in der jeweiligen Stunde aufgezeichneten Videomaterials angegeben (n Stunden). Die erste und die letzte Stunde wurden nicht vollständig gefilmt (Dämmerung!).

Zum direkten Vergleich der Erfassungshäufigkeit der verschiedenen Verhaltensweisen wurde in Abb. 27 A erneut die bereits in Abb. 19 dargestellte Anzahl der Landungen (n=444) aufgetragen. Den größten Anteil an den erfassten Ereignissen hatten – nach den Vorbeiflügen (n=1761) – die Patrouillen (n=849) von *Macroglossus minimus* an *Musa*-Infloreszenzen. Diese waren sogar noch deutlich häufiger als die Landungen: Auf jede Landung an einem Blütenstand kamen 1,9 Patrouillen vor demselben. Insgesamt 65 Mal wurde das Zirkeln aufgezeichnet, wobei die einzigen Nachweise dieses Verhaltens, wie auch von sämtlichen interaktiven Verhaltensweisen in den Stunden 20 bis einschließlich 03 gelangen; nach 4:00 Uhr konnten keine interaktiven Verhaltensweisen mehr erfasst werden. In 7 Fällen war dieses Zirkeln interaktiv, da jeweils 2 Individuen daran beteiligt waren. Diese kreiselten im Flug sehr eng umeinander, wobei in 2 dieser Fälle jeweils eines der Tiere für kurze Zeit in der Vegetation landete und dort von dem anderen Tier fliegend umkreist wurde. Die interaktiven Verhaltensweisen im Umfeld der gefilmten Infloreszenzen kamen – wie auch das Zirkeln – verglichen mit den Landungen oder Patrouillen viel seltener vor. Es wurden insgesamt 54 Verfolgungen aufgezeichnet, das Klatschen kam 36 Mal vor, die versuchten Kopulationen auf der Infloreszenz konnten insgesamt nur 2 Mal nachgewiesen werden.

#### Verhaltensfassung an *Sonneratia caseolaris*

An den gefilmten Blüten von *Sonneratia caseolaris* wurden 592 Ereignisse mit Flughunden aufgezeichnet, wovon 502 zweifelsfrei *Macroglossus minimus* zugeordnet werden konnten. Die stündliche Verteilung dieser Verhaltensweisen ist in Abb. 28 dargestellt, wobei auch hier zum besseren Vergleich erneut die Anzahl der bereits in Abb. 20 dargestellten Landungen an den gefilmten Blüten aufgetragen wurde.



**Abb. 28:** Stündlicher Auftrag der Anzahl der im unmittelbaren räumlichen Umfeld von Blüten von *Sonneratia caseolaris* registrierten Verhaltensweisen von *Macroglossus minimus*. Ergebnisse aller Videoaufzeichnungen des Verhaltens nektarivorer Flughunde an Blüten von *Sonneratia caseolaris* (n=6 Nächte). Erfassung und Charakterisierung des Verhaltens entsprechend dem Ethogramm in Tab. 11. Es bedeuten: L: Landung (n=183), A: Anflug (n=34), P: Patrouille (n=58), VF: Vorbeiflug (n=220), Zir: Zirkeln (n=3), Verf: Verfolgung (n=4). Ausgewertet wurden nur solche Ereignisse, die (1) zweifelsfrei der Flughundart *Macroglossus minimus* und (2) einer der im Ethogramm charakterisierten Verhaltensweisen zugeordnet werden konnten. In allen Nächten wurde von der Anthese bis zum Antherenfall einer Blüte gefilmt. Die erste (Dämmerung!) und die letzte Stunde (Abbruch nach Verblühen) wurden nicht vollständig gefilmt.

Wie bei der Kulturbanane, machten auch bei *Sonneratia caseolaris* die Vorbeiflüge (n=220) den größten Teil der erfassten Ereignisse aus. Die Patrouillen vor den Blüten (n=58) waren jedoch im Verhältnis deutlich seltener als bei *Musa x paradisiaca* und auch deutlich seltener als die Landungen an den gefilmten Blüten (n=183): Auf jede Landung eines *Macroglossus minimus* an einer Blüte kamen 0,3 Patrouillen. Im direkten Umfeld der gefilmten *Sonneratia*

*caseolaris*-Blüten wurden nur noch zwei weitere Verhaltensweisen registriert: Das Zirkeln (n=3) und die Verfolgung (n=4). Damit war mit der Verfolgung nur eine interaktive Verhaltensweise erfasst worden; Zetern, Klatschen und versuchte Kopulationen bzw. Kopulationen wurden nicht registriert.

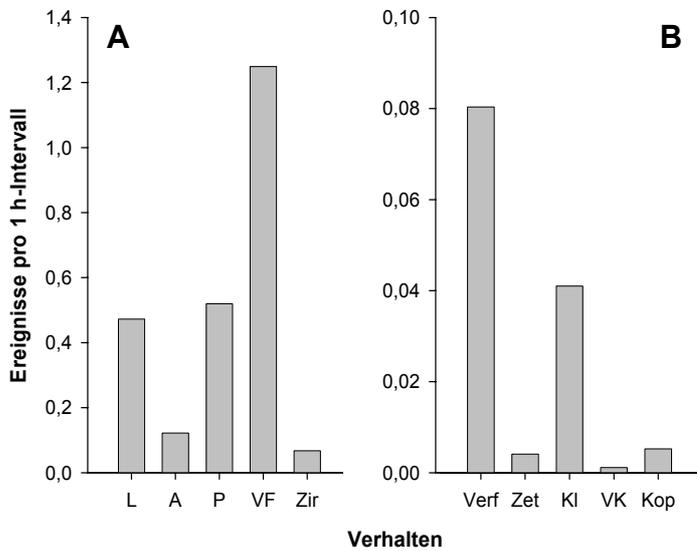
### 3.6.3. Individualisierte Beobachtung des Blütenbesuchsverhaltens von *Macroglossus minimus*

#### *Blütenbesuchsverhalten im Freiland*

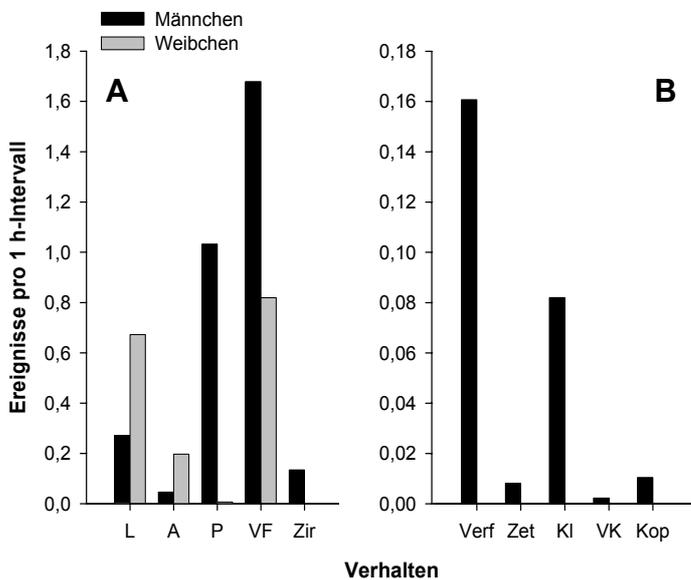
Die „focal animal samplings“ (n=38 Beobachtungsintervalle) in den Jahren 2001 bis 2003 wurden ausnahmslos an Blütenständen der Kulturbanane durchgeführt. Die Gesamtdauer aller Beobachtungsabschnitte betrug 59,7 h, ein einzelner Beobachtungsabschnitt hatte somit eine mittlere Dauer von 1,7 h. Während aller Beobachtungsintervalle vor *Musa x paradisiaca* wurden insgesamt 2420 Ereignisse für beide nektarivore Flughundarten zusammengenommen erfasst („all occurrence“). Davon entfielen 1333 auf Vorbeiflüge, 444 auf Landungen, 124 auf Anflüge, 386 auf Patrouillen und 42 auf das Zirkeln. Bei den interaktiven Verhaltensweisen entfielen 62 Ereignisse auf Verfolgungen, 7 Mal konnte das Zetern und 19 Mal das Klatschen erfasst werden. Weiterhin gelang die Beobachtung zweier Kopulationen sowie einer versuchten Kopulation auf Bananeninfloreszenzen. Im Folgenden werden ausschließlich die Ergebnisse der eindeutig identifizierten „focal animals“ dargestellt.

Im Mittel wurden pro Beobachtungsabschnitt (n=38) an Infloreszenzen von *Musa x paradisiaca*  $4,1 \pm 1,3$  ( $2,3 \pm 0,7$  Männchen und  $1,7 \pm 0,7$  Weibchen) Individuen von *Macroglossus minimus* erfasst („focal animals“). Insgesamt wurden 14 Individuen (je 7 Männchen und Weibchen) als „focal animals“ markiert. Insgesamt wurden 1092 zweifelsfreie, einem dieser Individuen zugeordnete Beobachtungsereignisse aufgezeichnet (848 bei Männchen, 244 bei Weibchen), wobei 4 dieser Tiere (1 Weibchen, 3 Männchen) während keines Beobachtungsabschnitts erfasst werden konnten. Von 4 weiteren Tieren (je 2 Männchen und Weibchen) wurden insgesamt nur je 2 Verhaltensereignisse erfasst, so dass während der Beobachtungsintervalle nur 6 der markierten Individuen (2 Männchen und 4 Weibchen) häufiger registriert wurden. Wie schon bei dem über die Videoaufnahmen erfassten „all occurrence“ war auch bei jedem dieser „focal animals“ der Vorbeiflug an einem beobachteten Blütenstand das mit Abstand am häufigsten erfasste Verhalten. Wie bei den Videoaufnahmen waren die insgesamt erfassten Patrouillen zahlreicher als die insgesamt erfassten Landungen; auf jede Landung kamen durchschnittlich 1,4 Patrouillen an einer beobachteten Infloreszenz. Außerdem wurde das Zirkeln, die Verfolgung, das Zetern sowie das Klatschen nachgewiesen. Neben einem weiteren Nachweis einer versuchten Paarung auf einer *Musa*-Infloreszenz gelang während des „focal animal samplings“ die Beobachtung zweier Kopulationen. Abbildung 29 zeigt die pro 1 h Beobachtungsdauer erfassten Verhaltensweisen.

Alle Patrouillen mit Ausnahme einer einzigen wurden von männlichen *Macroglossus minimus* durchgeführt. Dabei kamen auf jede, an einer beobachteten Blüte nachgewiesene Landung eines Männchens durchschnittlich 3,1 Patrouillen dieses Individuums. Die Verhaltensweisen Verfolgung, Zirkeln, Zetern und Klatschen waren während der Beobachtungen ebenfalls ausnahmslos von markierten Männchen initiiert worden. Die beiden beobachteten Kopulationen sowie die versuchte Kopulation wurden bei einem einzigen markierten Männchen beobachtet, welches mit einem oder mehreren unmarkierten Weibchen interagierte (Übersicht über die nach Geschlecht getrennten Verhaltensdaten in Abb. 30).



**Abb. 29 A & B:** „Focal animal sampling“ von individuell markierten *Macroglossus minimus* (n=14): Anzahl der in 1 h-Intervallen im unmittelbaren räumlichen Umfeld der beobachteten blühenden *Musa x paradisiaca* im Mittel pro Individuum registrierten Verhaltensweisen (n=38 Beobachtungsabschnitte, Gesamtdauer: 59,7 h); A: nicht interaktives Verhalten, B: interaktives Verhalten. Gesamtmittelwerte errechnet aus den Mittelwerten für jedes Individuum und jeden Beobachtungsabschnitt. Darstellung unabhängig vom Geschlecht. Erfassung und Charakterisierung des Verhaltens entsprechend dem Ethogramm in Tab. 11. Es bedeuten: in Darstellung A: L: Landung (n=190), A: Anflug (n=30), P: Patrouille (n=274), VF: Vorbeiflug (n=509), Zir: Zirkeln (n=30), in Darstellung B: Verf: Verfolgung (n=47), Zet: Zetern (n=3), KI: Klatschen (n=18), VK: Versuchte Kopulation (n=1), Kop: Kopulation (n=2). Bei interaktiven Verhaltensweisen nur Darstellung des initiierenden Tieres!



**Abb. 30 A & B:** „Focal animal sampling“ von individuell markierten *Macroglossus minimus*, getrennt nach Geschlecht (n=7 Männchen, n=7 Weibchen): Anzahl der in 1 h-Intervallen im unmittelbaren räumlichen Umfeld der beobachteten blühenden *Musa x paradisiaca* im Mittel pro Individuum registrierten Verhaltensweisen (n=38 Beobachtungsabschnitte, Gesamtdauer: 59,7 h); A: nicht interaktives Verhalten, B: interaktives Verhalten. Gesamtmittelwerte errechnet aus den Mittelwerten für jedes Individuum und jeden Beobachtungsabschnitt. Erfassung und Charakterisierung des Verhaltens entsprechend dem Ethogramm in Tab. 11. Es bedeuten (M/W): in Darstellung A: L: Landung (n=87/103), A: Anflug (n=7/23), P: Patrouille (n=273/1), VF: Vorbeiflug (n=392/117), Zir: Zirkeln (n=30/0), in Darstellung B: Verf: Verfolgung (n=47/0), Zet: Zetern (n=3/0), KI: Klatschen (n=18/0), VK: Versuchte Kopulation (n=1/0), Kop: Kopulation (n=2/0). Bei interaktiven Verhaltensweisen nur Darstellung des initiierenden Tieres!

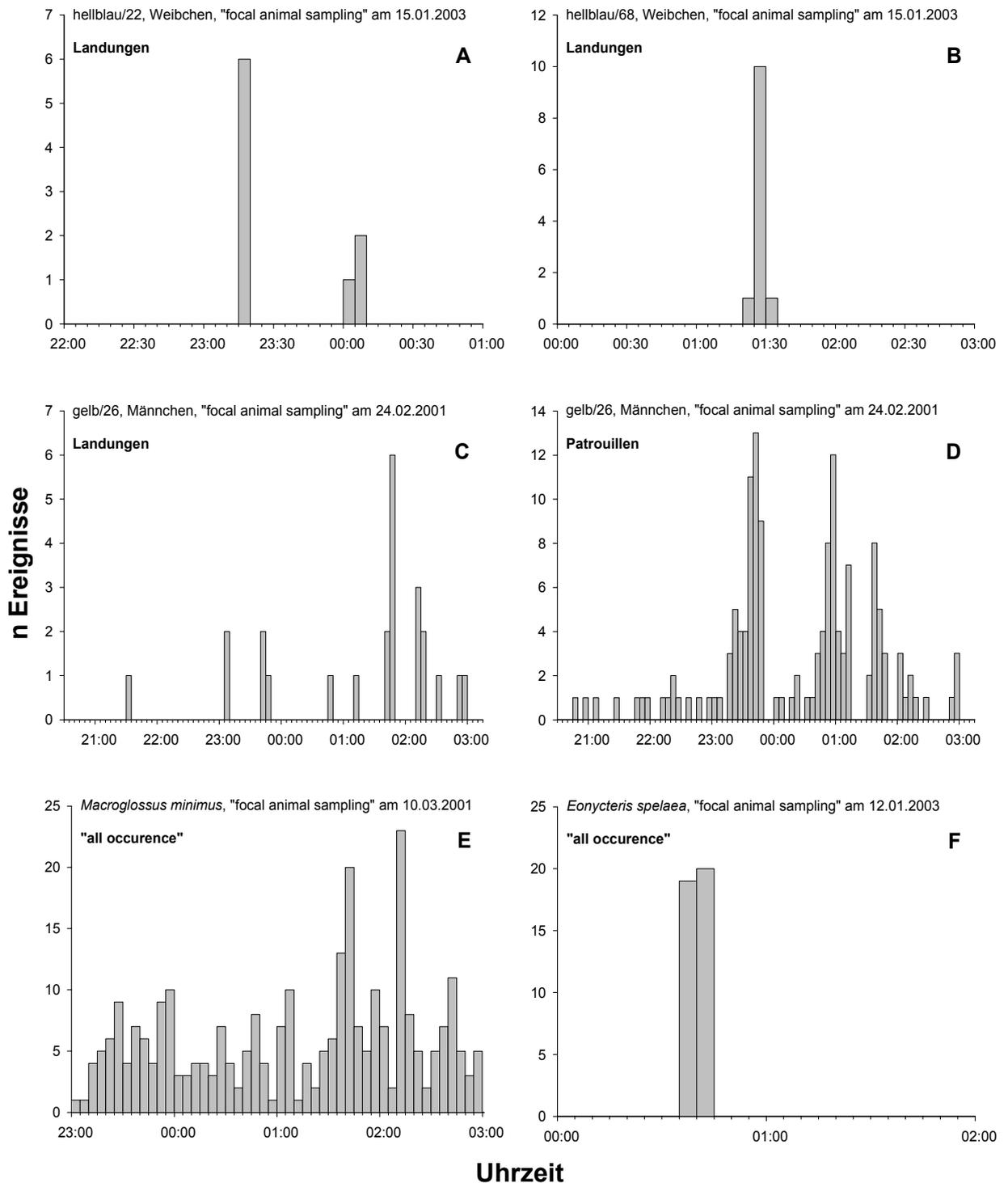
Bei allen beobachteten Verfolgungen, bei denen das initiiierende Individuum identifiziert werden konnte, war stets ein Männchen das initiiierende Tier (verfolgendes Tier). Kein weibliches „focal animal“ konnte bei der Initiierung einer Verfolgung beobachtet werden. Allerdings richteten sich die Verfolgungen nicht nur gegen Weibchen (in 4 Fällen war je ein weibliches „focal animal“ verfolgt worden), sondern auch gegen Männchen (in 3 Fällen wurde eines der männli-

chen „focal animals“ von jeweils einem nicht markierten Tieren verfolgt). Dabei wurden nicht ausschließlich *Macroglossus minimus* verfolgt, sondern 19 der insgesamt 51 erfassten Verfolgungen (37 %) richteten sich interspezifisch gegen *Eonycteris spelaea*, wobei in einem Fall der verfolgende *Macroglossus minimus* zeitgleich klatschte und zeterte.

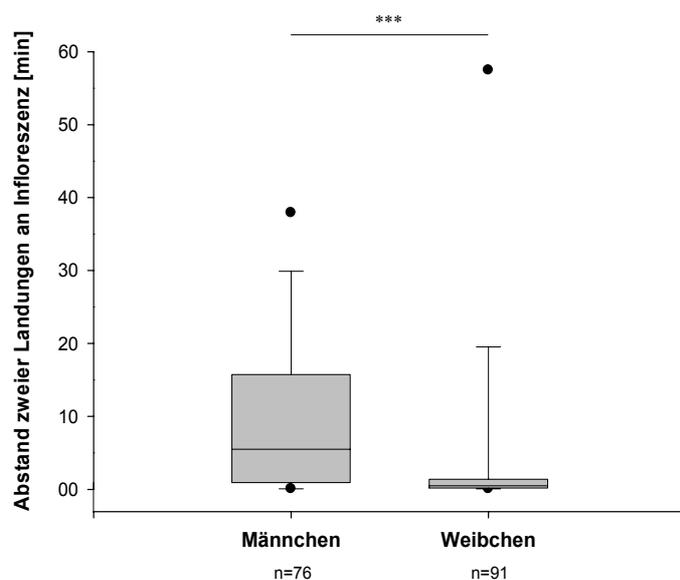
Von den 6 regelmäßig erfassten „focal animals“ waren die männlichen Tiere mit durchschnittlich 11,5 Erfassungen pro Stunde und Individuum 4 Mal präsenter an den beobachteten *Musa*-Infloreszenzen als die Weibchen mit nur 2,8 Erfassungen pro Stunde und Individuum. Wurden nur jene Beobachtungsabschnitte in die Auswertung einbezogen, in welchen die Tiere mindestens ein Mal erfasst worden waren, so wurde ein Männchen im Mittel 15,2 Mal, ein Weibchen 8,7 Mal pro Stunde der Beobachtungszeit erfasst.

Weder die Patrouillen der Männchen, noch die anderen Verhaltensweisen aller „focal animals“ oder das „all occurrence“ (Abb. 31 E) waren zeitlich gleichverteilt über die Beobachtungsabschnitte. Jedes der beobachteten Weibchen hatte ein zeitlich „gepulstes“ Blütenbesuchsmuster (nach längerer Zeit ohne Erfassung eines Individuums wurde dieses mehrmals in engem zeitlichem Abstand an einer Blüte erfasst). Erstaunlich war in diesem Zusammenhang folgende, bereits während der Telemetrie bei jedem Weibchen beobachtete Blütenbesuchsstrategie: Ein Weibchen landete oft mehrmals direkt hintereinander an ein und derselben Infloreszenz, der zeitliche Abstand der Landungen zum jeweils vorausgegangenen Blütenbesuch betrug nur wenige Sekunden. Dabei wurden zwischen den repetitiven Landungen an derselben Infloreszenz zumeist gar keine, selten ein bis wenige weitere Blüten besucht. Nach einer solchen Anflugserie war ein Weibchen in der Regel längere Zeit nicht mehr an der beobachteten Infloreszenz nachzuweisen, da es entweder an anderen Orten nach Nahrung suchte oder in einem Nachtquartier hing (Ergebnisse der das „focal animal sampling“ begleitenden Aktivitätstelemetrie). Bei männlichen *Macroglossus minimus* war dieses Verhalten weniger deutlich ausgeprägt. Abbildung 31 zeigt exemplarisch die zu verschiedenen Zeiten erhobenen Blütenbesuchsmuster für 3 „focal animals“ (zwei Weibchen, ein Männchen) in je einem Beobachtungsabschnitt, die Patrouillen dieses Männchens aus demselben Beobachtungsabschnitt sowie das „all occurrence“ von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea*.

Der Zeitabstand zwischen den Landungen war bei den Weibchen sehr viel kürzer als bei den Männchen; im Mittel landeten die Weibchen alle 7,8 min (Median: 0,5 min), die Männchen alle 10,8 min (Median: 5,5 min) an einer Blüte (höchst signifikanter Unterschied, Mann-Whitney U-Test,  $U=2047,5$ ,  $Z=-4,546$ ,  $p<0,001$ , Abb. 32).



**Abb. 31 A bis F:** Exemplarische Abbildung des gepulsten Auftretens von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* an jeweils einer Infloreszenz von *Musa x paradisiaca* in 5 Minuten-Intervallen. Ergebnisse aus dem „focal animal sampling“ an Blütenständen von *Musa x paradisiaca*. In Darstellung A bis D ist jeweils die Häufigkeit und Verteilung einer Verhaltensweise, in Darstellung E und F das „all occurrence“ während jeweils eines Beobachtungsabschnitts dargestellt. Darstellungen A und B zeigen die Landungen zweier weiblicher Individuen (hellblau/22 und hellblau/68), Darstellung C die Landungen eines Männchens (gelb/26) und Darstellung D die Patrouillen desselben Männchens im selben Beobachtungszeitraum wie in C. Die Darstellungen E und F zeigen das „all occurrence“ von *Macroglossus minimus* am 10.03.2001 bzw. *Eonycteris spelaea* am 12.01.2003. Erfassung und Charakterisierung des Verhaltens entsprechend dem Ethogramm in Tab. 11.



**Abb. 32:** Geschlechtsspezifische Darstellung der Zeitabstände zwischen zwei Landungen von *Macroglossus minimus* an Blütenständen von *Musa x paradisiaca*. Ergebnisse des „focal animal samplings“ von individuell markierten *Macroglossus minimus*, getrennt nach Geschlecht. Darstellung unabhängig von der Dauer der Beobachtungsabschnitte. In die Darstellung wurden nur Individuen einbezogen, die während mindestens eines Beobachtungsabschnittes mit zwei Landungen erfasst werden konnten (n=2 Männchen, n=4 Weibchen), alle Beobachtungsabschnitte mit weniger als 2 erfassten Landungen eines Individuums wurden gleichfalls eliminiert. Unter der Abszisse ist die Anzahl der Zeitabstände zwischen jeweils aufeinander folgenden Landungen eines Individuums an den beobachteten Infloreszenzen angegeben. Box-Whisker-Plots: Darstellung des Messwertbereiches zwischen dem 5. und 95. Perzentil. \*\*\*:  $p < 0,001$ .

Aus Abbildung 31 A und B geht deutlich hervor, dass jedes der beiden Weibchen während der Beobachtungszeit an der jeweiligen *Musa*-Infloreszenz mindestens eine Landungsserie machte. Auch das Männchen in Abb. 31 C produzierte solche Landungsserien. Während aber keines der beiden Weibchen zwischen den Landungsserien an der beobachteten Infloreszenz nachgewiesen wurde, wurde das Männchen während des Beobachtungsabschnitts viele weitere Male erfasst. Das Männchen landete insgesamt 24 Mal (Abb. 31 C), patrouillierte aber in derselben Zeit an dieser Infloreszenz 144 Mal (Abb. 31 D); auf eine Landung dieses Tiers kamen also 6 Patrouillen. Während der massiven Häufung der Patrouillen des Männchens zwischen 23:30 und 00:00 Uhr kam es zu einem Kopulationsversuch dieses Männchens mit einem nicht markierten Tier auf der Bananeninfloreszenz. Bereits vier Tage zuvor war dieses Männchen während des „focal animal samplings“ an einer anderen Infloreszenz bei zwei Kopulationen beobachtet worden.

Eine Kopulation auf einer *Musa*-Infloreszenz lief nach folgendem Muster ab: Das an einem Blütenstand patrouillierende Männchen traf auf ein dort sitzendes Weibchen und landete direkt auf diesem. Dabei umschloss es das Weibchen mit den Hinterbeinen und den Flügeln und klammerte sich sowohl mit den Füßen als auch mit den Daumenkrallen an der Braktee fest. Das Weibchen schien sich bei beiden beobachteten Kopulationen zunächst lautstark zeternd zu wehren, wurde dann aber zunehmend ruhiger. Jede dieser Kopulationen dauerte länger als 30 Sekunden. Während einer der Kopulationen war ein dritter *Macroglossus minimus* zu einer Patrouille an die Blüte geflogen; dieses Tier begann daraufhin in sehr dichtem Abstand vor den kopulierenden Tieren zu schwirren. Dabei interagierte es physisch mit dem kopulierenden Männchen, bis dieses gemeinsam mit dem Weibchen nach etwa weiteren 10 Sekunden von der Infloreszenz abflog. Direkt im Anschluss daran zirkelte das zuvor kopulierende Männchen für etwa 1 Minute ausgeprägt um die Bananenstaude, wobei es das Zirkeln innerhalb dieser Minute 8 Mal für eine Patrouille am Blütenstand unterbrach.

Zumeist wurde das Zirkeln jedoch dann ausgelöst, wenn an einer *Musa*-Infloreszenz unmittelbar vor der Ankunft eines patrouillierenden Männchens ein anderes Tier gegessen hatte, welches sich bei Ankunft des Männchens nicht mehr im für das menschliche Auge einsehbaren Umfeld aufhielt. In diesen Fällen begann das patrouillierende Männchen daraufhin ausgeprägt

unter dem Blütenstand und um diesen herum zu zirkeln, wobei es teilweise zeitgleich klatschte. Dieses Zirkeln wurde im Regelfall nur wenige Sekunden beibehalten, wobei sich das jeweilige Männchen währenddessen ununterbrochen im unmittelbaren Umfeld der entsprechenden Bananenstaude aufhielt. In den Minuten nach diesem Zirkeln wurde der betreffende Blütenstand besonders häufig von dem zuvor zirkelnden Männchen patrouilliert. Während des „focal animal samplings“, aber auch während der Telemetrie gelang mehrfach die Beobachtung, dass ein Männchen sein Zirkeln kurz unterbrach, um für wenige Sekunden sehr exponiert in der umliegenden Vegetation oder sogar an der Blüte zu landen und dabei kopfüber hängend mit den Flügeln zu schlagen. Kam während des Zirkelns eines Männchens ein zweites Tier hinzu, wurde dieses häufig von dem zirkelnden Männchen umkreist, wobei auch hier wiederholt beobachtet wurde, dass das Männchen sein Zirkeln unterbrach, um kopfüber in der Vegetation zu landen und mit den Flügeln zu schlagen.

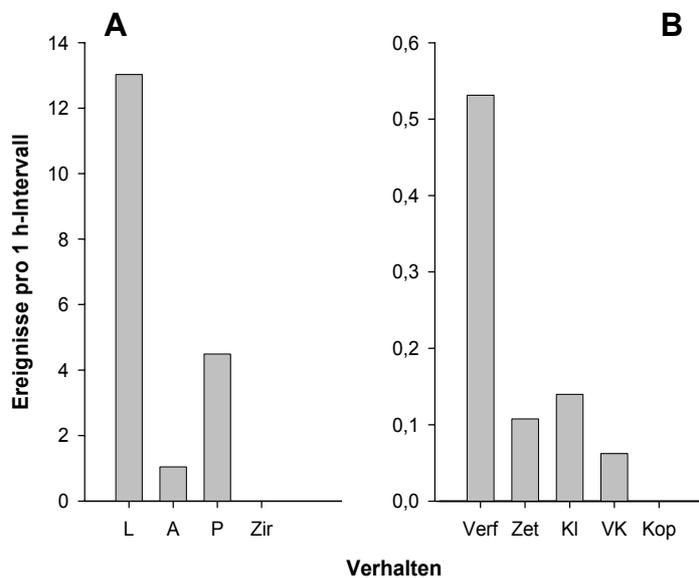
Traf ein männlicher *Macroglossus minimus* während einer Patrouille auf einen an der Blüte sitzenden *Eonycteris spelaea*, so wurde dieses viel größere Tier häufig massiv mit Klatschen und direktem physischen Kontakt, seltener mit Zetern bedrängt. Das Flügelklatschen und Zetern eines Männchens hielt auch während der sich zumeist daran anschließenden Verfolgung an. Dieses Verhalten konnte auch bei der Begegnung zweier *Macroglossus minimus* auftreten. In all den Fällen mit der Beteiligung eines „focal animals“ wurde nur jeweils ein an der Interaktion beteiligtes Individuum identifiziert (keine erfasste Interaktion zweier „focal animals“). Deshalb konnte das Geschlecht des jeweils unerkannten Tieres nicht bestimmt werden. In einem Fall verkrallten sich ein Männchen und ein anderes Tier laut klatschend im Luftraum direkt vor einer Infloreszenz und stürzten dabei fast auf den Boden.

Die Anwesenheit mehrerer *Eonycteris spelaea* im Umfeld der am 24.02.2001 beobachteten *Musa*-Infloreszenz war für die zweite Häufung der Patrouillen des Männchens in Abb. 31 D zwischen 0:40 und 0:56 Uhr verantwortlich. In dieser Zeit wurden zudem 11 Verfolgungen von *Eonycteris spelaea* durch das beobachtete Männchen erfasst, wobei einer Verfolgung eine physische Interaktion auf dem Blütenstand vorausgegangen war.

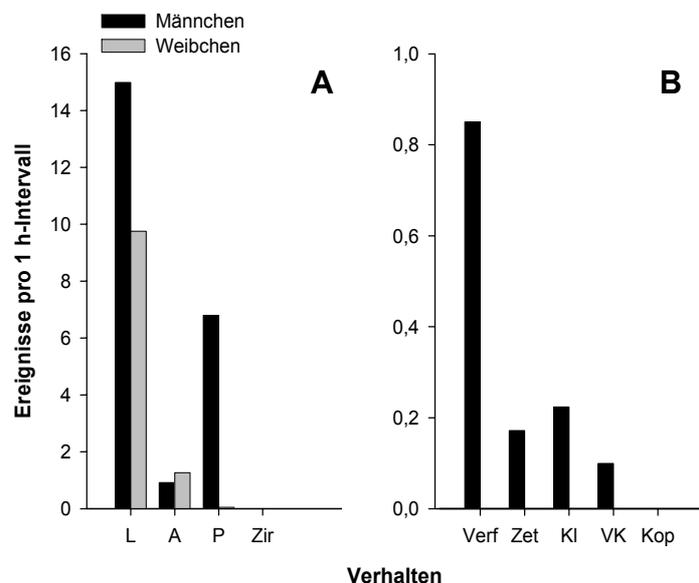
#### *Blütenbesuchsverhalten an Kunstblüten im Flugkäfig*

Die Gesamtdauer aller Beobachtungsabschnitte (n=40) im Flugkäfig betrug 27,6 h, ein „focal animal sampling“ hatte eine durchschnittliche Dauer von 0,7 h. Während eines Beobachtungsintervalls wurden alle zu diesem Zeitpunkt im Flugkäfig vorhandenen Individuen erfasst (durchschnittlich  $5,8 \pm 0,4$  „focal animals“; insgesamt n=8 Individuen, davon n=5 Männchen und n=3 Weibchen).

Insgesamt wurden an den beobachteten Kunstblüten 1953 Landungen, 163 Anflüge und 553 Patrouillen zweifelsfrei identifizierter Individuen erfasst. Bei den interaktiven Verhaltensweisen kamen 67 Verfolgungen, 10 Mal das Zetern und 12 Mal das Klatschen sowie 5 versuchte Kopulationen vor. Die Abbildung 33 zeigt die mittlere Anzahl der pro Beobachtungsstunde für jedes Individuum erfassten Verhaltensweisen, Abbildung 34 zeigt diese Daten getrennt nach Geschlecht der „focal animals“.



**Abb. 33 A & B:** „Focal animal sampling“ von individuell markierten *Macroglossus minimus* (n=8) im Flugkäfig: Anzahl der in 1 h-Intervallen im unmittelbaren räumlichen Umfeld der Kunstblüten im Mittel pro Individuum registrierten Verhaltensweisen (n=40 Beobachtungsabschnitte, Gesamtdauer: 27,6 h); A: nicht interaktives Verhalten, B: interaktives Verhalten. Gesamtmittelwerte errechnet aus den Mittelwerten für jedes Individuum und jeden Beobachtungsabschnitt. Darstellung unabhängig vom Geschlecht. Erfassung und Charakterisierung des Verhaltens entsprechend dem Ethogramm in Tab. 11. Ergebnisse auf Beobachtungsintervalle mit 1 h Dauer extrapoliert, um den direkten Vergleich mit den Ergebnissen aus dem Freiland zu ermöglichen. Es bedeuten: in Darstellung A: L: Landung (n=1953), A: Anflug (n=163), P: Patrouille (n=553), Zir: Zirkeln (n=0). In Darstellung B: Verf: Verfolgung (n=67), Zet: Zetern (n=10), KI: Klatschen (n=12), VK: Versuchte Kopulation (n=5), Kop: Kopulation (n=0). Bei interaktiven Verhaltensweisen nur Darstellung des initiiierenden Tieres!



**Abb. 34 A & B:** „Focal animal sampling“ von individuell markierten *Macroglossus minimus*, getrennt nach Geschlecht (n=5 Männchen, n=3 Weibchen) im Flugkäfig: Anzahl der in 1 h-Intervallen im unmittelbaren räumlichen Umfeld der Kunstblüten im Mittel pro Individuum registrierten Verhaltensweisen (n=40 Beobachtungsabschnitte, Gesamtdauer: 27,6 h); A: nicht interaktives Verhalten, B: interaktives Verhalten. Gesamtmittelwerte errechnet aus den Mittelwerten für jedes Individuum und jeden Beobachtungsabschnitt. Erfassung und Charakterisierung des Verhaltens entsprechend dem Ethogramm in Tab. 11. Ergebnisse auf Beobachtungsintervalle mit 1 h Dauer extrapoliert, um den direkten Vergleich mit den Ergebnissen aus dem Freiland zu ermöglichen. Es bedeuten (M/W): in Darstellung A: L: Landung (n=1239/714), A: Anflug (n=77/86), P: Patrouille (n=550/3), Zir: Zirkeln (n=0/0). In Darstellung B: Verf: Verfolgung (n=67/0), Zet: Zetern (n=10/0), KI: Klatschen (n=12/0), VK: Versuchte Kopulation (n=5/0), Kop: Kopulation (n=0/0). Bei interaktiven Verhaltensweisen nur Darstellung des initiiierenden Tieres!

Die männlichen *Macroglossus minimus* patrouillierten im Flugkäfig – wie an den Infloreszenzen von *Musa x paradisiaca* – sehr häufig vor den Kunstblüten und zeigten das gesamte Spektrum der im Freiland erfassten interaktiven Verhaltensweisen. Bis auf 3 Ereignisse wurden alle der erfassten Patrouillen (99 %, n=550) bei den männlichen „focal animals“ registriert, diese waren auch ausnahmslos die zeternden und klatschenden Tiere sowie die Verfolger. Allerdings wurden von den männlichen „focal animals“ nicht nur andere Männchen verfolgt, sondern in 46 % aller erfassten Fälle auch Weibchen; das jeweils verfolgende Männchen zeterte und klatschte regelmäßig sowohl während der Verfolgungen eines anderen Männchens als auch eines Weibchens. Der Anteil der Verfolgungen von Weibchen entsprach jedoch dem Verhältnis der insgesamt beobachteten weiblichen zu den männlichen „focal animals“ (Chi-Quadrat Test mit Yates-Korrektur,  $\chi^2=1,01$ ,  $p>0,05$ ).

Entgegen meinen Erwartungen gab es bei den jeweils zusammen im Flugkäfig gehaltenen Tieren keine Hinweise auf eine Aufteilung des im Käfig verfügbaren Raumes zwischen einzelnen Individuen oder einer Monopolisierung bestimmter Kunstblüten. Männliche *Macroglossus minimus*, welche im Freiland klar voneinander abgegrenzte Territorien etablierten, taten dies im Käfig nicht. Dies traf auch für die zwei zunächst in Kampong Kuantan zeitgleich telemetrierten Männchen hellblau/08 und schwarz/128 zu, welche aneinander grenzende, jedoch nicht überlappende Territorien etabliert hatten (Abb. 14 D). Im Flugkäfig besuchten beide Männchen regelmäßig dieselben Kunstblüten. Während der nächtlichen Ruhephasen sowie am Tage waren ausnahmslos alle Tiere solitär.

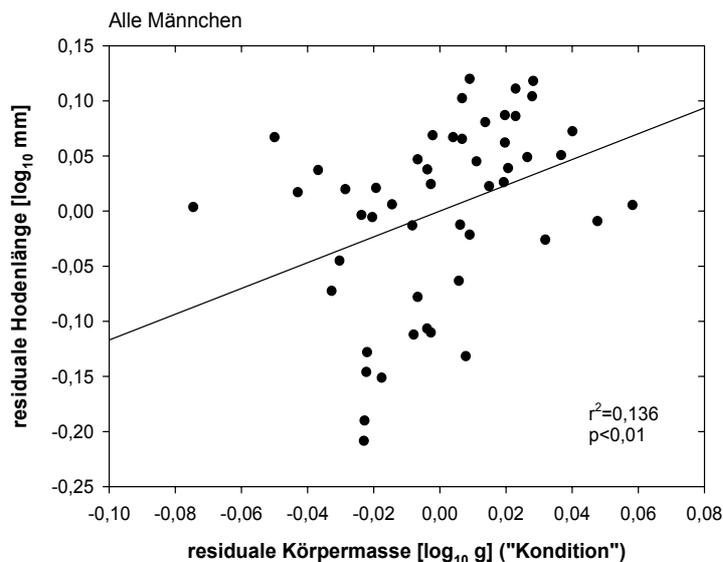
Wie während des „focal animal samplings“ im Freiland waren die männlichen *Macroglossus minimus* auch im Flugkäfig deutlich präsenter an den Blüten als die Weibchen. Mit durchschnittlich  $23,7 \pm 10,3$  Erfassungen pro Stunde konnten die Männchen mehr als doppelt so oft an den Kunstblüten erfasst werden wie die Weibchen mit  $11,1 \pm 6,1$  Erfassungen pro Stunde.

5 Mal während der gesamten Beobachtungsabschnitte versuchte ein Männchen (n=2 Individuen) mit einem auf der jeweiligen beobachteten Kunstblüte gelandeten weiblichen Tier (n=2 Individuen) zu kopulieren. Allerdings kam es in keinem dieser Fälle zu einer erfolgreichen Paarung.

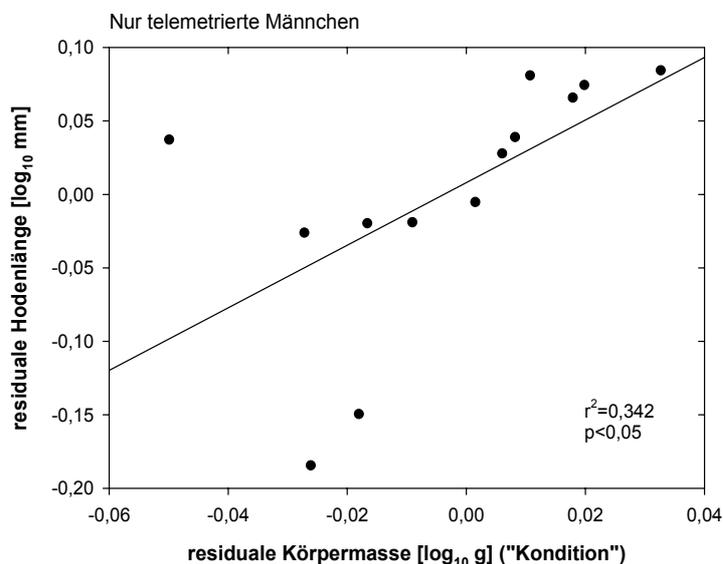
### 3.7. Hodengröße und körperliche Kondition

Die körpergrößenbereinigte residuale Hodenlänge hing hoch signifikant positiv von der körpergrößenbereinigten residualen Körpermasse ab ( $r=0,368$ ,  $r^2=0,136$ ,  $p<0,01$ ,  $n=50$ ). Damit galt nach der Eliminierung allometrischer Effekte bei den Männchen: Je schwerer ein Männchen und damit je besser seine Kondition war, desto größer waren seine Hoden.

Der Zusammenhang zwischen der Erfassungshäufigkeit und der  $HL_{res}$  (körpergröße- und körpermassebereinigte residuale Hodenlänge; berechnet aus der körpergrößenbereinigten residualen Körpermasse und der körpergrößenbereinigten residualen Hodenlänge, Abb. 35) eines adulten Männchens war signifikant (Pearson-Korrelation,  $r=0,309$ ,  $p<0,05$ ,  $n=50$ ); die Erfassungshäufigkeit korrelierte mit der nicht körpergröße- und körpermassebereinigten Hodenlänge (Messwerte!) hoch signifikant (Pearson-Korrelation,  $r=0,274$ ,  $p<0,01$ ,  $n=50$ ). Je häufiger also ein Männchen erfasst worden war, desto größer waren seine Hoden. Die mittlere Länge der Hoden jener adulten Männchen, die mehr als dreimal gefangen wurden ( $8,3 \pm 0,9$  mm,  $n=12$ ) war 22 % größer als die mittlere Hodenlänge der höchstens dreimal gefangenen Männchen ( $6,8 \pm 1,2$  mm,  $n=38$ ); dieser Unterschied ist höchst signifikant (t-Test,  $t=-3,989$ ,  $df=48$ ,  $p=0,0002$ ).



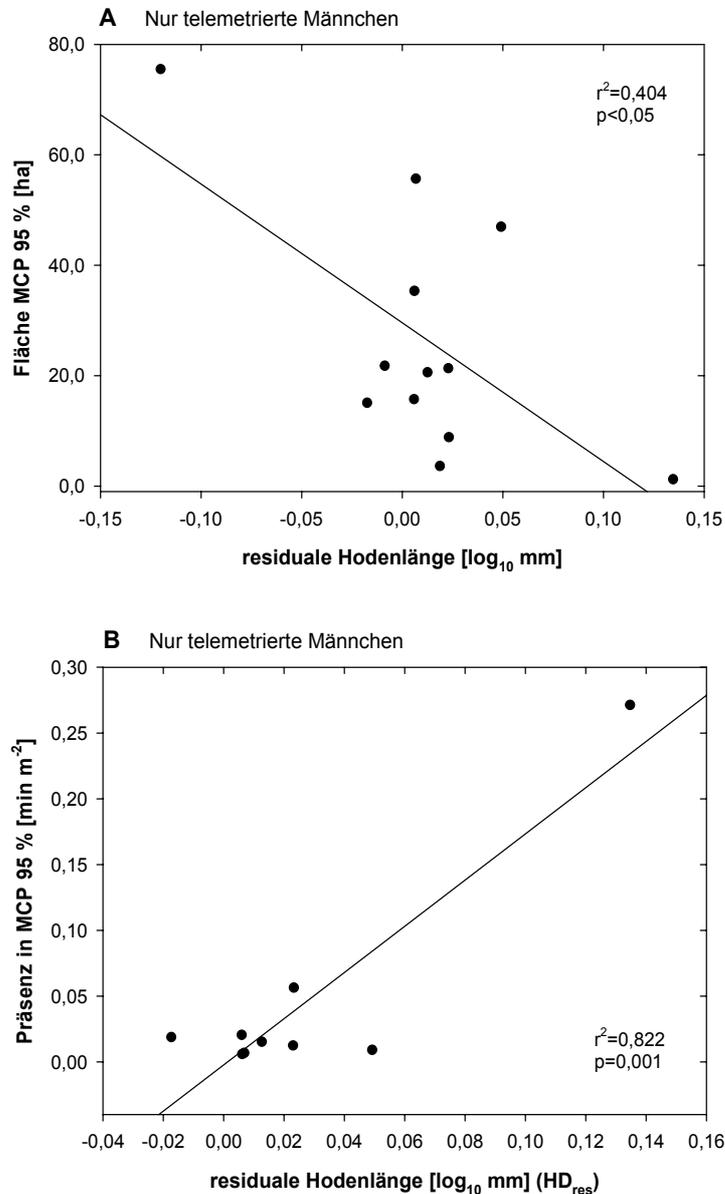
**Abb. 35:** Regression der residualen Hodenlänge mit der residualen Körpermasse von *Macroglossus minimus*. Die Residuen (Abstände der individuellen Werte auf die Regressionsgerade) ergaben die körpergröße- und körpermassebereinigte Hodenlänge ( $HL_{res}$ ). Nur adulte Männchen, bei denen die Hodenlänge gemessen wurde ( $n=50$ ). Lagen mehrere Messwerte der Hodenlänge eines Individuums vor, wurde der größte Wert für die Berechnung der Residuen herangezogen. Daten zu den Hodenlängen ab dem Jahr 2000 in Kampong Kuantan erhoben. Die residuale Hodenlänge und die residuale Körpermasse sind körpergrößenbereinigt, alle Daten wurden vor der Berechnung  $\log_{10}$ -transformiert.



**Abb. 36:** Regression der residualen Hodenlänge mit der residualen Körpermasse von *Macroglossus minimus*. Die Residuen (Abstände der individuellen Werte auf die Regressionsgerade) ergaben die körpergröße- und körpermassebereinigte Hodenlänge ( $HL_{res}$ ). Neuberechnung der  $HL_{res}$  nur für jene adulten Männchen, die ab dem Jahr 2000 telemetriert worden waren und bei denen die Hodenlänge gemessen wurde ( $n=13$ ). Lagen mehrere Messwerte der Hodenlänge eines Individuums vor, wurde der größte Wert für die Berechnung der Residuen herangezogen. Die residuale Hodenlänge und die residuale Körpermasse sind körpergrößenbereinigt, alle Daten wurden vor der Berechnung  $\log_{10}$ -transformiert.

Die Flächengröße der Aktionsräume (MCP 95 %) der telemetrierten Männchen hing hoch signifikant negativ von ihrer  $HL_{res}$  ab ( $r=-0,714$ ,  $r^2=0,510$ ,  $p<0,01$ ,  $n=12$ ). Je größer der Hoden eines telemetrierten Männchens war, desto kleiner war sein Aktionsraum. Damit stieg die Präsenz (Aktivitätsdauer pro Flächeneinheit: Anteil der gesamten nächtlichen Aktivitätsdauer pro  $m^2$  des Aktionsraums) des Tieres an: Männchen mit großen  $HL_{res}$  verbrachten mehr Zeit pro  $m^2$  ihres Aktionsraums als Männchen mit kleinem  $HL_{res}$  ( $r=0,741$ ,  $r^2=0,549$ ,  $p<0,05$ ,  $n=9$ ). Die Abhängigkeit der Präsenz der telemetrierten Männchen pro  $m^2$  ihrer Aktionsräume (MCP 95 %) von der  $HL_{res}$  wurde noch deutlicher, wenn die  $HL_{res}$  nur für diese Männchen neu berechnet (Abb. 36) und die Präsenz jedes dieser Männchen über seiner  $HL_{res}$  aufgetragen wurde ( $r=0,907$ ,  $r^2=0,822$ ,  $p=0,001$ ,  $n=9$ , Abb. 37 B); die Größe des Aktionsraums eines Männchens hing auch in diesem Fall signifikant negativ von seiner  $HL_{res}$  ab ( $r=-0,635$ ,  $r^2=0,404$ ,  $p<0,05$ ,  $n=12$ , Abb. 37 A). Folglich erreichten die Männchen die Erhöhung ihrer Präsenz nicht durch die Steigerung ihrer Aktivität ( $r=0,394$ ,  $r^2=0,155$ ,  $p>0,05$ ,  $n=10$ ), sondern durch die Verringerung der Größe ihrer Aktionsräume. Somit hatte ein Männchen mit guter körperlicher Kondition und damit großen Hoden einen kleineren Aktionsraum und innerhalb diesem eine höhere Präsenz als ein Männchen mit kleinen Hoden und schlechterer Kondition.

Die Präsenz eines Männchens in seinen „core use areas“ (Cluster 85 %) hing ebenfalls signifikant von seiner  $HL_{res}$  ( $HL_{res}$  nur für telemetrierte Männchen berechnet;  $r=0,698$ ,  $r^2=0,487$ ,  $p<0,05$ ,  $n=9$ ). Hingegen war kein Zusammenhang zwischen der Fläche der „core use areas“ (Cluster 85 %) und der  $HL_{res}$  erkennbar ( $r=-0,351$ ,  $r^2=0,123$ ,  $p>0,05$ ,  $n=12$ ).



**Abb. 37 A & B:** Regression der Fläche der MCP 95 % sowie der Präsenz in den MCP 95 % [min Aktivität  $\text{m}^{-2}$ ] mit der residualen körpergröße- und körpermassebereinigten Hodenlänge ( $HL_{res}$ ) von *Macroglossus minimus*. Neuberechnung der  $HL_{res}$  nur für jene adulten Männchen, die ab dem Jahr 2000 telemetriert worden waren und bei denen die Hodenlänge gemessen wurde ( $n=13$ ) (Abb. 36)! In die Darstellungen A wurden nur jene adulten Männchen einbezogen, für die (a) die Hodenlänge gemessen wurde und (b) Berechnungen des MCP 95 % erstellt wurden ( $n=12$ ), in Darstellung B wurden nur jene adulten Männchen einbezogen, für die zusätzlich zu den unter (a) und (b) genannten Punkten noch (c) lückenlose Aktivitätsprotokolle des gesamten Nachtverlaufs erstellt wurden ( $n=9$ ). Darstellung A zeigt die Regression für die Fläche der 95 % MCP, Darstellung B zeigt die Regression für die Präsenz in allen Nächten, in welchen lückenlose Aktivitätsprotokolle aufgezeichnet werden konnten. Lagen mehrere Messwerte der Hodenlänge eines Individuums vor, wurde der größte für die Berechnung der Residuen herangezogen. Daten zu Hodenlängen ab dem Jahr 2000 im Untersuchungsgebiet und auf der Versuchsfläche erhoben. Alle Daten wurden vor der Berechnung  $\log_{10}$ -transformiert. Die „Extremwerte“ der  $HL_{res}$  in den Darstellungen A und B lagen innerhalb der Streubreite der für alle Männchen berechneten Werte (vgl. Abb. 35). Deshalb wurden sie nicht aus der Analyse ausgeschlossen!

Da sich die Aktivitätsbudgets der telemetrierten Männchen in Voll- und Neumondnächten signifikant unterschieden, erwartete ich, dass sich auch die Präsenz dieser Männchen in ihren Aktionsräumen in Voll- und Neumondnächten unterscheiden sollte. Entsprechend dieser Erwartung hing die Präsenz eines Männchens in seinem MCP 95 % in Neumondnächten (Zeitraum: abnehmender Halbmond über Neumond bis zunehmender Halbmond) höchst signifikant von der  $HL_{res}$  ab ( $r=0,998$ ,  $r^2=0,997$ ,  $p<0,0001$ ,  $n=5$ ). In Vollmondnächten (Zeitraum: zunehmender Halbmond über Vollmond bis abnehmender Halbmond) hingegen war keine Abhängigkeit der Präsenz von der  $HL_{res}$  zu erkennen ( $r=-0,19$ ,  $r^2=0,000$ ,  $p>0,5$ ,  $n=8$ ). Folglich steigerte ein Männchen in Neumondnächten gegenüber Vollmondnächten seine Flugaktivität und damit seine Präsenz pro Flächeneinheit seines Aktionsraums. Die Erhöhung der Präsenz eines Männchens hing dabei jedoch ab von seiner  $HL_{res}$  bzw. seiner Kondition.

## 4. Diskussion

### 4.1. Realisierung der Koexistenz von *Eonycteris spelaea* und *Macroglossus minimus*

Die auf den Nahrungsressourcen basierende Nischenüberlappung von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* in Kampong Kuantan war erheblich. Zwar nutzte dieses Ensemble (Patterson et al. 2003) nur etwa die Hälfte der anhand der Pollenproben aus ihrem Fell nachgewiesenen Nahrungspflanzenarten gemeinsam, jedoch waren die nicht gemeinsam genutzten Pflanzenarten ihrer Seltenheit in den Pollenproben entsprechend nur von untergeordneter Bedeutung für die Ernährung der Flughunde. In Kampong Kuantan bevorzugten beide Flughundarten ganzjährig die gleichen Hauptnahrungspflanzen *Musa x paradisiaca* und *Sonneratia caseolaris* und zeigten damit eine „shared preference resource allocation“ (Helversen & Winter 2003). Dieses Konzept wurde als „shared preference habitat selection“ für koexistierende Arten beschrieben, die unabhängig voneinander im gleichen Habitat die größte Nahrungserwerbseffizienz haben (z.B. Rosenzweig 1991, Ziv et al. 1995). Da *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* in Kampong Kuantan ganzjährig koexistierten, könnte diese gemeinsame Nutzung der Hauptnahrungspflanzen zumindest in Zeiten der Nahrungsknappheit zu einem interspezifischen Wettbewerb um die Nahrungsressourcen geführt haben (z.B. Begon et al. 1991, Putman 1994).

Da beide Arten obligat nektarivor sind (Pijl 1936, Start 1974, Gould 1978), kann ausgeschlossen werden, dass eine der beiden Arten in Zeiten geringer Nektarmengen temporär zu einer frugivoren Nahrungserwerbsstrategie wechselte wie dies von Heithaus et al. (1975) und Tschapka (2004) für Artengemeinschaften nektarivorer Glossophaginen aus Costa Rica beschrieben wurde. Die Koexistenz von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* in Kampong Kuantan musste also durch die Unterschiede beider Arten bezüglich Morphologie, Verhalten, Energiebedarf und Spezialisierung (Nischenbreite) realisiert sein. Auf diese Aspekte wird im Folgenden eingegangen.

#### 4.1.1. Ökomorphologische Aspekte

Die Proportionen der Flügel von Fledertieren weisen von Art zu Art Unterschiede auf. Diese Unterschiede stehen zumeist im Zusammenhang mit der Ernährungsweise der Tiere und ermöglichen Rückschlüsse auf die Nische, die eine bestimmte Art einnimmt (Findley & Wilson 1982, Altringham 1996). *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* unterschieden sich sowohl hinsichtlich der Flügelgeometrie als auch hinsichtlich ihrer Körpergröße und Körpermasse, wodurch sich sehr unterschiedliche Flugeigenschaften ergaben. Während der kleinere und leichtere *Macroglossus minimus* zu einem sehr manövrierfähigen, aber langsamen Flug befähigt war, war der größere und deutlich schwerere *Eonycteris spelaea* ein sehr schneller, aber wenig manövrierfähiger Flieger (vgl. Findley et al. 1972).

Diese morphologischen Unterschiede führten zu unterschiedlichen Strategien der beiden Arten beim Blütenbesuch und hatten zur Folge, dass sich die beiden Flughundarten vor allem an *Sonneratia caseolaris* hinsichtlich der kleinräumigen Nutzung der Blüten unterschieden. Während *Macroglossus minimus* aufgrund seiner Manövrierfähigkeit dazu in der Lage war, auch versteckte und schwieriger anzufliegende Blüten zu besuchen, konnte *Eonycteris spelaea* nie beim Besuch dieser Blüten (Blüten der Zugänglichkeitsklassen 3 und 4, Kap. 2) beobachtet werden. Aufgrund der Körpergröße und der in Anbetracht der hohen Flügelflächenbelastung erforderlichen großen Fluggeschwindigkeit war *Eonycteris spelaea* nicht in der Lage, im dichten Ast- und Blätterwerk nach versteckten Blüten zu suchen. Folglich blieb die Blütenbesuchstätigkeit von *Eonycteris spelaea* an *Sonneratia caseolaris* auf exponierte Blüten beschränkt.

Allerdings wurden die Blüten der Zugänglichkeitsklassen 3 und 4 auch von *Macroglossus minimus* nicht regelmäßig ausgebeutet, wie an den großen „standing crops“ vor allem der Blüten

der Klasse 4 (Kap. 2) zu sehen war. Es muss angenommen werden, dass für *Macroglossus minimus* trotz dessen guter Manövrierfähigkeit mit abnehmender Zugänglichkeit der Blüten der Energieaufwand und damit die Kosten des Blütenbesuchs stark anstiegen. Wahrscheinlich war zudem das Prädationsrisiko für Flughunde im Kroneninneren von *Sonneratia caseolaris* durch die dort regelmäßig angetroffenen Schlangen erheblich größer als an exponierten Blüten.

Es besteht aber auch die Möglichkeit, dass der in Gruppen auf Nahrungssuche gehende *Eonycteris spelaea* nicht den gesamten Nektar der von ihm besuchten exponierten Blüten ausbeutete, womit nach dem Abflug der Gruppen in den jeweiligen Blüten unter Umständen ausreichend Nektar für *Macroglossus minimus* zurückgeblieben sein könnte. So zeigten Howell & Hartl (1980) im Experiment an Kunstblüten, dass die Gruppen von *Leptonycteris curasoae* nach Verlassen einer Kunstblütengruppe im Mittel nur 75 % des in den Kunstblüten enthaltenen Nektars ausgebeutet hatten. Falls die von *Eonycteris spelaea* in Kampong Kuantan besuchten Blüten jedoch so stark ausgebeutet worden waren, dass in ihnen für *Macroglossus minimus* nicht mehr genügend Nektar zur Erzielung eines Nettoenergiegewinns vorhanden war, könnte dieser kurzfristig auf die versteckteren Blüten, deren Ausbeutung mit größeren Kosten verbunden war, ausgewichen sein.

Neben dieser zugänglichkeitsabhängigen Anflugverteilung kam es außerdem zu einer Höhenzonierung der beiden Flughundarten in den *Sonneratia caseolaris*-Beständen: Während *Macroglossus minimus* Blüten in allen Kronenbereichen besuchte und auch regelmäßig beim Besuch der knapp über Grund oder dem Wasserspiegel hängenden Blüten beobachtet werden konnte, blieb *Eonycteris spelaea* auf Blüten in den mittleren und oberen Baumregionen von *Sonneratia caseolaris* beschränkt. Letztere Art besuchte nur Blüten, die sich in einigen Metern Höhe über dem Grund bzw. Wasserspiegel befanden; dies zeigten sowohl die Videoaufnahmen an bodennahen Blüten (bis in etwa 2,5 m Höhe) als auch die Erfassung des Blütenbesucherspektrums an *Sonneratia caseolaris* (Kap. 1). Diese Meidung tief hängender Blüten resultierte wahrscheinlich ebenfalls aus der eingeschränkten Manövrierfähigkeit von *Eonycteris spelaea* sowie seiner großen Körpermasse und diente eventuell schlichtweg dazu, beim Abflug von den Blüten, bei dem sich *Eonycteris spelaea* zunächst ein kurzes Stück rückwärts fallen ließ, nicht ins Wasser zu fallen oder auf den Boden zu stürzen. Heithaus et al. (1974) vermuteten, dass die Präferenz von *Phyllostomus discolor* für höhere Blüten an *Bauhinia pauletia* über die dabei entstehende räumliche Differenzierung die Koexistenz weiterer nektarivorer Fledermausarten ermöglicht.

#### 4.1.2. Energetische Aspekte

Nach Helvesen & Winter (2003) haben große nektarivore Fledertierarten wie *Eonycteris spelaea* gegenüber kleineren Arten wie *Macroglossus minimus* mehrere energetische Vorteile: (1) Sie besitzen eine größere Absolutmasse an Körperfett, was ihnen ein längeres Überleben auf Basis der Körperfette ermöglicht, da der relative metabolische Umsatz mit zunehmender Körpergröße sinkt (2) sie verbrauchen beim Streckenflug weniger Energie pro Gramm Körpermasse als kleinere Arten, weshalb sie billiger fliegen können und (3) sie können schneller fliegen (Winter 1999).

Daraus folgt für die Nahrungssuchstrategien von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea*, dass letzterer aufgrund des schnelleren Fluges und der größeren Energiereserven während der Nahrungssuche ein wesentlich größeres Gebiet abdecken kann. Die dadurch erlangte großräumige Ortskenntnis und die Nahrungssuche in Gruppen ermöglicht *Eonycteris spelaea* das Auffinden und die Nutzung der nur kurzfristig bestehenden „hot spots“ eines großen Nektarangebotes blühender „big bang“-Pflanzen (Start 1974). Hierbei dürften auch potentiell unbelohnte Erkundungsflüge der Tiere durch die vorhandenen Energiereserven abgedeckt werden (Helvesen & Winter 2003). Die gemeinsame Nahrungssuche in Gruppen bietet den auf die Ausbeutung von „big bang“-Blühern spezialisierten nektarivoren Fledertierarten wie *Eonycteris spelaea* mehrere Vorteile wie z.B. das schnellere Auffinden verstreuter „hot spots“ großer

Nektardichte und die Vermeidung bereits ausgebeuteter Blütengruppen (Howell 1979, Fleming 1982) sowie ein reduziertes Prädationsrisiko (Verdünnungseffekt, z.B. Krebs & Davies 1996, Alcock 2001). Ward & Zahavi (1973) vermuteten, dass die Quartiere von in Kolonien lebenden Vogelarten als „Informationszentralen“ dienen, in welchen die Gruppenmitglieder das Wissen anderer Gruppenmitglieder über ergiebige Nahrungsressourcen „parasitieren“.

Allerdings haben große Fledertierarten auch einige energetische Nachteile gegenüber kleineren Arten. Die geringen Blütendichten der Nahrungspflanzen des „steady state“-Typs stellen große nektarivore Fledertierarten wie *Eonycteris spelaea* hinsichtlich der Deckung ihres täglichen Energiebedarfes vor größere Probleme als kleinere Arten wie *Macroglossus minimus*. Aus Sicht eines nektarivoren Fledertieres ist die Nahrungsenergie-dichte eines Habitats eine Funktion aus dem mittleren Abstand zwischen benachbarten Blüten sowie der mittleren Energiemenge, die bei dem Besuch einer dieser Blüten erzielt werden kann (Helversen & Winter 2003). Diese Autoren zeigten, dass bei identischen Blütenabständen kleinere nektarivore Fledertierarten mit geringeren Nektarenergiemengen auskommen können als größere Arten; bei größeren Arten wird das Kosten-Nutzen-Verhältnis des Blütenbesuchs bei abnehmender, pro Blütenbesuch erzielter Nektarenergiemenge aufgrund ihres größeren absoluten Tagesenergiebedarfs viel eher negativ als bei kleineren Arten. Daraus folgt, dass *Eonycteris spelaea* eine größere „giving up density“ (GUD, z.B. Brown et al. 1997) hat als *Macroglossus minimus*, diesem also im Wettbewerb unterlegen ist.

Der in Gruppen auf Nahrungssuche gehende *Eonycteris spelaea* benötigt zudem eine Nahrungsmenge, die um ein der Gruppengröße entsprechendes Vielfaches größer sein muss, als für ein einzelnes Tier notwendig ist. Dies erschwert die Nahrungssuche dieser Flughundart in Habitaten mit geringer Blütendichte bzw. an Nahrungspflanzen des „steady state“-Typs. Der interspezifische Wettbewerb von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* um die vorhandenen Nahrungsressourcen führt bei sinkenden Energieausbeuten der Blütenbesuche letztlich zur Verdrängung von *Eonycteris spelaea*, der größeren der beiden Arten mit den höheren Ansprüchen bezüglich der erforderlichen Belohnungsmengen bei einer gegebenen Blütendichte (Konkurrenz durch Ausbeutung, „interspecific exploitation competition“, Begon et al. 1991 & 1997, Putman 1994, Krebs & Davies 1996, Helversen & Winter 2003). Nahrungspflanzen des „steady state“-Typs wie *Sonneratia caseolaris* können folglich von *Macroglossus minimus* effizienter ausgebeutet werden als von *Eonycteris spelaea*. Dass *Eonycteris spelaea* pro Blütenbesuch größere Energiemengen als *Macroglossus minimus* aufnehmen muss, bestätigte sich sehr deutlich beim Blütenbesuch an *Musa x paradisiaca*, an der *Eonycteris spelaea* im nächtlichen Mittel pro Landung mehr als doppelt so viele Blüten ausbeutete wie *Macroglossus minimus*. Trotzdem nahm *Macroglossus minimus* im nächtlichen Mittel pro Landung an der Kulturbanane rund doppelt soviel Energie pro g Körpermasse auf als *Eonycteris spelaea*.

Während also *Eonycteris spelaea* vorwiegend nahrungsenergetische „hot spots“ ausbeutete, kam *Macroglossus minimus* mit geringeren Belohnungsmengen zurecht und war deshalb in der Lage, sich in Zeiten der Nahrungsknappheit auch bei wesentlich geringeren Energiedichten in Kampong Kuantan zu halten als *Eonycteris spelaea* (vgl. Kotler & Brown 1988).

#### 4.1.3. Interspezifische Territorialität

Während sich bei der Konkurrenz durch Ausbeutung die um Nahrungsressourcen konkurrierenden Arten nicht notwendigerweise begegnen müssen, kommt es bei der „interference competition“ zu direkten Begegnungen der Arten während der Nutzung der Ressourcen (z.B. Putman 1994, Sutherland 1996). Dabei reicht die Spanne der möglichen Interferenz von der einfachen Störung bei dem Versuch der gleichzeitigen Nahrungsaufnahme bis hin zu aggressivem Verhalten. Neben den regelmäßig beobachteten, zeitgleichen Anflügen von *Macroglossus minimus* und *Eonycteris spelaea* an Blüten, welche ausnahmslos den Abflug beider beteiligter Individuen zur Folge hatte, interferierten die territorialen Männchen von *Macroglossus minimus* auch direkt mit den Individuen von *Eonycteris spelaea*. Während für einige nektarivore

Vogelarten interspezifische Territorialität nachgewiesen wurde (z.B. Ford 1979, McFarland 1996, Dearborn 1998), liegen für nektarivore Glossophaginen bislang keine vergleichbaren Beobachtungen vor (Helvesen & Winter 2003), allerdings diskutierte Tschapka (1998) ein Verjagen von *Hylonycteris underwoodi* durch *Glossophaga commissarisi*. Mit diesem aggressiven Verhalten versuchten territoriale Männchen von *Macroglossus minimus* wahrscheinlich Nahrungsquellen innerhalb ihres jeweiligen Aktionsraumes zu monopolisieren, was im Zusammenhang mit dem Paarungssystem dieser Art stehen könnte. In ausnahmslos allen beobachteten Fällen gelang es dem jeweiligen Männchen, *Eonycteris spelaea* entweder von der Landung an einer Blüte abzuhalten oder ein bereits gelandetes Tier von der Blüte zu vertreiben. Es kann angenommen werden, dass diese wiederholte physische Interaktion mit den Individuen einer Gruppe von *Eonycteris spelaea* diese zu einem früheren Abflug aus den jeweiligen Arealen veranlasste, als dies bei „ungestörtem“ Blütenbesuch der Fall gewesen wäre. Ein territoriales Männchen von *Macroglossus minimus* würde auf diese Weise eine geringere Nektarausbeutung durch *Eonycteris spelaea* in seinem Aktionsraum erreichen.

#### 4.1.4. Räumliche Unterschiede der Ressourcennutzung

Neben den bereits beschriebenen Unterschieden in der kleinräumigen Nutzung der Blüten von *Sonneratia caseolaris* unterschieden sich die beiden nektarivoren Flughundarten auch hinsichtlich ihrer Habitatnutzung. Während der in Kampong Kuantan residente *Macroglossus minimus* nur sehr kleine nächtliche Aktionsräume nutzte und in diesen ortstreu verblieb, verfügte der nicht in Kampong Kuantan residente *Eonycteris spelaea* über die Möglichkeit, großräumig sehr flexibel auf sich verändernde Nahrungsressourcendichten und Nahrungsverfügbarkeiten zu reagieren. Deshalb konnte *Eonycteris spelaea* nahrungsenenergetische „hot spots“ ausbeuten, deren Nutzung einem Individuum von *Macroglossus minimus* zumindest so lange verwehrt blieb, wie sie nicht innerhalb seines Aktionsraumes auftraten. Allerdings zeigten die Ergebnisse von Start (1974), dass *Eonycteris spelaea* aufgrund der nur saisonalen Blütezeit der „big bang“-Pflanzen auch ganzjährig Blüten der Pflanzen des „steady state“-Typs besucht. Insofern ist anzunehmen, dass die in den Pollenproben aus dem Fell gefangener *Eonycteris spelaea* nachgewiesenen Pollentypen nur einen kleinen Teil des gesamten Nahrungsspektrums dieser Flughundart repräsentierten. Ein Nachweis dafür, dass die Tiere auch außerhalb des Untersuchungsgebietes auf Nahrungssuche gingen, ist der in einigen Proben vertretene Pollen von *Ceiba pentandra*, von welcher kein einziges bekanntes Exemplar im weiteren Umfeld des Untersuchungsgebietes wuchs. Zudem befanden sich in vielen Pollenproben aus dem Fell von *Eonycteris spelaea* große Mengen intakter Pollenkörner von *Musa spp.*, was auf den Besuch außerhalb Kampong Kuantans wachsender Wildbananen schließen ließ, da die Stauden der Kulturbananen im Untersuchungsgebiet keinen oder nur sehr wenig, zumeist deformierten Pollen produzierten. Auch die von Start (1974) beschriebene intensive Nutzung der „big bang“-Pflanze *Durio zibethinus* durch *Eonycteris spelaea* wurde in vorliegender Arbeit bestätigt, wohingegen *Macroglossus minimus* diese Pflanze in Kampong Kuantan offenbar selbst dann nur selten nutzte, wenn sie in dem Aktionsraum eines Tieres zur Massenblüte kam. Aufgrund ihres ganzjährig residenten Vorkommens und ihrer vergleichsweise kleinen Aktionsräume vermute ich, dass die Individuen von *Macroglossus minimus* eine wesentlich detailliertere Kenntnis der in ihrem jeweiligen Aktionsraum vorhandenen Nahrungsquellen hatten als *Eonycteris spelaea* und diese deshalb effizienter als *Eonycteris spelaea* ausbeuten konnten (vgl. die von Thiele & Winter 2005 und Winter & Stich 2005 nachgewiesene präzise Ortskenntnis der neuweltlichen Glossophaginen).

#### 4.1.5. Zeitliche Unterschiede der Ressourcennutzung

Aufgrund der ganzjährigen „shared preference resource allocation“ beider Flughundarten in Kampong Kuantan gab es keine nennenswerten saisonalen Unterschiede bezüglich der Ressourcennutzung, wie dies z.B. von Heithaus et al. (1975) und Tschapka (2004) für Glossophaginen in Costa Rica beschrieben wurde. Allerdings führte die Zeitspanne, die *Eonycteris spe-*

*laea* für das Zurücklegen der Flugstrecke zwischen dem Tagesquartier und Kampong Kuantan benötigte dazu, dass dieser erst mehr als eine Stunde später als *Macroglossus minimus* mit der Nahrungssuche in Kampong Kuantan beginnen konnte. Das gleiche Szenario ergab sich am frühen Morgen, wenn *Eonycteris spelaea* den Rückflug in Richtung des Tagesquartiers antrat. Auch während des Nachtverlaufes traten die „flocks“ von *Eonycteris spelaea* in Kampong Kuantan nur zeitweilig auf; deren Verweildauer war zudem in der Regel nur sehr kurz (Start 1974). Dies bedeutet, dass *Macroglossus minimus* in den ersten Nachtstunden (größte Flugaktivität und größte Nektarenergiedichte!) sowie in Teilen der Nacht ohne interspezifischen Wettbewerb mit *Eonycteris spelaea* auf Nahrungssuche gehen konnte und somit auch eine Nischendifferenzierung entlang der Zeitachse erfolgte.

#### 4.2. Nahrungsressourcennutzung von *Macroglossus minimus*

Wären die Hauptnahrungspflanzen von *Macroglossus minimus* nur anhand der in den Proben aus dem Fell gefangener Individuen nachgewiesenen Pollentypen identifiziert worden, wäre *Musa x paradisiaca* eine viel geringere Bedeutung im Nahrungsspektrum dieser Flughundart beigemessen worden als *Sonneratia caseolaris*. Der Anteil der Kulturbanane an den Pollenfunden wurde sogar noch übertroffen von der saisonal blühenden *Eugenia spp.* Meine Beobachtungen während der Telemetrie sowie die Ergebnisse der Videoaufzeichnungen und des „focal animal samplings“ zeigen jedoch, dass *Musa x paradisiaca* einen wesentlich größeren Anteil am Nahrungsspektrum hatte, als ich dies anhand der Häufigkeit der Pollen dieser Pflanze feststellen konnte. Dies liegt daran, dass die *Musa*-Kulturformen zumeist triploid sind, weshalb sie keine oder nur stark verkümmerte Pollen bilden (Robinson 1996, Fortescue & Turner 2004). Da die Kulturbanane aber große Mengen Nektar produziert (Kap. 2), diente sie den Flughunden als wichtige Nahrungsquelle. Die Tatsache, dass jedes telemetrierte Individuum unabhängig vom Geschlecht bei der Nahrungssuche an Kulturbananenstauden nachgewiesen worden war und sich einige dieser Tiere sogar fast ausschließlich von *Musa x paradisiaca* ernährten, verdeutlicht deren Bedeutung. Zudem besuchte *Macroglossus minimus* nach dem Verblühen der *Sonneratia caseolaris*-Blüten in der zweiten Nachthälfte fast ausschließlich blühende Kulturbananenstauden. Die Methode des Pollennachweises eignete sich also nicht dazu, die Bedeutung dieser Pflanze für die Ernährung von *Macroglossus minimus* in Kampong Kuantan festzustellen. Der in den Proben aus dem Fell gefangener *Eonycteris spelaea* häufig in großen Mengen nachgewiesene intakte *Musa*-Pollen musste von diesen Flughunden aus umliegenden Gebieten nach Kampong Kuantan eingeschleppt worden sein.

Dass die nicht identifizierbaren Pollentypen T1 bis T6 nur relativ selten und dann nur in geringen Mengen in den Proben aus dem Fell von *Macroglossus minimus* vertreten waren, kann auch daran liegen, dass diese Pollen gar nicht von Pflanzen stammten, die von Flughunden besucht wurden, sondern von anderen Blütenbesuchern auf eine Nahrungspflanze der Flughunde übertragen worden waren. In 2 Proben, die an den Stempeln zweier Kulturbananen gewonnen worden waren, fanden sich neben sehr zahlreichen Pollen von *Sonneratia caseolaris* auch einige nicht näher identifizierte Pollentypen. Diese Pollen müssen von Blütenbesuchern (Flughunden, Faltern, Bienen etc.) bei der Landung an den Blüten der Kulturbanane auf diese übertragen worden sein. Denkbar ist, dass einige wenige Körner dieses so übertragenen Fremdpollens nun wiederum im Fell von Flughunden hängen blieben. Da die Flughunde während der Landung mit ihrer Unterseite Berührungskontakt auch zu anderen Blütenteilen hatten, müsste dieser Pollen nicht notwendigerweise am Stempel selbst haften.

*Macroglossus minimus* ernährte sich folglich in Kampong Kuantan zum weitaus größten Teil von den beiden „steady state“-Blütenpflanzen *Sonneratia caseolaris* und *Musa x paradisiaca*. Zwar hatten nicht alle telemetrierten Tiere „core use areas“ an den *Sonneratia*-Beständen, was aber darauf zurückgeführt werden kann, dass die *Sonneratia*-Blüten entlang der Flussufer wesentlich verteilter und weiträumiger angeordnet waren, als die vergleichsweise geklumpte Infloreszenzen der Kulturbanane und deshalb bei der Berechnung der „core use areas“ metho-

denbedingt untergewichtet wurden. Alle telemetrierten Individuen wurden aber entweder während der Telemetrie zweifelsfrei an *Sonneratia caseolaris* lokalisiert, oder in deren Fell waren große Mengen Pollens dieser Nahrungspflanze nachgewiesen worden.

Erstaunlich war der relativ große Anteil des Pollens von *Eugenia spp.* in den Proben, zumal während der Telemetrie der Blütenbesuch von *Eugenia malaccensis* nur für ein einziges Tier nachgewiesen worden war und auch keine sonstigen Nachweise des Blütenbesuches an anderen *Eugenia*-Arten gelangen. Aufgrund dieses Blütenbesuchsnachweises sowie des großen Anteils und der Häufigkeit dieses Pollentyps in den Proben kann ausgeschlossen werden, dass es sich um durch andere Blütenbesucher verschleppte Pollen handelte. Vielmehr muss *Eugenia spp.* trotz der geringen Nektarmengen und dessen geringer Zuckerkonzentration (Kap. 2) regelmäßig von *Macroglossus minimus* besucht worden sein. Verglichen mit den beiden Hauptnahrungspflanzen war mit der Aufnahme des gering konzentrierten Nektars von *Eugenia spp.* ein geringerer Nettoenergiegewinn pro Volumeneinheit aufgenommenen Nektars verbunden. Dies ist zum einen auf die höheren energetischen Aufwendungen für die Exkretion des hohen Wasseranteils des Nektars (Calder & Hiebert 1983), zum anderem auf die höheren „Transportkosten“ für den hohen Wasseranteil zurückzuführen. Allgemein bevorzugen sowohl nektarivore Fledertiere (Roces et al. 1993) als auch nektarivore Vögel (Roberts 1996, Blem et al. 1997) höhere gegenüber niedrigeren Zuckergehalten. Insofern wäre zu erwarten gewesen, dass *Macroglossus minimus* bei der gegebenen Wahlmöglichkeit nur an *Sonneratia caseolaris* und *Musa x paradisiaca* fouragiert. Allerdings könnte in Zeiten geringer Nektarenergiedichte dieser beiden Pflanzenarten in Kampong Kuantan (Kap. 2, kleine Belohnungsmengen aufgrund geringer Blütendichte und hoher intraspezifischer Konkurrenz) der Besuch von *Eugenia spp.* durchaus eine effizientere Nahrungserwerbsstrategie für die Flughunde darstellen, als wenn sie nur die Blüten von *Sonneratia caseolaris* und *Musa x paradisiaca* besuchen würden. Eine andere Erklärungsmöglichkeit für den Besuch der sehr pollenreichen Blüten von *Eugenia spp.* könnte an dem Proteinbedarf der Flughunde liegen, zur Deckung dessen die Aufnahme von Pollen notwendig ist (Howell 1974, Fleming 1982, Neuweiler 1993).

Aufgrund der nur kurzen, saisonalen Blütezeit von *Durio zibethinus* bestätigten sich meine Erwartungen, dass die Präsenz dieses Pollentyps in den Pollenproben aus dem Fell gefangener *Macroglossus minimus* über das ganze Jahr gesehen niedrig bleiben sollte. Jedoch hatte ich nicht erwartet, dass *Durio zibethinus* auch in voller Blüte kaum von *Macroglossus minimus* besucht werden würde (die maximale Präsenz von Durianpollen auf Monatsbasis lag bei unter 12 % aller Proben), zumal der Besuch von Durianblüten durch *Macroglossus minimus* zuvor beschrieben worden war (z.B. Pijl 1936) und die erste Beschreibung eines Blütenbesuchs durch Fledertiere *Macroglossus minimus* als möglichen Bestäuber von *Durio zibethinus* nannte (Beccari 1886-1890 in Pijl 1936). *Macroglossus minimus* hätte in Kampong Kuantan seinen Tagesenergiebedarf mit Leichtigkeit an einem einzigen blühenden Durianbaum decken können und hätte damit den für die Nahrungssuche benötigten Zeit- und Energieaufwand erheblich reduziert. Einleuchtend ist, dass die territorialen Männchen solche Durianbäume, die außerhalb ihrer Aktionsräume lagen, nicht besuchten: Die mittelfristigen Kosten für verstärkte territoriale Auseinandersetzungen durch kurzzeitige Aufgabe der Territorien hätten wahrscheinlich bei weitem den kurzfristigen Energiegewinn des Besuchs der Durianblüten übertroffen (Alcock 2001). Darüber, weshalb aber auch auf weiblichen *Macroglossus minimus* nur wenig Durianpollen nachgewiesen wurde, können nur Vermutungen angestellt werden: Eventuell war das Prädationsrisiko an den in voller Blüte stehenden *Durio zibethinus* sehr viel größer als an den „steady state“-Pflanzen, oder die sehr zahlreich an blühenden Durianbäumen auftretenden *Eonycteris spelaea* stellten einen zu großen Störfaktor für die weiblichen *Macroglossus minimus* dar. Möglich ist jedoch auch, dass *Macroglossus minimus* weitgehend auf den Besuch von „steady state“-Blüchern spezialisiert ist und deshalb nur selten an „big bang“-Pflanzen Nahrung sucht. Dass dies nicht etwa einen Sonderfall in Kampong Kuantan darstellt, zeigen die Schilderungen von Start (1974), der einen vergleichbar geringen Anteil des Pollens von *Durio zibethinus* in Kotproben von *Macroglossus minimus* beschrieb.

Zu Nachtbeginn schien *Macroglossus minimus* eine „Bewertung“ der geöffneten Blüten vorzunehmen. Dies zeigte sich daran, dass sich die telemetrierten Tiere nicht unmittelbar nach dem Abflug aus den Tagesquartieren auf die im weiteren Nachtverlauf genutzten „core use areas“ konzentrierten, sondern zunächst auch an Blüten landeten, die zu späteren Nachtzeitpunkten von ihnen nicht mehr besucht wurden. Die Tiere änderten, soweit erkennbar, diese Selektion der besuchten Blüten im weiteren Nachtverlauf nicht mehr (abgesehen davon, dass die Tiere nach dem Verblühen der *Sonneratia caseolaris*-Blüten zumeist ausschließlich *Musa x paradisiaca* besuchten). Dabei wurden vermutlich solche Blüten bevorzugt zur Nahrungsaufnahme besucht, welche die beste Ausbeuteeffizienz ermöglichten. Wenn *Macroglossus minimus* an den selektierten Blüten seinen Energiebedarf decken konnte, würde dies weitere nächtliche Suchflüge erübrigen und wäre somit effizient. Während eine einmal aufgefundene, neu aufgeblühte Infloreszenz der Kulturbanane unter natürlichen Bedingungen im Mittel 81 Tage lang eine berechenbare Energiequelle für nektarivore Flughunde darstellte, mussten diese an *Sonneratia caseolaris* jede Nacht die neu geöffneten Blüten aufspüren, was eine allabendliche Suchphase nötig machte. Somit reduzierte eine einmal aufgefundene *Musa*-Infloreszenz, so lange sie blühte, den Suchaufwand der Tiere erheblich, vorausgesetzt, *Macroglossus minimus* hat ein vergleichbar gutes Ortsgedächtnis, wie dies z.B. für *Glossophaga commissarisi* nachgewiesen wurde (Thiele & Winter 2005). Allerdings dürften bei *Macroglossus minimus* auch Strategien zur Vermeidung eines möglichen Prädationsrisikos die Selektion der Blüten maßgeblich beeinflussen, womit dies Ausdruck des „trade-offs“ zwischen Ausbeuteeffizienz und Prädationsvermeidung wäre. Bei den territorialen Männchen kommt hinzu, dass diese erwartungsgemäß auch an solchen Blüten präsent sein sollten, die bevorzugt von (paarungsbereiten) Weibchen angefliegen werden. Damit wäre die Blütenselektion der Männchen auch Ausdruck der Paarungsstrategie. Tatsächlich konnte ich sowohl im Freiland als auch an den Kunstblüten im Flugkäfig regelmäßig beobachten, wie ein Männchen auch solche Blüten regelmäßig patrouillierte, an welchen es selbst nie oder nur sehr selten zur Nahrungsaufnahme landete.

Das Muster, nach welchem bei allen telemetrierten Individuen der Blütenbesuch erfolgte, erinnert an das mehrfach für Hummeln (Thomson 1996, Thomson et al. 1997, Williams & Thomson 1998), nektarivore Vögel (Gill 1988) und nektarivore Fledertiere (Gould 1978, Lemke 1984) beschriebene „traplining“. Obwohl bei jedem telemetrierten *Macroglossus minimus* ein grobes Muster der Reihenfolge zu erkennen war, in welcher es die einzelnen Blüten besuchte und der Flug jedes Tieres zwischen einzelnen Blütengruppen zumeist auf denselben individuellen „Flugpfaden“ erfolgte, ging keines der Tiere dabei in einer „starrten“ räumlichen und zeitlichen Abfolge vor. Die regelmäßigen Änderungen der Reihenfolge, mit der die Blüten und auch die „core use areas“ besucht wurden, macht das Vorliegen echten „traplinings“ sehr unwahrscheinlich. Zudem erfordert das Verblühen der Blüten von *Sonneratia caseolaris* in der zweiten Nachthälfte eine flexible Reaktion der Tiere auf die sich dadurch dynamisch verändernde Nektarlandschaft, welche mit einer starren Blütenbesuchsfolge nicht erbracht werden könnte.

Die höchst signifikante Korrelation der Flugaktivität der telemetrierten Flughunde mit den von den Hauptnahrungspflanzen *Sonneratia caseolaris* und *Musa x paradisiaca* produzierten Nektarenergiemengen war insofern zu erwarten, als dass die Tiere möglichst effizient Nahrung suchen sollten („optimal foraging“-Modell von Charnov 1976). Die Aktivität aller telemetrierten Tiere war in den ersten Nachtstunden am größten, wenn sowohl das Volumen und der Zuckergehalt des frisch sezernierten Nektars als auch die „standing crops“ (Kap. 2) größer als im weiteren Nachtverlauf waren. Dies lässt vermuten, dass alle Tiere ihre Aktivität an die Energiegehalt des verfügbaren Blütennektars anpassten.

Dass die über die Videoaufzeichnungen erfasste Aktivität von *Macroglossus minimus* an *Sonneratia caseolaris* stärker als die Aktivität an Kulturbananeninfloreszenzen mit der jeweiligen von diesen Pflanzen produzierten Nektarenergie korrelierte, verdeutlicht, dass *Sonneratia caseolaris* für *Macroglossus minimus* die bevorzugte Nahrungspflanze darstellte. Auch während der Telemetrie zeigte sich, dass die meisten Individuen zumindest in der ersten Nachthälfte

*Sonneratia caseolaris* bevorzugten. Ich hatte aber das Gegenteil erwartet, da eine *Musa*-Infloreszenz wesentlich mehr Nektarenergie produzierte als eine einzelne Blüte von *Sonneratia caseolaris* und die anhand der Videoaufzeichnungen berechnete Energieausbeute für *Macroglossus minimus* pro Landung an *Musa x paradisiaca* deutlich größer als an *Sonneratia caseolaris* war (sowohl bei der theoretisch angenommenen Ausbeutung aller Blüten als auch bei der tatsächlichen Anzahl ausgebeuteter Blüten eines *Musa*-Blütenstandes). Allerdings widersprachen die Messungen des tatsächlich in den Blüten vorhandenen „standing crops“ den anhand der Videoaufzeichnungen durchgeführten Berechnungen, da dieser im nächtlichen Mittel an *Sonneratia caseolaris* rund 3,5 Mal größer war als an der Kulturbanane (Kap. 2). Beachtet werden muss allerdings, dass in diesen Werten auch die Blüten der Zugänglichkeitsklassen 3 und 4 sowie die Blüten in den unteren Kronenregionen enthalten sind, die deutlich höhere „standing crops“ enthielten als die exponierten Blüten. Gemessen an den „standing crops“ würde ein *Macroglossus minimus* an einer Kulturbananeninfloreszenz bei einer durchschnittlichen Ausbeutung von 1,7 Blüten pro Landung immer noch etwas weniger Nektarenergie aufnehmen als bei dem ausschließlichen Besuch exponierter Blüten der Zugänglichkeitsklasse 1 an *Sonneratia caseolaris* (*Musa x paradisiaca*: 0,22 kJ, *Sonneratia caseolaris*: 0,24 kJ pro Landung im nächtlichen Mittel).

Sollten die Ergebnisse der Videoaufzeichnungen an blühenden Kulturbananen bezüglich der Anzahl der nächtlichen Blütenbesuche von Flughunden repräsentativ für das Geschehen in Kampong Kuantan gewesen sein, müssten die „standing crops“ deutlich größer gewesen sein. Ausgeschlossen werden kann, dass die sporadischen anderen Blütenbesucher an *Musa x paradisiaca* (z.B. Falter, Bienen) für diese Differenz verantwortlich waren. In diesem Falle wäre aber auch denkbar, dass ein Großteil des von den Blüten produzierten Nektars aus den nach unten offenen Blüten heraustropfte.

Die Präferenz für *Sonneratia caseolaris* könnte darüber hinaus mit dem Umstand zu tun haben, dass die Kulturbanane keinen Pollen produziert, weswegen der Besuch der reichlich Pollen produzierenden *Sonneratia caseolaris* zur Deckung des Proteinbedarfs notwendig gewesen sein könnte. Obwohl ein *Macroglossus minimus* an der Kulturbanane bei Ausbeutung aller Blüten einer Infloreszenz pro Landung seine Energieaufnahme hätte vervielfachen können, tat dies keines der beobachteten Individuen. Die anstelle dessen in unmittelbarer Folge durchgeführten wiederholten Landungen könnten auch darauf hindeuten, dass der Prädationsdruck an *Musa x paradisiaca* größer als an *Sonneratia caseolaris* gewesen ist. Aus diesem Grund dürften die Zeit- und Energiekosten für die Nahrungssuche von *Macroglossus minimus* an der Kulturbanane größer als an *Sonneratia caseolaris* gewesen sein.

Die vermutlich mit der Verringerung des Prädationsrisikos zusammenhängende Blütenbesuchsstrategie von *Macroglossus minimus* an der Kulturbanane (nur kurze Landungen, geringe Anzahl ausgebeuteter Blüten, Blütenbesuchssequenzen) verringerte den Nettoenergiegewinn der Tiere pro Landung an einer Infloreszenz. Horner et al. (1998) beschrieb für *Leptonycteris curasoae* ein vergleichbares Verhalten an Kaktusblüten: Die Tiere entnahmen bei jedem Blütenbesuch nur einen Bruchteil des in den Blüten enthaltenen Nektars; obwohl sie ihren Tagesenergiebedarf bei vollständiger Ausbeutung des in den Blüten enthaltenen Nektars mit nur wenigen Blütenbesuchen hätten decken können, taten sie das nicht. Wenngleich ein Weibchen von *Macroglossus minimus* ausgeprägtere Blütenbesuchsserien an ein und derselben *Musa*-Infloreszenz machte als ein Männchen, ist zweifelhaft, ob es dabei die Blüten der Infloreszenz systematisch und erschöpfend ausbeutete; zumal ein Tier häufig nicht oft genug an den Infloreszenzen landete, um rein rechnerisch alle Blüten mindestens ein Mal besucht zu haben. Die neotropische *Glossophaga soricina* beutete in einem Kunstblüten-Versuchsfeld die belohnenden Blüten nicht systematisch nach einfachen Bewegungsregeln aus (Winter & Stich 2005), insofern kann dies auch für *Macroglossus minimus* an *Musa*-Infloreszenzen bezweifelt werden. Der geschlechtsspezifische Unterschied bei *Macroglossus minimus* bezüglich der Blütenbesuchsserien geht höchstwahrscheinlich darauf zurück, dass die Männchen (zur Erzielung einer

möglichst hohen Präsenz an möglichst vielen Blüten in ihren Paarungsterritorien) in viel rascherer Folge von Blüte zu Blüte flogen als die Weibchen. Interessant ist, dass die Anzahl der pro Landung an *Musa x paradisiaca* ausgebeuteten Blüten im Nachtverlauf nicht zunahm, obwohl die von den Blüten produzierte Nektarenergie und die „standing crops“ zur gleichen Zeit abnahmen. Hierdurch sank die Ausbeuteeffizienz mit Fortschreiten der Nacht, die keines der beobachteten Individuen durch eine Erhöhung der Anzahl der unmittelbar hintereinander durchgeführten Landungen an ein und derselben Infloreszenz kompensierte. Dies verdeutlicht, dass die systematisch erschöpfende Ausbeutung einer Nahrungsquelle nicht die optimale Nahrungssuchstrategie (Charnov 1976) sein muss. Diese Vermutung wird bei *Macroglossus minimus* insbesondere hinsichtlich seiner Strategien zur Verringerung des Prädationsrisikos gestützt.

Die Unterschiede des „standing crops“ bei *Musa x paradisiaca* zwischen der oberen und der unteren Blütenreihe (Kap. 2) könnten somit tatsächlich aufgrund dieser mit der Verringerung des Prädationsrisikos zusammenhängenden Blütenbesuchstrategie entstanden sein, sofern die obere Blütenreihe mit einer (wenngleich vermutlich sehr geringen) Zeitersparnis auszubeuten war. Da in Kampong Kuantan vermutlich in den meisten Nächten mehr Blütennektar vorhanden war, als die Tiere ausbeuten konnten und *Macroglossus minimus* mit geringeren Belohnungsmengen auskommen kann als *Eonycteris spelaea*, reichten ersterem unter Umständen die geringeren Nektarmengen aus der oberen Blütenreihe. Dies ist umso wahrscheinlicher, als *Eonycteris spelaea* pro Landung deutlich mehr Blüten ausbeutete als *Macroglossus minimus*. Allerdings nahmen für *Macroglossus minimus* durch dieses Verhalten der Energie- und Zeitaufwand für die Nahrungssuche an *Musa x paradisiaca* zu.

### 4.3. Lunarphobie und Prädationsrisiko – Verhaltensänderung in Vollmondnächten

Die signifikant geringere Flugaktivität adulter männlicher *Macroglossus minimus* in Vollmondnächten deutet auf eine ausgeprägte Lunarphobie (Morrison 1978) dieser Tiere hin. Diese Lunarphobie wird als adaptiver Mechanismus in Reaktion auf den Selektionsdruck durch sich visuell orientierende Prädatoren angesehen und konnte bei vielen Fledertierarten nachgewiesen werden (z.B. Morrison 1978, Reith 1982, Erkert 1982, Jones & Rydell 1994, Subbaraj & Bala-singh 1996, Elangovan & Marimuthu 2001, Meyer et al. 2004). Die Erbeutung von Fledertieren durch Eulen wurde mehrfach beschrieben (Cotterill 1992, Julian & Altringham 1994, Hoetker & Gobalet 1999, Petrzalkova et al. 2004). Tatsächlich wurde bei Eulen nachgewiesen, dass sich die Zusammensetzung ihrer Beute mit der Mondphase veränderte (Alvarez-Castaneda et al. 2004); allgemein erhöht sich der Jagderfolg von sich vornehmlich visuell orientierenden, nachtaktiven Prädatoren in mond hellen Nächten. Vasquez (1994) zeigte an dem Nager *Phyllotis darwini*, dass dieser in Reaktion auf den erhöhten Prädationsdruck während Vollmondphasen durch die Änderung seines Nahrungssuchverhaltens an Körpermasse verlor. Während bei insektivoren Fledermäusen auch die geringe Abundanz von Insekten in Vollmondnächten mit verursachend für die Verringerung ihrer Aktivität sein kann (Lang et al. 2006), ist eine Veränderung des Nahrungsangebotes nektarivorer und frugivorer Fledertierarten in Abhängigkeit von der Mondphase extrem unwahrscheinlich.

Gerade in mond hellen Nächten sind Tiere mit auffälligen Verhaltensweisen, welche beispielsweise im Zusammenhang mit der Partnerfindung oder -werbung stehen, einem erhöhten Prädationsrisiko ausgesetzt (Zuk & Kolluru 1998, Mougeot & Bretagnolle 2000 b). Dies trifft besonders für Männchen zu, da deren sexuelles Werbeverhalten häufig durch Beutegreifer „ausgenutzt“ werden kann. Paarungsstrategien stellen deshalb häufig einen „trade-off“ dar, der sich aus dem Bestreben nach möglichst großem Reproduktionserfolg und der Vermeidung von Prädation ergibt (Zuk & Kolluru 1998). Mougeot & Bretagnolle (2000 a & b) zeigten, dass die prädationsbedingten Kosten der sexuellen Kommunikation bzw. des Reproduktionsverhaltens nachtaktiver Vögel in Vollmondnächten deutlich größer waren als in Neumondnächten, wes-

halb diese Vögel in mond hellen Nächten nicht nur die Häufigkeit ihrer Rufe reduzierten, sondern insgesamt weniger aktiv waren. Gleiches berichteten Brigham et al. (1999) von Ziegenmelkern, die auf diese Weise das Prädationsrisiko durch Eulen, die ihre Beute auch auf akustischem Wege orten können, zu verringern schienen.

Vor diesem Hintergrund vermute ich, dass die Männchen von *Macroglossus minimus*, welche nicht nur sehr viel flugaktiver als die weiblichen Tiere waren, sondern im Blütenumfeld auch deutlich auffälligere Verhaltensweisen zeigten, einem erheblich größeren Prädationsrisiko ausgesetzt waren als die Weibchen. Da die Männchen ihre Tagesquartiere signifikant früher nach Sonnenuntergang verließen als die Weibchen, erhöhte sich das Prädationsrisiko für die Männchen nochmals (vgl. Jones & Rydell 1994). Diese, mit dem Paarungssystem dieser Flughundart zusammenhängenden Verhaltensweisen, vor allem aber die teilweise in sehr engen zeitlichen Abständen hochrepetitiv durchgeführten Patrouillen vor Blüten, müssen für potentielle Prädatoren sehr auffällig gewesen sein. Gleiches galt natürlich für das Zirkeln. Dies dürfte den Jagderfolg von Ansitzjägern wie Eulen auf die ansonsten sehr schnell und wendig fliegenden und dadurch relativ unvorhersehbaren Flughunde deutlich erhöht haben. Da nächtliche Prädatoren wie Eulen ihre Beute häufig nicht nur visuell aufspüren, sondern auch akustische Signale ihrer Beutetiere zur Auffindung derselben benutzen (Zuk & Kolluru 1998, Mougeot & Bretagnolle 2000 a & b), setzten sich die territorialen männlichen *Macroglossus minimus* vermutlich auch durch ihr regelmäßiges Flügelklatschen einem erhöhten Prädationsrisiko aus.

Dass in Vollmondnächten keine Verringerung der Flugaktivität weiblicher Tiere stattfand, legt die Vermutung nahe, dass (1) die Weibchen unabhängig von der Mondphase in jeder Nacht genau so viele Blütenbesuche machten, wie zur Deckung ihres täglichen Energiebedarfes notwendig waren und (2) die Männchen in mond hellen Nächten in erster Linie solche Aktivitäten reduzierten oder einstellten, die mit dem Paarungsverhalten zusammenhingen. Julien-Laferriere (1997) beschrieb bei Opossums (*Caluromys philander*) ein vergleichbares Muster: Bei weiblichen Opossums war während des Mondzyklus keine Veränderung der verglichen mit den Männchen insgesamt deutlich geringeren Aktivität zu erkennen. Bei den Männchen waren jedoch die nächtlichen Aktivitätsphasen in den beiden Wochen um Vollmond erheblich kürzer als in den beiden Wochen um Neumond.

Die Tatsache, dass die Präsenz der Männchen von *Macroglossus minimus* in ihren Aktionsräumen nur in Neumondnächten von ihrer residualen Hodenlänge ( $HL_{res}$ ) abhing, ist ein starkes Indiz dafür, dass die Abnahme der Aktivität in Vollmondnächten tatsächlich auf die Reduzierung solcher Verhaltensweisen zurückging, die mit dem Paarungsverhalten zusammenhingen. Ein weiteres Indiz dafür, dass die Männchen von *Macroglossus minimus* aufgrund ihrer auffälligen Paarungsstrategie einem erhöhten Prädationsrisiko ausgesetzt waren, ist auch die Verschiebung des Geschlechterverhältnisses bei juvenilen und adulten Tieren, das bereits von Start (1974) beschrieben wurde, wobei bei ihm der Anteil adulter Männchen sogar höchst signifikant geringer war als der Anteil adulter weiblicher Individuen. Neben einem erhöhten Prädationsrisiko ist auch denkbar, dass die Männchen durch den beständigen sozialen Stress sowie das enorme nächtliche Aktivitätsbudget eine geringere Lebenserwartung hatten als die Weibchen (Alcock 2001), oder die konkurrenzschwächeren Männchen aufgrund der nur begrenzt zur Verfügung stehenden Territorien verdrängt wurden.

Abgesehen von der durch die Mondphase beeinflussten Aktivität der Männchen zeigte *Macroglossus minimus* unabhängig vom Geschlecht ein Blütenbesuchsverhalten, welches eine mögliche Strategie zur Prädationsvermeidung darstellen könnte: Obwohl ein Individuum an *Musa x paradisiaca* mit nur einer Landung alle Blüten ausbeuten und damit große Nektarmengen aufnehmen könnte, tat es das nicht. Stattdessen dauerten die Landungen an den Kulturbananeninfloreszenzen im Mittel nicht einmal 2 Sekunden, wobei durchschnittlich weniger als 2 Blüten ausgebeutet wurden. Da ein Tier häufig mehrmals direkt hintereinander an derselben Infloreszenz landete, ohne dazwischen andere Blüten besucht zu haben, scheint der Aufenthalt an der Blüte ein Risiko darzustellen, das mit zunehmender Dauer ansteigt. Demgemäß entsprä-

che die Verkürzung der Landungsdauer beim Blütenbesuch einer erhöhten „Wachsamkeit“ (Brown 1999).

Wahrscheinlich stellten Eulen für *Macroglossus minimus* das größte Prädationsrisiko dar. In Kampong Kuantan kamen vor allem die regelmäßig beobachteten Maskeneulen (*Phodilus badius*) und die kleineren Kreischeulen (*Otus spp.*) als mögliche Prädatoren von *Macroglossus minimus* in Betracht. Am 6.03.2001 gelang während der Telemetrie des Weibchens gelb/30 der einzige Nachweis einer Prädation durch eine nicht eindeutig bestimmbare Eule (evtl. Maskeneule, *Phodilus badius*; Telemetriesender trug deutliche Schnabelabdrücke). Dieses Weibchen wurde um 21:35 Uhr kurz nach dem Verlassen eines Nachtquartiers wahrscheinlich beim Besuch einer Kulturbananeninfloreszenz von der Eule ergriffen und in kürzester Zeit aufgefressen. Diese Nacht war drei Tage vor Vollmond, der Mond stand hoch am Himmel (Mondaufgang: 17:26 Uhr), vom Mond waren 92 % zu sehen und der Himmel war vollkommen wolkenlos. Allerdings sind Eulen in der Regel nur sehr eingeschränkt zur Ergreifung schnell und wenig fliegender Beute fähig (Mebs & Scherzinger 2000). Aus diesem Grund kann angenommen werden, dass der Jagderfolg der Eulen während des kurzfristigen Verweilens der Flughunde an einem exponierten Punkt (Blütenbesuch, Patrouille oder Paarung auf einer Blüte bzw. Infloreszenz) sprunghaft anstieg. Vermutlich begegneten die Flughunde dem an den Blüten erhöhten Prädationsrisiko deshalb durch die sehr kurzen Landungen; die Dauer der Landung (sowie im Fall von *Musa x paradisiaca* die Anzahl der pro Landung ausgebeuteten Blüten) würde in diesem Fall einen „trade-off“ zwischen der Maximierung des Nettoenergiegewinns und der Minimierung des Prädationsrisikos darstellen (Lima & Dill 1990, Brown 1999). Diese Vermutung wird untermauert von der Tatsache, dass die Dauer einer Landung von *Macroglossus minimus* sowohl an *Musa x paradisiaca* als auch an *Sonneratia caseolaris* in Vollmondnächten im Mittel deutlich kürzer war als in Neumondnächten. Vor diesem Hintergrund machen auch die sehr auffälligen Blütenbesuchsserien an *Musa x paradisiaca* Sinn: Offenbar war es (trotz des größeren Risikos, dass die wiederholten An- und Abflüge an einer Blüte von einem potentiellen Beutegreifer entdeckt werden konnten und trotz des höheren Energieaufwandes für die wiederholten Blütenbesuche) für *Macroglossus minimus* die bessere Strategie, wiederholt an eine Infloreszenz anzufliegen, als lange an dieser sitzen zu bleiben. Dass die Anzahl der pro Landung an *Musa*-Infloreszenzen ausgebeuteten Blüten im Nachtverlauf nicht erhöht wurde obwohl zeitgleich die „standing crops“ abnahmen und damit die Ausbeuteeffizienz sank, stützt diese Hypothese.

Vermutlich war der Prädationsdruck durch Eulen an *Musa x paradisiaca* deutlich größer als an *Sonneratia caseolaris*, da es an letzterer aufgrund der Wuchsform (lange, dünne Äste) weniger geeignete Ansitzplätze für eine Eule gab als im Umfeld blühender Bananenstauden. Eventuell kann auch der regelmäßige Wechsel der Tagesquartiere und vor allem der Nachtquartiere eines Tieres als Strategie der Prädationsvermeidung betrachtet werden (Subbaraj & Balasingh 1996, Patterson et al. 2003).

Neben den Eulen kommen als weitere mögliche nachtaktive Prädatoren zum einen Schleickatzen (Viverridae) und Mangusten (Herpestidae) (Hutterer & Ray 1997), zum anderen verschiedene Schlangenarten in Betracht. Während die Säuger höchstwahrscheinlich auf „Zufallserbeutungen“ von in Quartieren schlafenden oder blütenbesuchenden Flughunden beschränkt bleiben, könnte sich die Situation bei den Schlangen anders darstellen. Die Erbeutung von Fledertieren durch Schlangen wurde mehrfach sowohl aus der Neuen Welt (Hopkins & Hopkins 1982, Rodriguez & Reagan 1984, Rodriguez-Duran 1996, Puente-Rolon & Bird-Pico 2004) als auch aus der Alten Welt (Slater 1961, Hammer & Arlettaz 1998) beschrieben. Regelmäßig konnten in Kampong Kuantan im Geäst der *Sonneratia caseolaris*-Bestände eine Pythonart (*Python reticulatus*), die Mangrovennachtbaumnatter (*Boiga dendrophila*) sowie mehrere Vipernarten (*Trimeresurus spp.*) nachgewiesen werden, die durchaus eine Gefahr vor allem für diejenigen Flughunde gewesen sein könnten, welche die weiter im Kroneninneren blühenden Blüten angeflogen hatten. Da sich Schlangen jedoch nur sehr eingeschränkt visuell orientieren,

muss angenommen werden, dass der von dieser Tiergruppe ausgehende Prädationsdruck auf *Macroglossus minimus* unabhängig von der Mondphase war.

#### 4.4. Blüten als zentrale Adresspunkte

Bei *Macroglossus minimus* bestanden sowohl bezüglich des Verhaltens an Nahrungsressourcen als auch bezüglich der Aktivitätsbudgets und Aktionsräume stark ausgeprägte geschlechtsspezifische Unterschiede. Diese Unterschiede sind nicht alleinig mit geschlechtsspezifischen Strategien zur Deckung des täglichen Energiebedarfes erklärbar, sondern stehen ganz offensichtlich im Zusammenhang mit der Reproduktionsstrategie und damit mit dem Paarungssystem dieser Flughundart. Stärkster Hinweis darauf sind die nachgewiesenen Paarungen von *Macroglossus minimus* direkt auf Blütenständen der Kulturbanane. Dieses Verhalten war bislang weder für *Macroglossus minimus*, noch für irgendeine andere nektarivore Fledertierart beschrieben worden. Aufgrund dieser Besonderheit muss angenommen werden, dass Blüten für *Macroglossus minimus* mehr als nur Nahrungsquellen sind; offenbar fungieren diese auch als zentrale Orte des Reproduktionsgeschehens. Folglich müssen die Blüten als eine „nahrungsökologische und paarungsstrategische Schnittstelle“ betrachtet werden, womit sich das Blütenbesuchverhalten von *Macroglossus minimus* aufgrund der Überschneidung von Nahrungssuchverhalten und Paarungsverhalten wesentlich komplexer und vielschichtiger darstellt, als wenn die Blüten nur als reine Nahrungsquellen dienten.

Bei vielen Fledertierarten nehmen die Quartiere der Tiere eine zentrale Bedeutung im Reproduktionsgeschehen ein und haben damit einen entscheidenden Einfluss auf das Sozial- und Paarungssystem (Kunz & Lumsden 2003). Mehr noch: bei manchen Fledertierarten sind die Quartiere sogar Ausdruck der „Qualität“ der Männchen („extended phenotype“, z.B. *Cynopterus sphinx*, Balasingh et al. 1995; *Lophostoma silvicolum*, Dechmann et al. 2005), womit den Weibchen die Möglichkeit zur Beurteilung potentieller Paarungspartner gegeben ist. Da *Macroglossus minimus* aber in den Tagesschlafplätzen ohne Ausnahme solitär war, schieden Sozialkontakte und damit mögliche Paarungen in den Quartieren aus. Darüber hinaus war *Macroglossus minimus* sowohl während der nächtlichen Nahrungssuche als auch in seinen Nachtquartieren immer solitär. Diese solitäre Lebensweise macht spezielle Strategien zur Partnerfindung und Partnerwahl erforderlich.

##### 4.4.1. Verteilung der Weibchen im Raum

Grundlage der Identifizierung eines Paarungssystems ist nach Emlen & Oring (1977) die Verteilung der Weibchen im Raum, welche wiederum bestimmt wird durch die Verteilung der von diesen benötigten Ressourcen. Die Weibchen von *Macroglossus minimus* lebten nicht nur solitär, sondern hatten auch nächtliche Aktionsräume, die im Mittel rund 3,5 Mal größer als diejenigen der Männchen waren. Zudem war die Dichte von *Macroglossus minimus* in Kampong Kuantan beispielsweise verglichen mit dem dort viel häufiger gefangenen frugivoren *Cynopterus brachyotis* nur gering. Die ausschließlich solitär genutzten Tagesquartiere schienen weder für Weibchen noch für Männchen eine limitierte Ressource darzustellen, zumal ihr Charakter ephemer war und diese häufig gewechselt wurden. Weshalb einige Individuen ihr jeweiliges Tagesquartier in beträchtlicher Entfernung zu ihrem nächtlichen Aktionsraum hatten, kann nicht beantwortet werden. Da dieses Phänomen sowohl bei weiblichen als auch bei männlichen Tieren auftrat, kann ein Zusammenhang mit dem Paarungssystem aller Wahrscheinlichkeit nach ausgeschlossen werden. Damit waren die Weibchen vermutlich aus Sicht der Männchen weit verstreut und im freien Raum unvorhersehbar. Da die Weibchen jedoch zur Nahrungsaufnahme Blüten besuchten, waren die Blüten chiropterophiler Pflanzen die einzigen eindeutig im Raum definierten Orte, an denen ein Männchen von *Macroglossus minimus* auf ein Weibchen treffen konnte.

Für ein Männchen von *Macroglossus minimus* bedeutete die zeitliche Unvorhersehbarkeit der Weibchen, dass es weder einzelne oder mehrere Weibchen monopolisieren noch einen oder

mehrere Aktionsräume von Weibchen verteidigen konnte. Somit hatten die Männchen keine Gelegenheit zur direkten (Weibchenverteidigungspolygynie) oder zur indirekten Monopolisierung der Weibchen durch Verteidigung einer von den Weibchen benötigten Ressource (Ressourcenverteidigungspolygynie). Der Theorie zu Paarungssystemen bei Säugern nach Clutton-Brock (1989) folgend, sollten Männchen in solchen Fällen Paarungsterritorien in Gebieten ausbilden und verteidigen, die regelmäßig von Weibchen besucht werden. Allerdings beschrieb Clutton-Brock (1989) die Ausbildung solcher Paarungsterritorien nur für instabile, nicht von Männchen monopolisierbare Weibchengruppen mit temporären oder labilen Assoziationen der Weibchen; dies dürfte jedoch auch das Fehlen jeglicher Assoziationen der Weibchen wie bei *Macroglossus minimus* einschließen. Ein Paarungsterritorium sollte deutlich kleiner sein als der Aktionsraum eines Weibchens. Clutton-Brock (1989) bezifferte bei diesem Paarungssystem die zu erwartende Größe des Aktionsraums eines Weibchens auf das 3 bis 4-fache des Aktionsraums eines Männchens, was bei *Macroglossus minimus* zutrifft. Weiterhin sollten die Paarungsterritorien der Männchen mit keiner oder allenfalls geringer Überlappung aneinander grenzend etabliert werden, was bei *Macroglossus minimus* ebenfalls der Fall war.

Die hohe Ortstreue adulter, reproduktiv aktiver Männchen von *Macroglossus minimus* weist darauf hin, dass ein Paarungsterritorium über längere Zeiträume von ein und demselben Individuum besetzt und stabil etabliert wurde. Die Paarungsterritorien wurden demnach nicht im Rahmen einer saisonalen Paarungsstrategie etabliert.

Für das Vorliegen von Paarungsterritorien spricht die Häufigkeit, mit der bei territorialen Männchen von *Macroglossus minimus* intra- und interspezifisches aggressives Verhalten auftrat. Interspezifische Territorialität wurde bislang für nektarivore Glossophagen nicht beschrieben (Helvesen & Winter 2003). Als Besonderheit des agonistischen Verhaltens muss das Flügelklatschen gewertet werden, bei dem es sich eindeutig um einen nonvokalen Laut handelte. Derartige Instrumentallaute sind bei Säugern sehr selten und wurden für *Macroglossus minimus* bislang nicht beschrieben. Die einzigen weiteren Hinweise auf Flügelklatschen bei Fledertieren finden sich bei Law (1995), der dies anekdotisch von *Syconycteris australis* beschrieb und Gould (1988), der dieses allerdings als Orientierungshilfe von *Eonycteris spelaea* in besonders dunklen Höhlen diskutierte. Der im Untersuchungsgebiet ansässigen Dorfbevölkerung jedoch waren diese Klatschgeräusche wohl bekannt und wurden eindeutig *Macroglossus minimus* zugeordnet.

Die Häufigkeit des aggressiven Verhaltens deutet letztlich darauf hin, dass die territorialen Männchen versuchten, die in ihren Paarungsterritorien vorhandenen Blüten zu monopolisieren. Dass es sich trotz dieser Ressourcenverteidigung nicht um ein polygynes System handelt, liegt in der nicht erreichbaren Monopolisierbarkeit der Weibchen (weder direkt als Weibchenverteidigungspolygynie, noch indirekt als Ressourcenverteidigungspolygynie) begründet; eine hierfür notwendige wie auch immer geartete Gruppenbildung der Weibchen konnte zu keinem Zeitpunkt beobachtet werden (Emlen & Oring 1977, Clutton-Brock 1989). Polygyne Systeme bei Fledertieren basieren in der Regel auf Harems („single male multi female groups“), die zum Teil über längere Zeiträume stabil sind, aber auch täglich in ihrer individuellen Zusammensetzung variieren können (z.B. McCracken & Bradbury 1977, Morrison & Handley 1991, Voigt et al. 2001). Damit unterscheidet sich das Paarungssystem von *Macroglossus minimus* in diesen wesentlichen Punkten auch von dem Paarungssystem von *Pipistrellus nanus*, bei dem die Männchen ebenfalls Paarungsterritorien ausbilden (Happold & Happold 1996). Obwohl sich bei *Pipistrellus nanus* sowohl die Männchen als auch die Weibchen promiskuitiv verhalten, finden sich in den von den Männchen verteidigten Quartieren sehr labile Haremgruppen zusammen.

Das Fehlen eines auffälligen Sexualdimorphismus bei *Macroglossus minimus* (z.B. Größe, Fellfarbe und Fellzeichnung) sowie die Ausbildung asaisonaler, über lange Zeiträume stabiler Territorien schlossen ebenfalls aus, dass es sich bei den Paarungsterritorien der Männchen um eine Form von „lek“ oder „exploded lek“ handelte (z.B. Bradbury et al. 1986, Alcock 2001).

Das einzige dimorphe Merkmal war die Kehldrüse der Männchen, deren Funktion unbekannt ist (Start 1974, Winkelmann et al. 2003).

Obwohl die solitäre Lebensweise von *Macroglossus minimus* bereits von Start (1974) beschrieben und von Winkelmann et al. (2003) bestätigt wurde, nahmen letztere in ihrer Arbeit im Widerspruch hierzu an, dass es sich bei dem Paarungssystem von *Macroglossus minimus* um eine Ressourcenverteidigungspolygynie handeln könnte.

Folgendes kann festgehalten werden: (1) Weder die solitären Weibchen von *Macroglossus minimus*, noch die von ihnen genutzten Ressourcen konnten von einem Männchen monopolisiert werden. (2) Ein Weibchen hatte aufgrund seines großen Aktionsraumes, welcher die Paarungsterritorien mehrerer Männchen überlappte, jederzeit die Möglichkeit, das Paarungsterritorium eines bestimmten Männchens zu verlassen. (3) Jedes Weibchen hatten somit Zugang zu mehreren Männchen, wodurch es zumindest theoretisch die Möglichkeit zur Wahl eines möglichen Paarungspartners hatte („female choice“, z.B. Darwin 1871, Alcock 2001).

#### 4.4.2. Reproduktionsbiologische Charakteristika

Die Reproduktion von *Macroglossus minimus* fand ganzjährig, asaisonal und asynchron statt. Während des gesamten Jahresverlaufs wurden adulte Weibchen aller Reproduktionsstadien, sowie Jungtiere aller Altersstadien erfasst. Dieses asynchrone und asaisonale Reproduktionsgeschehen wurde bereits von McKean (1972), Start (1974) und Hood & Smith (1989) beschrieben. Entgegen diesem Befund trafen Heideman & Utzurrum (2003) auf den Philippinen auf einen synchronisierten und saisonalen Reproduktionsverlauf von *Macroglossus minimus*; dies mag jedoch an einer ausgeprägteren klimatischen Saisonalität als in Malaysia gelegen haben. Die logische Konsequenz aus dem Reproduktionsgeschehen von *Macroglossus minimus* in Malaysia ist, dass ganzjährig empfängnisbereite Weibchen innerhalb der erfassten Population auftraten, mit denen die Männchen kopulieren konnten. Folglich sollten die Männchen ebenfalls ganzjährig reproduktiv aktiv gewesen sein (Racey & Entwistle 2000), was sich anhand der fehlenden saisonalen Schwankungen der Hodenlänge adulter *Macroglossus minimus* bestätigte.

Ebenso wie die Verteilung der Weibchen im Raum, liefert bei den Männchen die Hodengröße wertvolle Hinweise auf das Paarungssystem einer Art (Wilkinson & McCracken 2003). Unter den Fledertieren ist die residuale Hodenmasse promiskuitiver Arten höchst signifikant größer als die nicht promiskuitiver Arten (Wilkinson & McCracken 2003). Allgemein hängt bei Säugetieren die Zahl der produzierten Spermien von der Hodengröße bzw. der Hodenmasse ab; größere Hoden sind Ausdruck einer höheren Investition der Männchen in die Spermienproduktion (Hosken 1997 & 1998, Krutzsch 2000). Dabei kann die Hodengröße positiv mit dem Fortpflanzungserfolg korrelieren (Schulte-Hostedde & Millar 2004). Allerdings nimmt wie bei anderen Säugetieren auch bei Fledertieren die Spermienkonkurrenz mit zunehmender relativer Hodengröße zu (Hosken 1997, Wilkinson & McCracken 2003).

Bei *Macroglossus minimus* sind es gerade die sehr großen Hoden der Männchen, die das stärkste Indiz für das Vorliegen ausgeprägter Spermienkonkurrenz und eines promiskuitiven Paarungssystems darstellen. Wilkinson & McCracken (2003) bezifferten den Anteil der Hodenmasse an der Körpermasse bei *Macroglossus minimus* auf 3,61 %, womit diese Art in einem Vergleich der Hodenmassen von insgesamt 104 Fledertierarten nur noch von 6 anderen Arten übertroffen wurde. Ein weiterer Hinweis auf die ganzjährige reproduktive Aktivität der Männchen von *Macroglossus minimus* sowie die großen Mengen produzierter Spermien bestand darin, dass in allen Monaten gefangene Männchen während des Handlings häufig spontan ejakulierten.

Andererseits zeigte Hosken (1997 & 1998), dass die Hodengröße von Fledertierarten auch mit steigender Gruppengröße zunimmt, da das Risiko für Spermienkonkurrenz mit anwachsender Gruppengröße ansteigt. Entscheidender Faktor für die Ausbildung größerer Hoden scheint je-

doch weniger die Gruppengröße als vielmehr das Paarungssystem selbst zu sein, zumal polygyne Arten mit Harembildung vergleichsweise kleine Hoden haben (Wilkinson & McCracken 2003). Selbige Autoren vermuteten, dass die Hodengröße ebenfalls abhängt von der Fähigkeit der Weibchen, Spermien zu speichern. Gerade die SpermienSpeicherung wird mittlerweile zum einen als Mechanismus zur Förderung der Spermienkonkurrenz, zum anderen als Möglichkeit der Selektion von Spermien durch die Weibchen selbst angesehen (Wilkinson & McCracken 2003, Racey & Entwistle 2000). Während die Fähigkeit zur SpermienSpeicherung zunächst nur bei hibernierenden Arten nachgewiesen wurde, ist sie mittlerweile auch von zahlreichen Arten aus tropischen Habitaten bekannt (Crichton 2000, Racey & Entwistle 2000). Die von Hood & Smith (1989) auch für die Weibchen von *Macroglossus minimus* beschriebene Fähigkeit zur SpermienSpeicherung fügt sich somit nahtlos ein in ein mögliches Szenario eines Paarungssystems mit ausgeprägter Spermienkonkurrenz.

In Kampong Kuantan konnten die Weibchen von *Macroglossus minimus* mindestens zwei Jungtiere im Jahr bekommen, was bereits von Start (1974) für Malaysia beschrieben worden war. Allerdings wurden in Kampong Kuantan keine Weibchen gefangen, welche in der späten Laktationsphase bereits wieder in einem frühen Stadium trächtig waren. Dies war von Start (1974) berichtet worden, woraus er schloss, dass der Reproduktionszyklus einem Postpartum-Östrus folgt. Jedoch war keines der von Hood & Smith (1989) untersuchten *Macroglossus minimus*-Weibchen mit gespeicherten Spermien zur gleichen Zeit laktierend oder trächtig, was gegen einen Postpartum-Östrus spricht. Entsprechend den Beobachtungen in Kampong Kuantan halte ich bei *Macroglossus minimus* eine asaisonale Polyöstrie ohne Postpartum-Östrus (jedes Weibchen hat zwei oder mehr Nachkommen im Jahr, die Reproduktion der Weibchen ist nicht synchronisiert und Geburten finden ganzjährig statt; Happold & Happold 1990 und Racey & Entwistle 2000) für wahrscheinlicher. Gegen einen Postpartum-Östrus sprechen auch die im Flugkäfig beobachteten Paarungsversuche mit Weibchen, die zuvor keine Jungtiere geboren hatten.

Unter der Voraussetzung, dass die beiden Weibchen im Flugkäfig zum Zeitpunkt des jeweiligen Kopulationsversuches paarungsbereit waren und es folglich zu erfolgreichen Kopulationen hätte kommen können, lassen diese Beobachtungen folgenden Schluss zu: Die Weibchen von *Macroglossus minimus* haben eine verlängerte Paarungsbereitschaft, in der es möglicherweise zu wiederholten Kopulationen kommt (promiskuitives Paarungssystem!). Die Spermien werden zunächst vom Weibchen gespeichert, die Ovulation und Befruchtung der Eizelle erfolgen verzögert. Ein solches verlängertes Zeitintervall zwischen dem Beginn der Paarungsbereitschaft und der Ovulation wurde z.B. für *Lasiurus ega* beschrieben (Myers 1977). Eventuell nehmen die Weibchen von *Macroglossus minimus* nach Mehrfachpaarungen eine Selektion der Spermien vor („cryptic female choice“, Thornhill 1983, Eberhard 1996). Vielleicht ist eine solche verlängerte Paarungsbereitschaft aber auch eine Anpassung an die Unvorhersehbarkeit des Zusammentreffens mit einem Paarungspartner an einer Blüte. Auf diese Weise könnten die Weibchen auch in Habitaten mit einer sehr geringen Populationsdichte die Befruchtung der Eizelle sicherstellen. Eine verlängerte Paarungsbereitschaft würde des Weiteren erklären, weshalb die Männchen ganzjährig einen derart großen Energieaufwand betreiben: Selbst wenn die *Macroglossus minimus*-Population im Untersuchungsgebiet nur 25 adulte Weibchen beinhaltet hätte, wären bei einer verlängerten Paarungszeit von nur 1 bis 2 Wochen bei 2 Paarungszeiten eines jeden Weibchens pro Jahr rechnerisch in allen Wochen des Jahres paarungsbereite Weibchen vorgekommen.

#### 4.4.3. Das Problem der Partnerfindung

Zwar waren die Blüten aus Sicht eines Männchens die einzigen Orte, an denen Weibchen unter räumlichen Gesichtspunkten zu einem gewissen Grad vorhersehbar waren, jedoch war der Zeitpunkt des Auftretens eines Weibchens für ein Männchen höchstwahrscheinlich nicht abzuschätzen. Erschwerend kam hinzu, dass das Zeitfenster für das Aufeinandertreffen eines

Männchens mit einem an der Blüte gelandeten Weibchen sehr kurz war: Unter der Annahme, dass die Hälfte der im Rahmen der Videoaufzeichnungen durchschnittlich an einer Kulturbananeninfloreszenzen registrierten Blütenbesuche von *Macroglossus minimus* weiblichen Tieren zugeordnet werden konnten, entspräche dies nur rund 20 Landungen pro Infloreszenz und Nacht. Bei einer mittleren Landungsdauer von weniger als zwei Sekunden betrug die Summe der Dauer aller an einer Infloreszenz erwarteten Landungen weiblicher *Macroglossus minimus* folglich pro Nacht und Infloreszenz weniger als 40 s bzw. nur rund 0,1 % der Zeit, die sich ein Männchen im nächtlichen Mittel außerhalb seines Tagesquartiers befand. Ein Männchen verbrachte aber einen Teil dieser Zeit in Nachtquartieren; außerdem ging weitere Zeit während des Fluges zwischen verschiedenen Blüten „verloren“. Dies und die Tatsache, dass nicht alle Weibchen, die an der Blüte landeten, auch paarungsbereit waren, verringerten die Wahrscheinlichkeit eines Zusammentreffens an einer Blüte noch einmal wesentlich.

Folglich müssen die Männchen Strategien entwickelt haben, um die Wahrscheinlichkeit eines Zusammentreffens mit einem Weibchen an den Blüten in ihren Paarungsterritorien zu erhöhen. Der offensichtlichste Teil dieser Strategie bestand zweifellos darin, durch eine besonders hohe Flugaktivität und den hoch repetitiven Patrouillen an Blüten die dortige Präsenz zu erhöhen. Diese Patrouillen stellen eine zeitsparende Möglichkeit dar, mit der die Männchen innerhalb kürzester Zeit an vielen Blüten hintereinander eine hohe Präsenz entwickeln und dabei gleichzeitig Informationen über andere blütenbesuchende Artgenossen sammeln können. Zeitsparend sind die Patrouillen deshalb, weil dafür keine Unterbrechung des Fluges notwendig ist, wie dies bei einer Landung an einer Blüte der Fall wäre. Allerdings sind diese Patrouillen aufgrund des Schwirrfuges vor der patrouillierten Blüte sehr energieaufwändig für die Männchen. Die Kosten des Schwirrfuges für eine mit 17 g vergleichbar schwere Glossophagine betragen das 1,4-fache der Kosten des Geradeausfluges (Voigt & Winter 1999). Dabei dürfte der Schwirrfug für *Macroglossus minimus* deutlich energieaufwändiger sein als für die neuweltlichen Glossophaginen, bei denen die Fähigkeit zur Supination des Handflügels nachgewiesen wurde (Helvesen 1986).

Wenn aber die Präsenz der Männchen an den Blüten innerhalb ihrer Paarungsterritorien entscheidend für den Paarungserfolg ist, folgt daraus, dass diese Paarungsterritorien nicht zu groß sein dürfen, da in einem großen Paarungsterritorium aufgrund der längeren Flugstrecken und des damit verbundenen Zeitaufwandes die Präsenz an den Blüten sinken würde. Da die weiblichen Tiere stark überlappende Aktionsräume hatten, spielte deshalb der in größeren Paarungsterritorien theoretische „Zugewinn“ an neuen potentiellen Paarungspartnerinnen für die Männchen offenbar nur eine untergeordnete Rolle. In der Tat hatten die Männchen mit der besten Kondition und den größten residualen Hodenlängen ( $HL_{res}$ ) die kleinsten Territorien.

Erstaunlicherweise fanden Winkelman et al. (2003) bei *Macroglossus minimus* in Papua Neuguinea keine Unterschiede in den Aktionsraumgrößen von Männchen und Weibchen, was auch an der sehr geringen Anzahl telemetriertes Weibchen liegen könnte. Allerdings beschrieben auch sie nur geringe Überlappungen der Aktionsräume der Männchen. Bei der Macroglossine *Syconycteris australis* in Papua Neuguinea waren die Aktionsräume der Weibchen fast doppelt so groß wie die der Männchen (Winkelman et al. 2000), was auf eine ähnliche Paarungsstrategie wie bei *Macroglossus minimus* hinweisen könnte. Zu der zweiten in Malaysia vorkommenden *Macroglossus*-Art *Macroglossus sobrinus* liegen bisher keine Studien vor.

Die höhere Präsenz der Männchen von *Macroglossus minimus* an Blüten fand auch Ausdruck in den häufigeren Wiederfängen der Männchen und den kürzeren Zeitabständen zwischen zwei aufeinander folgenden Erfassungen. Außerdem waren die männlichen „focal animals“ 4 Mal präsenter an den beobachteten Blüten als die Weibchen. Im Zusammenhang mit der Präsenzsteigerung männlicher Tiere an den Blüten ihres Paarungsterritoriums erklärt sich auch der zunächst widersprüchlich erscheinende Unterschied zwischen den Zeitabständen zweier aufeinander folgender Landungen an *Musa*-Infloreszenzen. Diese waren bei den Männchen höchst signifikant länger als bei den Weibchen, da letztere viel ausgeprägtere Blütenbesuchsserien

durchführten als die Männchen. Höchstwahrscheinlich flogen die Männchen zum Ziel der Präsenzsteigerung beständig von einer Blüte zu nächsten und nahmen deshalb eine geringere Selektion der besuchten Blüten vor als die Weibchen. Andererseits konnte ich mehrfach im Freiland und an den Kunstblüten im Flugkäfig beobachten, dass ein Männchen nicht an allen Blüten landete, an denen es mit Patrouillen präsent war.

Ich vermute, dass patrouillierende Männchen nicht nur visuelle Informationen über andere, sich an den Blüten befindende Tiere, sondern auch olfaktorische Informationen über solche Tiere sammelten, die vor der Patrouille an der Blüte saßen. Der Abstand eines patrouillierenden Männchens zu einer Blüte betrug meist nur wenige Zentimeter, was dazu ausreichen würde, Duftspuren jener Tiere, die zuvor an der Blüte waren, aufzunehmen. Die Tatsache, dass ein territoriales Männchen häufig direkt nach einer Patrouille unter der Blüte zu zirkeln begann, wenn kurz zuvor ein anderes Tier an der Blüte gegessen hatte, stützt diese Vermutung. Während des Zirkelns befand sich ein Männchen stets im unmittelbaren Umfeld der Blüten. Da Mehrfachbesuche ein und derselben Blüte in direkter Folge vor allem typisch für Weibchen waren, nehme ich an (unter der Voraussetzung, dass das unmittelbar vor einer Patrouille eines Männchens an einer Blüte sitzende Tier ein Weibchen war), dass ein Männchen durch seine fortwährende Präsenz an der Blüte während des Zirkelns die Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens mit dem eventuell zu einem erneuten Blütenbesuch zurückkehrenden Weibchen stark steigerte („Abfangen“ eines Weibchens). Da das Zirkeln teilweise auch als interaktive Verhaltensweise erfasst worden war, könnte dieses Verhalten neben der Präsenzsteigerung auch die Funktion eines „Balzfluges“ besitzen.

Dass die Patrouillen vermutlich dazu dienen, die Chance eines Männchens auf das Zusammentreffen mit einem paarungsbereiten Weibchen zu steigern, konnte während des „focal animal samplings“ am 24.02.2001 beobachtet werden: Das in dieser Nacht erfasste Männchen erhöhte in der halben Stunde zwischen 23:30 und 0:00 Uhr seine Präsenz an der beobachteten *Musa*-Infloreszenz erheblich, indem es die Anzahl der Patrouillen vor dieser Blüte um ein Vielfaches steigerte. Da sich dieses Männchen in diesem Zeitraum auf dem beobachteten Blütenstand mit einem Weibchen paarte, schien es bereits zuvor „Kenntnis“ von dessen Anwesenheit gehabt zu haben. Die enorme Steigerung der Patrouillen hatte in diesem Fall tatsächlich zum „Abfangen“ des Weibchens geführt. Dies würde aber bedeuten, dass die Männchen ihre Präsenz nicht wahllos, sondern „bedarfsorientiert“ an jenen Blüten erhöhten, die von paarungsbereiten Weibchen besucht wurden.

Interessanterweise patrouillierten die Männchen ebenso vor den Kunstblüten im Käfig wie sie dies vor Blüten in der freien Natur taten. Außerdem versuchten sie – wie an den *Musa*-Infloreszenzen im Freiland – mit den an den Kunstblüten gelandeten Weibchen zu kopulieren. Die Häufigkeit und Reproduzierbarkeit, mit der diese sehr wahrscheinlich nicht mit dem Nahrungserwerb zusammenhängenden Verhaltensweisen der Männchen auch im artifiziellen Umfeld auftraten und die – verglichen mit weiblichen Tieren – mehr als doppelt so hohe Präsenz der Männchen an den Kunstblüten stützen die Hypothese, dass Blüten die einzigen Adresspunkte für soziale Interaktionen und insbesondere Paarungen für *Macroglossus minimus* darstellen.

Vermutlich sicherten sich die Männchen mit dem frühen Verlassen ihrer Tagesquartiere einen „Vorsprung“ in der allabendlich erfolgenden Suche nach Nahrungsquellen in ihren Aktionsräumen. Hierdurch könnten sie zum einen zum Zeitpunkt der ersten Blütenbesuche der Weibchen bereits die für die energieaufwändigen Verhaltensweisen des Paarungsverhaltens erforderliche Nahrungsenergie aufgenommen haben. Zum anderen wären sie aufgrund der zuvor erworbenen Kenntnis der Lage und Verteilung der Blüten in ihren Aktionsräumen zum Zeitpunkt der ersten Blütenbesuche der Weibchen bereits zu einer effizienten Steigerung ihrer Präsenz an diesen Blüten befähigt gewesen. Nicht zuletzt könnte das zeitige Eintreffen der Männchen in ihren Paarungsterritorien andere Männchen von deren Besetzung abgehalten haben.

Der zweite Teil der Strategie der Männchen, die Wahrscheinlichkeit eines Zusammentreffens mit Weibchen an den Blüten in ihren Paarungsterritorien zu erhöhen, bestand darin, möglichst große Überlappungen mit den „core use areas“ der Weibchen zu erzielen. Die Überlappungsgrade der „core use areas“ von Männchen und Weibchen waren sehr viel größer als die von Männchen untereinander und auch die von Weibchen untereinander. Folglich war die Präferenz der Männchen für bestimmte Blüten oder Teilbereiche der Paarungsterritorien (also deren „core use areas“) nicht nur Ausdruck der Verteilung der Nahrungspflanzen im Raum, sondern auch der Aufenthaltspräferenzen der Weibchen an diesen Nahrungspflanzen. Dies dürfte die logische Erklärung dafür sein, dass die Größe der „core use areas“ im Gegensatz zu der Größe der Aktionsräume (MCP 95 %) nicht abhängig von der residualen Hodenlänge ( $HL_{res}$ ) beziehungsweise der Kondition der Männchen war.

Allerdings stellen die kleinen Paarungsterritorien die Männchen vor ein weiteres Problem: Das Risiko, innerhalb der Paarungsterritorien nicht mehr ausreichend Nahrung zur Deckung des täglichen Energiebedarfes finden zu können, steigt mit abnehmender Größe dieser Territorien immer stärker an. Paarungsterritorien müssen also so groß sein, dass die Männchen auch in Zeiten geringer Ressourcendichte (Kap. 2) ihren Energiebedarf decken können. Die Größe der Paarungsterritorien der Männchen von *Macroglossus minimus* reflektiert somit höchstwahrscheinlich den „trade-off“ zwischen möglichst hoher Präsenz und der Sicherung einer ausreichenden Nahrungsmenge zur Deckung des Tagesenergiebedarfs. Weiterer Untersuchungsbedarf besteht hinsichtlich der Frage, ob die Männchen mit der besten Kondition diejenigen Teilgebiete besetzen können, die die größte Nahrungsressourcendichte aufweisen. Die Männchen müssten in diesem Fall dazu in der Lage sein, trotz der zum Teil erheblichen Schwankungen der Blüten- und damit Nahrungsenergiegedichte chiropterophiler Pflanzen in Kampong Kuantan die besten Teilgebiete zu identifizieren (Sutherland 1996). Jedoch ist ebenso denkbar, dass die Männchen mit der besten Kondition die Ressourcen in ihren Territorien besser als Männchen schlechterer Kondition monopolisieren können. Dies leitet über zu der Frage, ob die Monopolisierung der Ressourcen überhaupt möglich war.

#### 4.4.4. Ressourcenmonopolisierung möglich?

Nach Gill & Wolf (1975) führt die Verteidigung von Nahrungsressourcen zu einer Ersparnis der Nahrungssuchzeit, weil territoriale Tiere ihren erforderlichen Energiebedarf durch die höheren Nahrungsmengen schneller decken können. Da es den Männchen von *Macroglossus minimus* nicht gelang, über die Verteidigung von Nahrungsressourcen Weibchen zu monopolisieren, nehme ich an, dass die Ressourcenverteidigung alleine dazu dient, einen höheren Nettoenergiegewinn zu erzielen als dies ohne die Verteidigung der Nahrungsressourcen möglich wäre. Die eingesparte Nahrungssuchzeit könnte von den Männchen zur Erhöhung der Präsenz genutzt werden.

Dass die Männchen von *Macroglossus minimus* zumindest in gewissem Umfang in der Lage waren, Nahrungsressourcen in ihren Paarungsterritorien zu monopolisieren, zeigten die klare Abgrenzung der Paarungsterritorien der Männchen untereinander sowie die regelmäßigen Beobachtungen intra- und interspezifischen Aggressionsverhaltens. Bei allen an Blüten beobachteten Interaktionen eines territorialen Männchens mit einem anderen *Macroglossus minimus* oder *Eonycteris spelaea* war das territoriale Männchen in der Lage, das andere Individuum entweder davon abzuhalten an der Blüte zu landen, oder ein bereits gelandetes Individuum sofort von der Blüte zu vertreiben („interference competition“, Putman 1994, Abramsky et al. 2000 & 2001).

Andererseits zeigten die regelmäßigen Beobachtungen des erfolgreichen Blütenbesuches von *Eonycteris spelaea* und anderer *Macroglossus minimus* in den Paarungsterritorien der Männchen, dass deren Monopolisierungsbemühungen häufig ohne Erfolg blieben. Die Ursachen hierfür entsprechen im Wesentlichen den Problemen, die für die Partnerfindung an Ressourcen beschrieben wurden: (1) Die Blütenbesuche durch andere Flughunde dauerten nur wenige Se-

kunden, (2) im Flug waren die anderen Tiere nachts von den Männchen nur schwer zu entdecken und (3) konnten andere Tiere während der Ruhezeiten der territorialen Männchen unbehelligt von diesen die Blüten in deren jeweiligen Paarungsterritorien besuchen.

Da auch weibliche Tiere verfolgt worden waren, kann angenommen werden, dass die territorialen Männchen bis auf die paarungsbereiten Weibchen alle anderen Individuen aus ihren Paarungsterritorien zu vertreiben versuchten. Würde ein Männchen alle Weibchen in seinem Territorium dulden, erwüchse ihm das bereits weiter oben beschriebene Problem, unter Umständen nicht mehr den eigenen täglichen Energiebedarf decken zu können.

Allerdings ist die Verteidigung von Ressourcen in der Regel verbunden mit zum Teil erheblichen energetischen Kosten für das agonistische Verhalten (z.B. Abramsky et al. 2000 & 2001) sowie einem erhöhten Prädationsrisiko (Krebs & Davies 1996, Sutherland 1996, Alcock 2001) und damit nur so lange effizient, wie diese Kosten den aus den verteidigten Ressourcen erwachsenden Nutzen nicht übersteigen („economic defendability“, Brown 1964). Gerade die sehr auffälligen Verhaltensweisen der Männchen von *Macroglossus minimus* wie die hoch repetitiven Patrouillen, das Zirkeln sowie das Klatschen dürften das Prädationsrisiko für die Männchen stark erhöht haben. Dass die Männchen ihre Aktivität in Vollmondnächten reduzierten, stützt diese Vermutung. Durch die Stabilität ihrer Territorien (hohe Ortstreue einiger Männchen über lange Zeiträume hinweg!) und deren asaisonalen Charakter ist allerdings zu erwarten, dass die Männchen von *Macroglossus minimus* zum einen aufgrund ihrer genauen Ortskenntnis das Prädationsrisiko verringern können (z.B. Begon et al. 1997), zum anderen der sogenannte „dear enemy“ Effekt eintritt (Alcock 2001). Dieser Effekt führt dazu, dass sich die Territorien benachbarter Tiere mit der Zeit immer weiter stabilisieren und immer weniger territoriale Auseinandersetzungen stattfinden, was die Kosten für die Ressourcenverteidigung verringert und dadurch deren Effizienz erhöht.

Dennoch schien die Lebenserwartung der Männchen von *Macroglossus minimus* geringer zu sein als die der Weibchen. Darauf deutet die Verschiebung des Geschlechterverhältnisses von juvenilen zu adulten Tieren hin; ein Phänomen, das bereits von Start (1974) für *Macroglossus minimus* beschrieben wurde. Zu einer kürzeren Lebensspanne der Männchen könnte zum einen ein für die Männchen vermutlich erhöhtes Prädationsrisiko beitragen, zum anderen ist es möglich, dass die Männchen aufgrund der sehr energieaufwändigen Verhaltensweisen im Zusammenhang mit dem Paarungssystem und einem deshalb vermuteten höheren Tagesenergieumsatz schneller „verbrauchen“ und altern als die Weibchen (Alcock 2001).

Ob es letztlich noch andere Mechanismen zur Etablierung und Aufrechterhaltung territorialer Grenzen außer der direkten Interferenz zwischen den Männchen gab, muss unbeantwortet bleiben. Winkelman et al. (2003) diskutierten eine Abgrenzung der Männchen voneinander durch mögliche Duftstoffe, die aus der Kehldrüse der Männchen stammen sollen. In Kampong Kuantan gelangen keine Beobachtungen, die diese Vermutung bestätigten. Das Setzen von Duftmarken wurde z.B. an *Tadarida brasiliensis* (French & Lollar 1998) und an *Molossus spp.* (Horst 1966, Heideman et al. 1990) nachgewiesen, konnte bei *Macroglossus minimus* aber weder im Freiland noch im Flugkäfig beobachtet werden. Die Hautdrüse zeigte bei keinem der gefangenen Männchen Anzeichen eines produzierten Sekretes. Außerdem hatten die Männchen – im Gegensatz zu den ebenfalls häufig erfassten frugivoren *Cynopterus brachyotis* – für den menschlichen Beobachter keinen merklich anderen Geruch als die Weibchen. Würde die Abgrenzung der Territorien durch einen in die Luft abgegebenen Duftstoff bewerkstelligt, wie Winkelman et al. (2003) vermuteten, müssten die Territorien der Männchen mit der besten Kondition erwartungsgemäß größer sein als die von Männchen schlechterer Kondition. Genau das Gegenteil war aber der Fall.

Hinweise auf alternative Paarungsstrategien von *Macroglossus minimus* ergaben sich während der Untersuchungen in Kampong Kuantan nicht, doch muss deren Vorkommen aus prinzipiell-

len Erwägungen vorausgesetzt werden (z.B. Krebs & Davies 1996, Sutherland 1996, Alcock 2001).

#### 4.4.5. Sonderfall Flugkäfig?

In Anbetracht der ausgeprägten Territorialität männlicher *Macroglossus minimus* in Kampong Kuantan und ihrer Etablierung stabiler Paarungsterritorien hatte ich erwartet, dass es im Flugkäfig unter den zeitgleich gehaltenen Männchen zu einer Aufteilung des Raumes oder zu einer erkennbaren Dominanz eines Männchens kommen würde. Dies war jedoch nicht der Fall. Über die Gründe hierfür kann nur spekuliert werden: (1) Die Kunstblüten waren nicht geklumpt (wie häufig bei Bananeninfloreszenzen) im Raum angeordnet, sondern einzeln im gesamten Flugkäfig verteilt und es war keine strukturelle räumliche Gliederung des Flugkäfigs (durch Bepflanzung etc.) vorhanden. (2) Die Kunstblüten unterschieden sich nicht hinsichtlich der Qualität und Quantität der Belohnungsmengen. Aufgrund der fehlenden räumlichen und nahrungsenergetischen Strukturierung des Flugkäfigs waren die zeitgleich gehaltenen Männchen unter Umständen nicht dazu in der Lage, Grenzen innerhalb dieses Raumes zu bestimmen. Möglicherweise waren die Versuchstiere aber auch sozialem Stress ausgesetzt, der aus der Haltung mehrerer Individuen der strikt solitären Art auf vergleichsweise engem Raum resultierte. Insofern stellte die Situation im Flugkäfig tatsächlich einen Sonderfall dar. Trotz dieser möglichen Faktoren wies das Verhaltensspektrum der männlichen „focal animals“ an den Kunstblüten im Flugkäfig darauf hin, dass sie sich weitgehend natürlich verhalten haben.

#### 4.4.6. Schlussfolgerung

*Macroglossus minimus* besitzt ein in dieser Form bislang für Fledertiere nicht beschriebenes promiskuitives Paarungssystem mit der Ausbildung von asaisonalen, stabilen Paarungsterritorien, wobei es den Männchen weder direkt noch indirekt gelingt, Weibchen zu monopolisieren. Allerdings verteidigen sie die Blüten chiropterophiler Pflanzen innerhalb ihrer Paarungsterritorien. Diese Blüten stellen nicht nur Nahrungsquellen dar, sondern sind auch die Paarungsplätze von *Macroglossus minimus*.

### 4.5. Abschätzung der Populationsgröße von *Macroglossus minimus*

Die herkömmlichen Verfahren zur Berechnung von Populationsgrößen, die auf Wiederfangmodellen (CMR: Capture-Mark-Recapture) beruhen (z.B. Jolly-Seber Modell, Mühlenberg 1993), waren für die Bestimmung der Populationsgröße von *Macroglossus minimus* im Untersuchungsgebiet aus folgenden Gründen nicht anwendbar (eine Übersicht über die verschiedenen Verfahren gibt z.B. Mühlenberg 1993): (1) Aufgrund der geringen Individuendichte war die Anzahl der gefangenen und insbesondere der wiedergefangenen Tiere pro Fangnacht viel zu gering, um daraus verlässliche Populationsschätzungen ableiten zu können; nicht selten konnten nur 1 bis 2 Individuen in einer Fangnacht erfasst werden. (2) Die Fangaktivität war nicht gleichmäßig über die Untersuchungszeiträume verteilt. (3) Aufgrund der Größe des Untersuchungsgebietes war nicht gewährleistet, dass alle Individuen mit der gleichen Wahrscheinlichkeit erfasst werden konnten (Montgomery 1987, Shanker 2000). Derartige Probleme bei der Berechnung der Populationsdichte philippinischer Pteropodiden beschrieben auch Heideman & Heaney (1989). Die Angabe der Populationsgröße als Anzahl der insgesamt erfassten Individuen wäre eine wenig sinnvolle Alternative, da dies die Veränderung der Populationszusammensetzung durch Geburten- und Sterberate sowie Zu- und Abwanderung vollkommen ignorieren würde.

Um die Ergebnisse der Netzfänge dennoch mit der auf Grundlage der nahrungsenergetischen Tragfähigkeit berechneten Populationsgröße („carrying capacity“) von *Macroglossus minimus* im Untersuchungsgebiet (Kap. 2) vergleichen zu können, wurde eine Methode entwickelt, die weder eine gleichmäßige Fangaktivität noch gleiche Fangwahrscheinlichkeiten voraussetzte.

Diese Methode ermöglichte eine konservative Berechnung der Populationsgröße anhand der tatsächlich gefangenen Tiere und unterschied sich insofern von der in Kap. 2 durchgeführten Tragfähigkeitsberechnung, die anhand der im Untersuchungsgebiet verfügbaren Nahrungsenergie eine Vorhersage zu der möglichen Populationsgröße machte. Da die Reproduktion von *Macroglossus minimus* asaisonal und asynchron erfolgte und das Nahrungsangebot der beiden Hauptnahrungspflanzen keinen saisonalen Schwankungen unterworfen war, wurde angenommen, dass die Größe der Population ganzjährig stabil blieb und sich Geburten- und Sterberate sowie Zu- und Abwanderung im Gleichgewicht befanden („equilibrium population size“, Sutherland 1996). Um jedoch die durch diese Faktoren verursachte Änderung der Populationszusammensetzung zu berücksichtigen, wurden die Fangnächte in gleitende, auf je 3 Monate begrenzte Erfassungsabschnitte aufgeteilt, innerhalb welcher jedes Individuum unabhängig von der Anzahl seiner Erfassungen nur einmal gewertet worden war. So konnte angenommen werden, dass die Überschätzung der Population gering blieb. Da nicht gewährleistet war, dass alle Individuen mit der gleichen Fangwahrscheinlichkeit erfasst werden konnten, wurde (unter der Annahme einer gleich großen, stabilen Population in jedem der 3-Monatsabschnitte) die größte für einen der 3-Monatsabschnitte ermittelte Individuenzahl als Maßzahl für die Populationsgröße herangezogen, womit die Population von *Macroglossus minimus* im Untersuchungsgebiet aus mindestens 61 Individuen bestand. Dass es trotz des sehr hohen Wiederfanganteils in den letzten 15 Fangnächten des Untersuchungszeitraumes 2000/2001 zu mehreren Ersterfassungen adulter Tiere kam, zeigte, dass selbst nach einer Periode intensiver Fangtätigkeit die Population nicht vollständig erfasst worden war (Ersterfassungen von Jungtieren waren aufgrund des Reproduktionsgeschehens erwartet worden). Folglich musste die Population größer gewesen sein, als anhand der gleitenden 3-Monatsabschnitte berechnet worden war. Dennoch entsprach die auf diese Weise berechnete Populationsgröße näherungsweise (zuzüglich der unbekanntem Zahl nicht erfasster Individuen) der tatsächlich im Untersuchungsgebiet vorhandenen „equilibrium population size“.

Dies wiederum verdeutlicht, dass die in Kap. 2 anhand der nahrungsenergetischen Tragfähigkeit berechnete Populationsgröße von etwa 74 Individuen bei minimaler Ressourcenverfügbarkeit („carrying capacity“, Sutherland 1996) beziehungsweise von 138 Individuen bei mittlerer Ressourcenverfügbarkeit eine sehr zuverlässige Vorhersage der Populationsgröße darstellte. Damit lag die Individuendichte von *Macroglossus minimus* im Untersuchungsgebiet bei unter einem Individuum pro ha. Eine der idealisierten Bedingungen dieser Berechnung war, dass kein Wettbewerb mit *Eonycteris spelaea* um die vorhandenen Nahrungsquellen existierte. Angesichts der Fähigkeit, mit wesentlich geringeren Energiemengen pro Blütenbesuch auskommen zu können, war *Macroglossus minimus* *Eonycteris spelaea* überlegen. Bei einem für die Tragfähigkeitsberechnung relevanten Szenario, also einer Limitierung der Populationsgröße von *Macroglossus minimus* durch Engpässe der Nahrungsressourcenverfügbarkeit, muss davon ausgegangen werden, dass keine Konkurrenzsituation mit *Eonycteris spelaea* gegeben war, da dieser aufgrund seiner größeren GUD schon zuvor das Gebiet verlassen hatte („interspecific exploitation competition“).

Da sich die adulten Männchen von *Macroglossus minimus* territorial verhielten, war die mögliche Anzahl gleichzeitig im Untersuchungsgebiet vorkommender Männchen durch die Flächengröße begrenzt. Bei einer mittleren Größe der nächtlichen Aktionsräume der Männchen von 2,4 ha hätten rechnerisch im Untersuchungsgebiet (110,8 ha) höchstens 46 adulte Männchen ihre Paarungsterritorien ausbilden können (Tragfähigkeit des Untersuchungsgebietes für Paarungsterritorien). Bei der annähernden Gleichverteilung der Geschlechter entspräche dies folglich 92 adulten Individuen. Bei einem Anteil juveniler und subadulter Tiere von rund 35 % würde dies eine Populationsgröße von 124 Individuen bedeuten. Allerdings beinhaltete das Untersuchungsgebiet auch Bereiche, die überhaupt nicht von *Macroglossus minimus* genutzt worden waren, sodass die theoretisch mögliche Anzahl an Paarungsterritorien geringer ausfallen sollte. Weiterhin berücksichtigt diese Vorgehensweise nicht, dass einige Männchen der Population eine alternative Paarungsstrategie haben könnten. Dennoch führt auch diese Art der

Populationsgrößenschätzung von *Macroglossus minimus* im Untersuchungsgebiet zu einer ähnlichen Größenordnung wie die Berechnung auf Grundlage der Tragfähigkeit und basierend auf den Fangergebnissen.

## 5. Literatur

- Abrams, P. (1983): The theory of limiting similarity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 359-376
- Abramsky, Z., Rosenzweig, M.L. & Subach, A. (2000): The energetic cost of competition: Gerbils as mon-eychangers. *Evolutionary Ecology Research* 2: 279-292
- Abramsky, Z., Rosenzweig, M.L. & Subach, A. (2001): The cost of interspecific competition in two gerbil species. *Journal of Animal Ecology* 70: 561-567
- Alcock, J. (2001): *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. Sinauer Associates, Sunderland; 543 pp.
- Altringham, J.D. (1996): *Bats: Biology and Behaviour*. Oxford University Press, Oxford; 262 pp.
- Alvarez-Castaneda, S.T., Cardenas, N. & Mendez, L. (2004): Analysis of mammal remains from owl pellets (*Tyto alba*), in a suburban area in Baja California. *Journal of Arid Environments* 59(1): 59-69
- Balasingh, J., Koilraj, J. & Kunz, T.H. (1995): Tent construction by the short-nosed fruit bat *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) in Southern India. *Ethology* 100: 210-229
- Beattie, I.W. (1971): A technique for the study of insect-borne pollen. *Pan-Pacific Entomology* 47: 82
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1991): *Ökologie: Individuen, Populationen, Lebensgemeinschaften*. Basel, Boston, Berlin, Birkhäuser; 1024 S.
- Begon, M., Mortimer, M. & Thompson, D.J. (1997): *Populationsökologie*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg; 380 S.
- Bhat, H.R. & Kunz, T.H. (1995): Altered flower/fruit clusters of the kitul palm used as roosts by the short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae). *Journal of Zoology, London* 235: 597-604
- Blem, C.R., Blem, L.B. & Cosgrove, C.C. (1997): Field studies of rufous hummingbird sucrose preference: Does source height affect test results? *Journal of Field Ornithology* 68(2): 245-252
- Bradbury, J., Morrison, D., Stashko, E. & Heithaus, R. (1979): Radio-tracking methods for bats. *Bat research news* 20: 9-17
- Bradbury, J.W., Gibson, R.M. & Tsai, I.M. (1986): Leks and the unanimity of female choice. *Animal Behaviour* 34: 1694-1708
- Brigham, R.M., Gutsell, R.C.A., Wiacek, R.S. & Geiser, F. (1999): Foraging Behaviour in Relation to the Lunar Cycle by Australian Owlet-nightjars *Aegotheles cristatus*. *Emu* 99: 253-261
- Brown, J.L. (1964): The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin* 76: 160-169
- Brown, J.S. (1999): Vigilance, patch use and habitat selection: Foraging under predation risk. *Evolutionary Ecology Research* 1: 49-71
- Brown, J.S., Kotler, B.P. & Mitchell, W.A. (1997): Competition between birds and mammals: A comparison of giving-up densities between crested larks and gerbils. *Evolutionary Ecology* 11: 757-771
- Calder, W.A. & Hiebert, S.M. (1983): Nectar feeding, diuresis and electrolyte replacement of hummingbirds. *Physiological Zoology* 56(3): 325-334
- Charnov, E.L. (1976): Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136
- Clutton-Brock, T.H. (1989): Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London B* 236: 339-372
- Corbet, G.B. & Hill, J.E. (1992): *The Mammals of the Indomalayan Region: a systematic review; part: Order Chiroptera*. Natural History Museum Publications, Oxford University Press; 54-161
- Cotterill, F.D.P. (1992): Molossid bat predation by Mackinder's eagle owl. *Honeyguide* 38(3): 124-125
- Crichton, E.G. (2000): Sperm Storage and Fertilization. In: Crichton, E.G. & Krutzsch, P.H. (eds.): *Reproductive Biology of Bats*. Academic Press, London & San Diego; 295-320

- Dafni, A. (1992): Pollination Ecology: A Practical Approach. IRL Press at Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo; 250 pp.
- Darwin, C. (1871): The Descent of Man and the Selection in relation to Sex. John Murray, London
- Dearborn, D.C. (1998): Interspecific territoriality by a Rufous-Tailed Hummingbird (*Amazilia tzacatl*): effects of intruder size and resource value. *Biotropica* 30(2): 306-313
- Dechmann, D.K.N., Kalko, E.K.V., König, B. & Kerth, G. (2005): Mating system of a Neotropical roost-making bat: the white-throated, round-eared bat, *Lophostoma silvicolum* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 58: 316-325
- Dobson, F.S. & Michener, G.R. (1995): Maternal traits and reproduction in Richardson's ground squirrels. *Ecology* 76: 851-862
- Dobson, F.S. (1992): Body mass, structural size, and life-history patterns of the Columbian ground squirrel. *American Naturalist* 140: 109-125
- Eberhard, W.G. (1996): Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 501 pp.
- Elangovan, V. & Marimuthu, G. (2001): Effect of moonlight on the foraging behaviour of a megachiropteran bat *Cynopterus sphinx*. *Journal of Zoology, London* 253: 347-350
- Emlen, S.T. & Oring, L.W. (1977): Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems. *Science* 197, 215-223
- Erkert, H.G. (1982): Ecological aspects of bat activity rhythms. In Kunz, T.H. (ed.): *Ecology of bats*. Plenum Press, New York & London; 201-242
- Findley, J.S. & Wilson, D.E. (1982): Ecological Significance of Chiropteran Morphology. In: Kunz, T.H. (ed.): *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York & London; 243-260
- Findley, J.S., Studier, E.H. & Wilson, D.E. (1972): Morphologic properties of bat wings. *Journal of Mammalogy* 53(3): 429-444
- Fleming, T.H. (1982): Foraging strategies of Plant-visiting Bats. In: Kunz, T.H. (ed.): *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York & London; 287-325
- Ford, H.A. (1979): Interspecific competition in Australian honey-eaters: depletion of common resources. *Australian Journal of Ecology* 4(2): 145-164
- Fortescue, J.A. & Turner, D.W. (2004): Pollen fertility in *Musa*: Viability in cultivars grown in Southern Australia. *Australian Journal of Agricultural Research* 55(10): 1085-1091
- French, B. & Lollar, A. (1998): Observations on the reproductive behavior of captive *Tadarida brasiliensis mexicana* (Chiroptera: Molossidae). *Southwestern Naturalist* 43(4): 484-490
- Gannon, M. (1993): A new technique for marking bats. *Bat Research News* 34(4): 88-89
- Gill, F.B. & Wolf, L.L. (1975): Economics of feeding territoriality in the golden-winged sunbird. *Ecology* 56: 333-345
- Gill, F.B. (1988): Trapline foraging by hermit hummingbirds: competition for an undefended, renewable resource. *Ecology* 69(6): 1933-1942
- Gould, E. (1978): Foraging behavior of Malaysian nectar-feeding bats. *Biotropica* 10(3): 184-193
- Gould, E. (1988): Wing-clapping sounds of *Eonycteris spelaea* (Pteropodidae) in Malaysia. *Journal of Mammalogy* 69(2): 378-379
- Hammer, M. & Arlettaz, R. (1998): A case of snake predation upon bats in northern Morocco: some implications for designing bat grilles. *Journal of Zoology, London* 245: 211-212
- Happold, D.C.D. & Happold, M. (1990): Reproductive strategies of bats in Africa. *Journal of Zoology, London* 222: 557-583
- Happold, D.C.D. & Happold, M. (1996): The social organization and population dynamics of leaf-roosting banana bats, *Pipistrellus nanus* (Chiroptera: Vespertilionidae), in Malawi, East-Central Africa. *Mammalia* 60(4): 517-544

- Harris, S., Cresswell, W.J., Forde, G.P., Threwella, W.J., Woollard, T. & Wray, S. (1990): Home range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review* 20: 97-123
- Heideman, P.D. & Heaney, L.R. (1989): Population biology and estimates of abundance of fruit bats (Pteropodidae) in Philippine submontane rainforest. *Journal of Zoology, London* 218: 265-286
- Heideman, P.D. & Uzzurum, R.C.B. (2003): Seasonality and synchrony of reproduction in three species of nectarivorous Philippine bats. *BMC Ecology* 3: 11
- Heideman, P.D., Erickson, K.R. & Bowles, J.B. (1990): Notes on the breeding biology, gular gland and habits of *Molossus sinaloae* (Chiroptera: Molossidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 55: 303-307
- Heithaus, E.R., Fleming, T. & Opler, P.A. (1975): Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841-854
- Heithaus, E.R., Opler, P.A. & Baker, H.G. (1974): Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant-pollinator coevolution. *Ecology* 55: 412-419
- Helversen, O. von & Reyer, H.-U. (1984): Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. *Oecologia* 63: 178-184
- Helversen, O. von & Winter, Y. (2003): Glossophagine Bats and Their Flowers: Costs and Benefits for Plants and Pollinators. In: Kunz, T.H. & Fenton, M.B. (eds.): *Bat Ecology*. University of Chicago Press, Chicago; 346-397
- Helversen, O. von (1986): Blütenbesuch bei Blumenfledermäusen: Kinematik des Schwirrfuges und Energiebudget im Freiland. In: Nachtigall, W. (Hrsg.): *Fledermausflug - Bat Flight*. BIONA-Report 5. Gustav Fischer, Stuttgart; 107-126
- Hoetker, G.M. & Gobalet, K.W. (1999): Predation on Mexican free-tailed bats by burrowing owls in California. *Journal of Raptor Research* 33(4): 333-335
- Hood, C.S. & Smith, J.D. (1989): Sperm storage in a tropical nectar-feeding bat, *Macroglossus minimus* (Pteropodidae). *Journal of Mammalogy* 70(2): 404-406
- Hopkins, H. C. & Hopkins, M. J. G. (1982): Predation by a snake of a flower-visiting bat at *Parkia nitida* (Leguminosae: Mimosoideae). *Brittonia* 34: 225-227
- Horn, H.S. (1966): Measurement of overlap in comparative ecological studies. *American Naturalist* 100: 419-424
- Horner, M.A., Fleming, T.H. & Sahley, C.T. (1998): Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology, London* 244: 575-586
- Horst, R. (1966): Observations of the gular gland of *Molossus rufus*. *Anatomical Record* 154: 465
- Hosken, D.J. (1997): Sperm competition in bats. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264: 385-392
- Hosken, D.J. (1998): Testes mass in megachiropteran bats varies in accordance with sperm competition theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 44: 169-177
- Howell, D.J. & Hartl, D.L. (1980): Optimal foraging in Glossophagine bats: when to give up. *American Naturalist* 115: 696-704
- Howell, D.J. (1974): Bats and pollen: Physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comp. Biochem. Physiol.* 48A: 263-276
- Howell, D.J. (1979): Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. *The American Naturalist* 114: 23-49
- Hutterer, R. & Ray, J.C. (1997): Bat predation by small carnivores in a central African rainforest. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 62: 86-92
- Ingle, N.R. & Heaney, L.R. (1992): A key to the bats of the Philippine islands. *Fieldiana, Zoology* 69: 1-44
- Jakob, E.M., Marshall, S.D. & Uetz, G.W. (1996): Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos* 77: 61-67

- Jones, G. & Rydell, J. (1994): Foraging strategy and predation risk as factors influencing emergence time in echolocating bats. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 346: 445-455
- Julian, S. & Altringham J.D. (1994): Bat predation by a Tawny owl. *Naturalist* 119: 49-56
- Julien-Laferriere, D. (1997): The influence of moonlight on activity of woolly opossums (*Caluromys philander*). *Journal of Mammalogy* 78(1): 251-255
- Kenward, R. (1987): *Wildlife Radio Tagging: Equipment, Field Techniques and Data Analysis*. Academic Press, London, San Diego; 222 pp.
- Kenward, R.E. (2001): *A Manual for Wildlife Radio Tagging*. Academic Press, London & San Diego; 311 pp.
- Kotler, B.P. & Brown, J.S. (1988): Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 281-307
- Krebs, C.J. (1989): *Ecological Methodology*. Harper & Row Publishers, New York; 654 pp.
- Krebs, J.D. & Davies, N.B. (1996): *Einführung in die Verhaltensökologie*. Berlin, Oxford, Blackwell Wissenschafts-Verlag; 484 S.
- Kruttsch, P.H. (2000): Anatomy, Physiology and Cyclicity of the Male Reproductive Tract. In: Crichton, E.G. & Kruttsch, P.H. (eds.): *Reproductive Biology of Bats*. Academic Press, London & San Diego; 91-155
- Kunz, T.H. & Lumsden, L.F. (2003): Ecology of Cavity and Foliage Roosting Bats. In: Kunz, T.H. & Fenton, M.B. (eds.): *Bat Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago; 3-89
- Kunz, T.H. (1982): Roosting Ecology. In: Kunz, T.H. (ed.): *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York & London; 1-56
- Kunz, T.H., Fujita, M.S., Brooke, A.P. & McCracken, G.F. (1994): Convergence in tent architecture and tent-making behaviour among Neotropical and Palaeotropical bats. *Journal of Mammalian Evolution* 2: 57-78
- Lang, A.B., Kalko, E.K.V., Römer, H., Bockholdt, C. & Dechmann, D.K.N. (2006): Activity levels of bats and katydidids in relation to the lunar cycle. *Oecologia* 146: 659-666
- Law, B.S. (1995): The effect of energy supplementation on the local abundance of the common blossom bat, *Syconycteris australis*, in south-eastern Australia. *Oikos* 72: 42-50
- Lehner, P.N. (1996): *Handbook of ethological methods*. Cambridge University Press, Cambridge; 672 pp.
- Lemke, T.O. (1984): Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology* 65(2): 538-548
- Levins, R. (1968): *Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations*. Princeton University Press, Princeton
- Lewis, S.E. (1995): Roost fidelity of bats: a review. *Journal of Mammalogy* 76(2): 481-496
- Lima, S.L. & Dill, L.M. (1990): Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640
- MacArthur, R.H. & Levins, R. (1967): The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-385
- McCracken, G.F. & Bradbury, J.W. (1977): Paternity and Genetic Heterogeneity in the Polygonous Bat, *Phyllostomus hastatus*. *Science* 198, 303-306
- McFarland, D.C. (1996): Aggression and nectar use in territorial non-breeding New Holland Honeyeaters *Phylidonyris novaehollandiae* in eastern Australia. *Emu* 96(3): 181-188
- McKean, J.L. (1972): Notes on some collections of bats (Order: Chiroptera) from Papua New Guinea and Bougainville Island. CSIRO Div. Wildl. Res. Tech. Pap. 26
- Mebs, T. & Scherzinger, W. (2000): *Die Eulen Europas. Biologie, Kennzeichen, Bestände*. Frankh-Kosmos-Verlag; 396 S.
- Mech, D.L. (1983): *Handbook of Animal Radio-Tracking*. University of Minnesota Press, Minneapolis; 108 pp.

- Meyer, C.F.J., Schwarz, C.J. & Fahr, J. (2004): Activity patterns and habitat preferences of insectivorous bats in a West African forest-savanna mosaic. *Journal of Tropical Ecology* 20: 397-407
- Mohr, C.O. (1947): Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist* 37: 223-249
- Montgomery, W.I. (1987): The application of capture-mark-recapture methods to the enumeration of small mammal populations. *Symposiums of the Zoological Society of London* 58: 25-57
- Morrison, D.W. & Handley, C.O. Jr. (1991): Roosting behaviour. In: Handley, C.O. Jr., Wilson, D.E. & Gardner, A.L. (eds.): *Demography and Natural History of the common Fruit Bat, Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panama. *Smithsonian Contributions to Zoology* 511; 131-135
- Morrison, D.W. (1978): Lunar phobia in a neotropical fruit bat *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Animal Behaviour* 26(3): 852-855
- Mougeot, F. & Bretagnolle, V. (2000 a): Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. *Journal of Avian Biology* 31: 376-386
- Mougeot, F. & Bretagnolle, V. (2000 b): Predation as a cost of sexual communication in nocturnal seabirds: an experimental approach using acoustic signals. *Animal Behaviour* 60: 647-656
- Mühlenberg, M. (1993): *Freilandökologie*. Quelle & Meyer Verlag, Heidelberg, Wiesbaden; 512 S.
- Myers, P. (1977): Patterns of reproduction in four species of vespertilionid bats in Paraguay. *University of California Publications in Zoology* 107: 1-41
- Neuweiler, G. (1993): *Biologie der Fledermäuse*. Thieme, Stuttgart; 350 S.
- Patterson, B.D., Willig, M.R. & Stevens, R.D. (2003): Trophic Strategies, Niche Partitioning, and Patterns of Ecological Organization. In: Kunz, T.H. & Fenton, M.B. (eds.): *Bat Ecology*. University of Chicago Press, Chicago; 536-579
- Petrzelkova, K.J., Obuch, J. & Zukal, J. (2004): Does the barn owl (*Tyto alba*) selectively predate individual great mouse-eared bats (*Myotis myotis*)? *Lynx* 35: 123-132
- Pijl, L. van der (1936): Fledermäuse und Blumen. *Flora* 131: 1-40
- Puente-Rolon, A.R. & Bird-Pico, F.J. (2004): Foraging Behavior, Home Range, Movements and Activity Patterns of *Epicrates inornatus* (Boidae) at Mata de Platano Reserve in Arecibo, Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 40(3): 343-352
- Putman, R.J. (1994): *Community Ecology*. Chapman & Hall, London; 178 pp.
- Racey, P.A. & Entwistle, A.C. (2000): Life-history and Reproductive Strategies of Bats. In: Crichton, E.G. & Krutzsch, P.H. (eds.): *Reproductive Biology of Bats*. Academic Press, London & San Diego; 363-414
- Reith, C.C. (1982): Insectivorous bats fly in shadow to avoid moonlight. *Journal of Mammalogy* 63: 685-690
- Roberts, W.M. (1996): Hummingbirds' nectar concentration preferences at low volume: the importance of time scale. *Animal Behaviour* 52: 361-370
- Robinson, J.C. (1996): *Bananas and Plantains*. CAB International; 238 pp.
- Roces, F., Winter, Y. & Helversen, O. von (1993): Nectar concentration preference and water balance in a flower visiting bat, *Glossophaga soricina antillarum*. In: W. Barthlott et al. (eds.): *Animal-Plant Interactions in Tropical Environments*. Museum Alexander König, Bonn; 159-165
- Rodriguez, G.A. & Reagan, D.P. (1984): Bat predation by the Puerto-Rican boa *Epicrates inornatus*. *Copeia* 1: 219-220
- Rodriguez-Duran, A. (1996): Foraging ecology of the Puerto Rican boa (*Epicrates inornatus*): bat predation, carry-on feeding, and piracy. *Journal of Herpetology* 30(4) 533-536
- Rosenzweig, M.L. & Lomolino, M.V. (1997): Who gets the short bits of the broken stick? In: Kunin, W.E. & Gaston, K.J. (eds.): *The Biology of Rarity*. Chapman & Hall, London; 63-90
- Rosenzweig, M.L. (1991): Habitat selection and population interactions: the search for mechanisms. *American Naturalist* 137: S5-S28

- Schleidt, W.M., Yakalis, G., Donnelly, M. & McGarry, J. (1984): A proposal for a standard ethogramm, exemplified by an ethogramm of the bluebreasted quail (*Coturnix chinensis*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 64: 193-220
- Schulte-Hostedde, A.I. & Millar, J.S. (2004): Intraspecific variation of testis size and sperm length in the yellow-pine chipmunk (*Tamias amoenus*): implications for sperm competition and reproductive success. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 55: 272-277
- Schulte-Hostedde, A.I., Millar, J.S. & Hickling, G.J. (2001): Evaluating body condition in small mammals. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1021-1029
- Schulte-Hostedde, A.I., Millar, J.S. & Hickling, G.J. (2003): Intraspecific variation in testis size of small mammals: implications for muscle mass. *Canadian Journal of Zoology* 81: 591-595
- Schulte-Hostedde, A.I., Millar, J.S. & Hickling, G.J. (2005a): Condition dependence of testis size in small mammals. *Evolutionary Ecology Research* 7: 143-149
- Schulte-Hostedde, A.I., Zinner, B., Millar, J.S. & Hickling, G.J. (2005b): Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology* 86(1): 155-163
- Shanker, K. (2000): Small mammal trapping in tropical montane forests of the Upper Nilgiris, southern India: an evaluation of capture-recapture models in estimating abundance. *Journal of Bioscience* 25(1): 99-111
- Slater, P (1961): Children's Python Preying on Free-tailed Bat. *The Western Australian Naturalist* 8(2): 50
- Speakman, J.R. & Thomas, D.W. (2003): Physiological Ecology and Energetics of Bats. In: Kunz, T.H. & Fenton, M.B. (eds.): *Bat Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago; 430-490
- Start, A.N. & Marshall, A.G. (1976): Nectarivorous bats as pollinators of trees in West Malaysia. In: Burley, J. & Styles, B.T. (eds.): *Tropical Trees - Variation, Breeding and Conservation*. Linnean Society Symposium Series No. 2, Academic Press; 141-150
- Start, A.N. (1974): The feeding biology in relation to food sources of nectarivorous bats (Chiroptera: Macroglossinae) in Malaysia. Ph. D. thesis, University of Aberdeen; 374 pp. + citation index
- Subbaraj, R. & Balasingh, J. (1996): Night roosting and „lunar phobia“ in Indian false vampire bat *Megaderma lyra*. *Journal of the Bombay Natural History Society* 93(1): 1-7
- Sutherland, W.J. (1996): *From Individual Behaviour to Population Ecology*. Oxford University Press, Oxford; 213 pp.
- Tan, K.H., Zubaid, A. & Kunz, T.H. (1997): Tent construction and social organization in *Cynopterus brachyotis* (Muller) (Chiroptera: Pteropodidae) in Peninsular Malaysia. *Journal of Natural History* 31: 1605-1621
- Thiele, J. & Winter, Y. (2005): Hierarchical strategy for relocating food targets in flower bats: spatial memory versus cue-directed search. *Animal Behaviour* 69: 315-327
- Thomas, D.W. (1988): Analysis of Diets of Plant-visiting Bats. In: Kunz, T.H. (ed.): *Ecological and Behavioral Methods for the study of Bats*. Smithsonian Institute Press; 211-220
- Thomson, J.D. (1996): Trapline foraging by bumblebees: I. Persistence of flight-path geometry. *Behavioral Ecology* 7(2): 158-164
- Thomson, J.D., Slatkin, M. & Thomson, B.A. (1997): Trapline foraging by bumble bees: II. Definition and detection from sequence data. *Behavioral Ecology* 8(2): 199-210
- Thornhill, R. (1983): Cryptic female choice in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps* and its implications. *American Naturalist* 122: 765-788
- Tschapka, M. (1998): Koexistenz und Ressourcennutzung in einer Artengemeinschaft von Blumenfledermäusen (Phyllostomidae: Glssophaginae) im atlantischen Tieflandregenwald Costa Ricas. Dissertation, Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg; 140 S.
- Tschapka, M. (2004): Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology, London* 263: 7-21
- Vasquez, R.A. (1994): Assessment of predation risk via illumination level – facultative central place foraging in the cricetid rodent *Phyllotis darwini*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34(5): 375-381

- Voigt, C.C. & Winter, Y. (1999): The energetic cost of hovering flight in nectar-feeding bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) and its scaling in moths, birds and bats. *Journal of Comparative Physiology B* 169: 38-48
- Voigt, C.C., Helversen, O. von, Michener, R. & Kunz, T.H. (2001): The economics of harem maintenance in the sac-winged bat, *Saccopteryx bilineata* (Emballonuridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 31-36
- Ward, P. & Zahavi, A. (1973): The importance of certain assemblages of birds as „information centres“ for food finding. *Ibis* 115: 517-534
- Wauters, L.A. & Dhondt, A.A. (1995): Lifetime reproductive success and its correlates in female Eurasian red squirrels. *Oikos* 72: 402-410
- White, G.C. & Garrott, R.A. (1990): *Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data*. Academic Press, Harcourt Brace Jovanovich Publishers, San Diego; 383 pp.
- Widmann, P. (1995): *Feldökologische Untersuchungen an einer Flughund-Artengemeinschaft (Chiroptera: Pteropodidae) in West-Leyte, Philippinen unter besonderer Berücksichtigung von Artenschutzaspekten*. Diplomarbeit im Studiengang Biologie, Universität Hohenheim, Institut für Zoologie. 117 S.
- Wilkinson, G.S. & Bradbury, J.W. (1988): Radiotelemetry: Techniques and Analysis. In: Kunz, T.H. (ed.): *Ecological and Behavioral Methods for the study of Bats*. Smithsonian Institute Press; 105-124
- Wilkinson, G.S. & McCracken, G.F. (2003): Bats and Balls: Sexual Selection and Sperm Competition in the Chiroptera. In: Kunz, T.H. & Fenton, M.B. (eds.): *Bat Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago; 128-155
- Williams, N.M. & Thomson, J.D. (1998): Trapline foraging by bumble bees: III. Temporal patterns of visitation and foraging success at single plants. *Behavioral Ecology* 9(6): 612-621
- Winkelmann, J.R., Bonaccorso, F.J. & Strickler, T.L. (2000): Home range of the Southern Blossom Bat, *Syconycteris australis*, in Papua New Guinea. *Journal of Mammalogy* 81(2): 408-414
- Winkelmann, J.R., Bonaccorso, F.J., Goedeke, E.E. & Ballock, L.J. (2003): Home range and territoriality in the Least Blossom Bat, *Macroglossus minimus*, in Papua New Guinea. *Journal of Mammalogy* 84(2): 561-570
- Winter, Y. & Stich, K.P. (2005): Foraging in a complex naturalistic environment: capacity of spatial working memory in flower bats. *Journal of Experimental Biology* 208: 539-548
- Winter, Y. (1999): Flight speed and body mass of nectar-feeding bats (Glossophaginae) during foraging. *Journal of Experimental Biology* 202: 1917-1930
- Ziv, Y., Kotler, B.P., Abramsky, Z. & Rosenzweig, M.L. (1995): Foraging efficiencies of competing rodents: why do gerbils exhibit shared-preference habitat selection? *Oikos* 73: 260-268
- Zuk, M. & Kolluru, G.R. (1998): Exploitation of sexual signals by predators and parasitoids. *Quarterly Review of Biology* 73(4): 415-437

## Kapitel 4

### Tagesenergiebedarf von *Macroglossus minimus*

#### 1. Einleitung und Fragestellung

Obligat nektarivore Fledertiere stellen ideale Studienobjekte dar, um den Energiefluss zwischen einem Blütenbesucher und den von ihm aufgesuchten nektarproduzierenden Blüten zu analysieren (Helversen & Reyer 1984). Diese Beziehung ist aus energetischer Sicht sehr transparent und der Energiefluss ist vergleichsweise einfach zu quantifizieren.

Ihren täglichen Energiebedarf (TEU, Tagesenergieumsatz) decken obligat nektarivore Fledertiere in der Natur nahezu ausschließlich über den aufgenommenen Blütennektar. Der TEU eines Fledertierindividuums entspricht der Nektarenergieemenge, die es täglich aufnehmen muss, um zu überleben. Diese Nektarenergieemenge entfällt zu annähernd 100 % auf den Zuckergehalt des Nektars (z.B. Dafni 1992). Die von einer Blüte produzierte Zuckermenge und damit die produzierte Nektarenergieemenge kann über die Messung der Zuckerkonzentration des Nektars mit einfachen Mitteln bestimmt werden (z.B. Dafni 1992, Corbet 2003, Tschapka 2004).

Da der von einem nektarivoren Fledertier aufgenommene Zucker annähernd zu 100 % assimiliert wird (Winter 1998), lässt sich seine TEU im Labor vergleichsweise einfach messen: Zum einen nehmen nektarivore Fledertiere bereitwillig künstliche Futterstellen an (z.B. Winter & Stich (2005) für Glossophaginen, Law, mündl. Mitteilung für Macroglossinen), zum anderen kann der Energiegehalt der aufgenommenen Nahrungsmenge direkt über die Zuckerkonzentration der dargebotenen Zuckerlösung quantifiziert werden.

Erheblich aufwändiger ist die Bestimmung des täglichen Energiebedarfs nektarivorer Fledertiere im natürlichen Habitat mittels der Schwerwassermethode, welcher zum Beispiel von Helversen & Reyer (1984) für die neuweltliche *Anoura caudifer* sowie von Geiser & Coburn (1999) für den altweltlichen *Syconycteris australis* gemessen wurde. Die Schwerwassermessungen des Tagesenergiebedarfs nektarivorer Fledertierarten im Freiland ergaben, dass ihr TEU deutlich größer ist, als der über die Schwerwassermethode berechnete TEU anderer Säugetiere vergleichbarer Körpermasse (Nagy 1987 & 1994, Helversen & Winter 2003, Speakman & Thomas 2003). Der TEU der bisher gemessenen nektarivoren Fledertierarten liegt vielmehr im Bereich des TEUs nektarivorer Vögel (Helversen & Winter 2003), womit nektarivore Fledertiere die höchsten bislang an Säugetieren gemessenen Stoffwechselraten haben (Speakman & Thomas 2003).

*Macroglossus minimus* ist eine obligat nektarivore Flughundart, die in den küstennahen Gebieten West-Malaysias weit verbreitet ist (Start 1974, Corbet & Hill 1992). Bartels et al. (1998) hatten den Tagesenergiebedarf dieser Flughundart im Laborexperiment bestimmt, jedoch wurde bislang der TEU von *Macroglossus minimus* weder im natürlichen Habitat noch unter naturnahen Bedingungen gemessen.

Das Ziel der vorliegenden Studie war es, den Tagesenergiebedarf von *Macroglossus minimus* unter naturähnlichen Bedingungen zu ermitteln. Hierzu wurden an computergesteuerten Kunstblüten in einem großen Freilandflugkäfig in West-Malaysia die von den Tieren aufgenommenen Energiemengen gemessen. Darüber hinaus wurde untersucht, ob männliche und weibliche *Macroglossus minimus* unterschiedliche TEUs haben, was angesichts der in Kapitel 3 beschriebenen, erheblichen geschlechtsspezifischen Unterschiede der Aktivitätsbudgets erwartet wurde.

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Aufbau und Funktion der Kunstblüten

Die Kunstblüten waren computergesteuerte Zuckerlösungsgeber, die über eine eingebaute Lichtschranke die Anwesenheit eines Blütenbesuchers registrierten, dabei die Identität des Tieres über ein Transponderlesegerät (Easykey, Fa. IQ Automation) erfassten und über ein Magnetventil (Schlauchquetschventil, Fa. ASCO Joucomatic, Frankreich) eine über die Öffnungsdauer des Ventils definierbare Menge Zuckerlösung an das Tier abgaben. Die Zuckerlösung wurde in einem PVC-Schlauch entlang einer Gefällestrecke aus einem 0,3 l fassenden Zuckerwasserreservoir an den Blütenkopf geführt. Im Blütenkopf befand sich ein Duftaustrittsloch, über welches zusätzlich olfaktorische Stimuli gegeben werden konnten (zum prinzipiellen Aufbau der Kunstblüten siehe Winter & Stich 2005). Für den Landebesuch eines Flughundes an einer Kunstblüte diente eine Landeplattform, die aus einer mit elastischem Nylogewebe überzogenen, kopfüber ausgerichteten 1,5 l Plastikflasche bestand, auf welcher die Blütenkopfeinheit montiert wurde. Die Blütenkopfeinheit enthielt den Blütenkopf sowie die Rundantenne des Transponderlesegeräts; beides war zum Schutz vor Niederschlag in einem nach unten offenen Plexiglaszylinder (Durchmesser: 4,0 cm) angebracht. Diese, einer *Musa*-Infloreszenz nachempfundene Struktur wurde vertikal an einer bis auf 4 m Höhe ausziehbaren Aluminiumstange befestigt. Über der Blütenkopfeinheit befanden sich das Zuckerwasserreservoir sowie ein wasserdichtes Gehäuse mit dem Magnetventil und dem Transponderlesegerät. Um Ameisen von der Blüte fernzuhalten, wurde die Aluminiumstange in eine Metallhülse gesteckt, die in einem etwa zu einem Drittel mit Zement gefüllten Plastikeimer montiert war. Der Eimer wurde mit Wasser aufgefüllt, das zur Verhinderung der Reproduktion von Stechmücken mit einer geringen Menge Insektizid versetzt war. Aufgrund der Masse dieser Konstruktion benötigte diese keine weitere Stabilisierung oder Fixierung (Farbtafel 3).

Die Unterbrechung der Lichtschranke durch einen an einer Kunstblüte gelandeten Flughund wurde von einem Computer aufgezeichnet. Zeitgleich wurde der Transpondercode des Tieres eingelesen. Sollte das gelandete Tier belohnt werden, öffnete sich das Magnetventil für die Dauer einer voreingestellten Zeitspanne, die jeder Blüte einzeln zugewiesen werden konnte (Ventilöffnungsdauer). Das während der Ventilöffnung an den Blütenbesucher abgegebene Zuckerlösungsvolumen (Belohnungsmenge) wurde über die Ventilöffnungsdauer gesteuert. Da die Belohnungsmenge an jeder Kunstblüte gleich sein sollte, wurde das Ventil jeder Kunstblüte geeicht, d.h. die Ventilöffnungsdauer wurde so gewählt, dass das Volumen einer Belohnung bei jeder Kunstblüte identisch war (40,0  $\mu$ l). Dazu wurde das Ventil jeder Kunstblüte (Inhalt der Zuckerlösungsreservoirs vor dem Eichvorgang: je 40 ml) in direkter Folge 50 Mal ausgelöst und das dabei abgegebene Zuckerwasservolumen gemessen. Aufgrund des identischen Aufbaus der Kunstblüten (gleiche Schlauchlänge, gleiche Gefällestrecke zwischen Zuckerwasserreservoir und Blütenkopf bei gleicher Befüllungsmenge der Zuckerwasserreservoirs) wurde die gewünschte Belohnungsmenge an jeder Kunstblüte mit einer Ventilöffnungsdauer von 150 ms erreicht. Trotz der Eichung verringerte sich die an einer Kunstblüte pro Belohnung abgegebene Zuckerwassermenge mit abnehmendem Befüllungsgrad des Zuckerwasserreservoirs geringfügig (abnehmende Flüssigkeitssäule über dem Blütenkopf). Deshalb wurde am Ende jeder Versuchsnacht die in einer Kunstblüte verbliebene Zuckerlösung abgemessen (auf 0,1 ml genau) und das mittlere Volumen pro Belohnung berechnet.

Im Mittel der Versuchsnächte erhielten die Tiere an den Kunstblüten pro Belohnung 39,4  $\pm$ 4,0  $\mu$ l Zuckerlösung mit einem Energiegehalt von 0,16  $\pm$ 0,02 kJ. Zur Berechnung des TEU von *Macroglossus minimus* wurde die Trinkmenge eines Tieres über die Anzahl der Belohnungen pro Nacht erfasst.

Das Zeitintervall zwischen zwei belohnten Lichtschrankenunterbrechungen (Ventilsperre) betrug an allen Kunstblüten im Flugkäfig 12 s. Dabei blieb das Ventil nach einer Belohnung ei-

nes Individuums selektiv nur für dieses Tier für diese Zeitspanne inaktiviert, während andere Individuen an dieser Blüte Belohnungen erhalten konnten. Dies verhinderte, dass die Tiere an einer Blüte sitzen blieben und durch wiederholte Unterbrechungen der Lichtschranke mehr als eine Belohnung pro Landung erhielten.

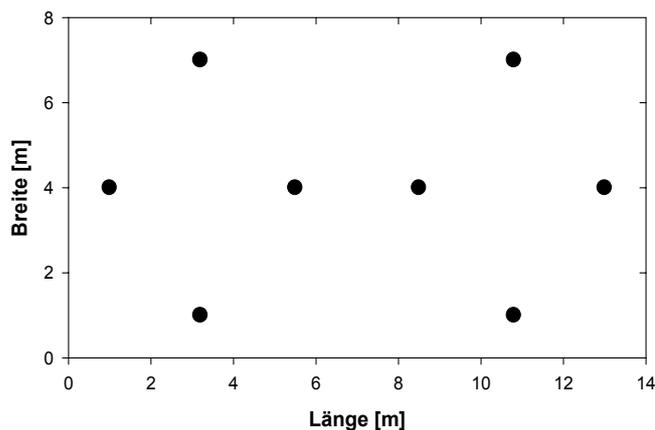
Die Zuckerwasserreservoirs wurden vor jeder Versuchsnacht mit je 40 ml Zuckerlösung befüllt. Die Zuckerlösung hatte eine Zuckermassenkonzentration von  $25 \text{ g } 100 \text{ ml}^{-1}$ , was einem Massenanteil [% Masse/Masse] von rund 22,9 % Zucker entsprach (nach Dafni 1992 sowie Prys-Jones & Corbet 1991, vgl. Kap. 2).

Da die im Käfig gehaltenen Tiere während der Versuchsnächte an den Kunstblüten nur Zuckerlösung aufnehmen konnten, wurde in regelmäßigen Abständen ein Alleinfuttermittel für Kolibris und Nektarvögel (Nektar-Plus, Fa. Enderle) *ad libitum* zugefüttert.

Nach jeder Versuchsnacht wurden die Schlauchleitungen, Zuckerlösungsreservoirs sowie der Blütenkopf selbst gründlich mit Wasser gespült, um angetrocknete Zuckerreste zu entfernen. Zudem wurden jeden zweiten Tag alle mit der Zuckerlösung in Berührung gekommenen Teile mit 70 % Ethanol gereinigt, um einer Verkeimung der Anlage vorzubeugen.

## 2.2. Flugkäfig

Der Flugkäfig befand sich auf dem Gelände des Kuala Selangor Nature Parks und bestand aus



**Abb. 1:** Schema der Verteilung der 8 Kunstblüten im Freilandflugkäfig im Kuala Selangor Nature Park.

einer freistehenden Holzbalkenkonstruktion mit den Maßen  $14 \times 8 \times 2,5 \text{ m}$  (Länge x Breite x Höhe). Der Flugkäfig war mit feinschichtigem Draht beschlagen und lediglich auf der Oberseite gegen starke Sonneneinstrahlung teilweise mit Laub abgedeckt worden. Der Flugkäfig war ansonsten nicht geschützt vor Niederschlag und anderen Umwelteinflüssen, weswegen sich die Umweltbedingungen innerhalb des Käfigs und im Freiland weitestgehend gleichen (Farbtafel 3). Der Innenraum des Käfigs war nicht bepflanzt und räumlich nicht strukturiert. Als Hangplätze für die

Tiere dienten vertrocknete Bananenblätter und kleine, kopfüber an der Oberseite des Käfigs montierte Körbe.

In diesem Käfig wurden nach dem Schema in Abb. 1 8 Kunstblüten installiert. Die Anlage wurde zusätzlich zum 230 V Hauptnetz über eine 12 V 60 Ah Autobatterie mit zwischengeschaltetem Wechselrichter 12 V DC/220 V AC betrieben, um sie gegen Stromausfälle zu sichern.

## 2.3. Versuchstiere

Neunzehn *Macroglossus minimus* wurden in Kampong Kuantan gefangen und mit einem an einem Halsband befestigten Transponder (Fa. IQ Automation, Easykey, 11,2 mm Länge) ausgestattet (zur Methodik siehe Kap. 3). Die Tiere wurden mit etwas Zuckerlösung gefüttert und in weichen Stoffbeuteln zum Kuala Selangor Nature Park gebracht. Alle Individuen wurden im Flugkäfig zunächst mit der Hand für kurze Zeit an eine Kunstblüte gehalten, bis sie dort einige Belohnungen erhalten hatten. Nach kurzer Eingewöhnungsphase landeten alle Tiere selbst-

ständig an den Blüten. Die 19 Versuchstiere nahmen nicht gleichzeitig am Experiment teil, sondern wurden innerhalb eines Zeitraums sukzessive getestet, wobei jeweils 5-6 Tiere zum selben Zeitpunkt gemeinsam im Flugkäfig waren. Die Tiere wurden individuell und nicht als ganze Gruppe ausgewechselt. Ein einzelnes Versuchstier befand sich im Mittel für eine Dauer von 25 Tagen im Flugkäfig. Neu eingesetzte Tiere wurden in der ersten Nacht nicht in die Auswertungen einbezogen.

### 3. Ergebnisse

Mit 19 *Macroglossus minimus* (n=7 Männchen, n=12 Weibchen) wurden im Zeitraum vom 20.11.2002 bis zum 13.02.2003 Energieumsatzmessungen durchgeführt. Im Mittel waren pro Nacht  $5,6 \pm 1,0$  Individuen am Versuch beteiligt.

Die Körpermasse der Versuchstiere betrug am Tag ihres Einsetzens in den Flugkäfig  $18,6 \pm 1,8$  g (n=19), die beiden Geschlechter waren gleich schwer (Männchen:  $18,2 \pm 1,3$  g, n=7; Weibchen:  $18,9 \pm 2,0$  g, n=12; t-Test,  $t=-0,882$ ,  $df=17$ ,  $p>0,05$ ).

Im Mittel der Versuchsnächte (n=31) machten die Versuchstiere  $411,7 \pm 90,1$  (n=19 Individuen) belohnte Blütenbesuche mit einer gemessenen Dauer von  $1106 \pm 222$  ms.

Die mittlere Nahrungsaufnahme der Tiere in einer Versuchsnacht (n=31) betrug  $15,9 \pm 3,4$  ml (n=19 Individuen) Zuckerlösung. Dies entsprach einer täglich aufgenommenen Zuckermenge von  $4,0 \pm 0,8$  g beziehungsweise einer Energiemenge von  $65,8 \pm 13,9$  kJ d<sup>-1</sup>. Der mittlere TEU in der hier untersuchten Stichprobe der Männchen war um 9 % höher als der TEU in der hier untersuchten Stichprobe der Weibchen (Männchen:  $69,5 \pm 14,8$  kJ d<sup>-1</sup>, n=7; Weibchen:  $63,5 \pm 13,6$  kJ d<sup>-1</sup>, n=12); aus diesem numerischen Unterschied lässt sich jedoch nichts schließen, da dieser Unterschied nicht signifikant ist (t-Test,  $t=0,903$ ,  $df=17$ ,  $p>0,05$ ).

Bezogen auf die Körpermasse betrug die Energieaufnahme der Tiere  $3,58 \pm 0,89$  kJ g<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>; die hier untersuchten Stichproben der männlichen und weiblichen Individuen unterschieden sich nicht (Männchen:  $3,80 \pm 0,63$  kJ g<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>, n=7; Weibchen:  $3,44 \pm 1,02$  kJ g<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>, n=12; t-Test,  $t=0,831$ ,  $df=17$ ,  $p>0,05$ ).

## 4. Diskussion

Bei der üblicherweise zur Bestimmung des Energieumsatzes von frei lebenden Individuen angewendeten Schwerwassermethode (z.B. Helversen & Reyer 1984, Nagy 1987, Geiser & Curn 1999) besteht gerade bei solitären Arten wie *Macroglossus minimus*, die nicht gezielt an einem gemeinsamen Quartierplatz gefangen werden können, oft die Schwierigkeit, die Versuchstiere erneut zur Entnahme einer zweiten Blutprobe erfassen zu können (Nagy 1987). Gegenüber der Schwerwassermethode hatte die Vorgehensweise, den TEU von *Macroglossus minimus* im Freilandflugkäfig zu messen, den Vorteil, dass für jedes der Versuchstiere Ergebnisse erzielt wurden.

Der im Flugkäfig gemessene TEU von *Macroglossus minimus* wurde bezüglich der klimatischen Bedingungen (z.B. Temperatur, Niederschlagsereignisse, Lichtverhältnisse) unter naturähnlichen Bedingungen erhoben. Trotz des Umstandes, dass die Tiere sich nur innerhalb der Grenzen des Flugkäfigs bewegen konnten, kann deswegen von einer Übertragbarkeit der Ergebnisse des TEUs im Käfig auf den Energieumsatz im Freiland ausgegangen werden. Dies gilt umso mehr, als dass die naturnahen Bedingungen erwartungsgemäß auch solche Temperaturbedingungen einschließen sollten, bei denen *Macroglossus minimus* in (zumindest flachen) Torpor fallen könnte und dadurch imstande wäre, Energie einzusparen (Bartels et al. 1998). Im Rahmen von Laborversuchen können derartige Bedingungen in der Regel nur mit großem Aufwand simuliert werden.

Darüber hinaus spricht für die Übertragbarkeit des gemessenen TEU auf jene der Tiere im Freiland, dass das Verhaltensspektrum der im Flugkäfig gehaltenen Individuen an den Kunstblüten dem Verhaltensspektrum von *Macroglossus minimus* an den Blüten im Freiland gleich (Kap. 3). Die Versuchstiere haben sich folglich im Flugkäfig weitgehend natürlich verhalten.

Die berechnete TEU von *Macroglossus minimus* könnte jedoch in dem folgenden Punkt von den Verhältnissen im Freiland abgewichen sein: Entgegen den Erwartungen war kein statistischer Unterschied zwischen dem TEU von männlichen und weiblichen *Macroglossus minimus* nachzuweisen. Ich hatte angesichts des großen Unterschiedes der Aktivitätsbudgets von Männchen und Weibchen im Freiland (Kap. 3) damit gerechnet, dass sich dies in einem geschlechtsspezifischen Unterschied des TEU widerspiegeln sollte, zumal die Männchen im Flugkäfig deutlich präsenter an den Kunstblüten waren als die Weibchen (Kap. 3). Unter der Annahme, dass (1) ein Weibchen im Flugkäfig dieselbe Flugaktivität gezeigt hätte wie im Freiland (197,5 min, Kap. 3), (2) in allen Ruhephasen in der Nacht und am Tage der Ruheenergieumsatz des Weibchens konstant und identisch mit dem Grundumsatz gewesen wäre, (3) keine geschlechtsspezifischen „Energieeinsparungsstrategien“ (z.B. Torpor) existierten und (4) die Kosten für die Flugaktivität das 16,5-fache des Grundumsatzes betragen hätten (Speakman & Thomas 2003), würden der körpermassenbezogene Ruheenergieumsatz eines Weibchens  $0,046 \text{ kJ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$  und die Kosten für den Flug  $0,760 \text{ kJ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$  betragen. Hätte ein Männchen im Flugkäfig die gleiche Flugaktivität wie im Freiland gezeigt (im Nachtverlauf rund 50 % längere Flugdauer als Weibchen), dann hätte sein TEU unter Anwendung der für Weibchen berechneten Werte  $4,67 \text{ kJ g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  betragen müssen und wäre damit rund 23 % über dem gemessenen TEU gelegen ( $3,80 \text{ kJ g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ). Ein Männchen hätte folglich rund 35 % mehr Energie pro g Körpermasse als ein Weibchen aufnehmen müssen. In diesem Falle wäre der Unterschied der täglichen Energieaufnahme zwischen Männchen und Weibchen wahrscheinlich signifikant gewesen.

Abgesehen von möglichen Fehlerquellen bei den dieser Berechnung zugrunde gelegten Annahmen legt dies zwei mögliche alternative Schlussfolgerungen nahe: (1) Entweder waren die Männchen im Flugkäfig nicht in gleichem Maße flugaktiv wie im Freiland, oder (2) die Weibchen hatten im Flugkäfig ein höheres Aktivitätsbudget als im Freiland. Da die Kunstblüten im Flugkäfig in viel geringerem Abstand zueinander positioniert waren, als dies bei den Blüten im natürlichen Habitat die Regel war, mussten die Männchen für eine mit dem Freiland vergleich-

bar hohe Präsenz an den Kunstblüten wahrscheinlich viel weniger Energie investieren. Da keine Überwachung des nächtlichen Aktivitätszustandes eines Versuchstieres vorgenommen wurde (vgl. Aktivitätstelemetrie, Kap. 3), kann dies nicht abschließend geklärt werden. Möglich ist allerdings, dass der soziale Stress (mehrere der ansonsten streng solitär lebenden Individuen auf vergleichsweise engem Raum) zu einer Veränderung der Aktivitätsbudgets beider Geschlechter geführt hat.

Die täglich von *Macroglossus minimus* im Flugkäfig aufgenommene Nahrungsenergiemenge von  $3,58 \text{ kJ g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  bzw.  $65,8 \text{ kJ d}^{-1}$  lag im Bereich der für Glossophaginen beschriebenen Werte (Helvesen & Winter 2003), war aber 74 % größer als nach den Messungen der „average daily metabolic rate“ (ADMR) von Bartels et al. (1998). Bartels et al. (1998) bestimmten die ADMR von *Macroglossus minimus* (mittlere Körpermasse 16,3 g) auf durchschnittlich  $4,82 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ; anhand des oxykalorischen Äquivalents von  $450 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ O}_2$  (Gnaiger & Kemp 1990) wurde hieraus ein Energieverbrauch von  $2,32 \text{ kJ g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  beziehungsweise  $37,9 \text{ kJ d}^{-1}$  errechnet. Allerdings waren die Messungen der ADMR von *Macroglossus minimus* von Bartels et al. (1998) so durchgeführt worden, dass die Versuchstiere in der Messkammer des Respirometers während etwa 22 h keine Nahrung aufnehmen konnten und keine Energie für Flugaktivität verbrauchten, was den Energieverbrauch dieser Tiere stark verringert haben dürfte.

Geiser & Coburn (1999) maßen mittels der Schwerwassermethode die Metabolismusrate des nektarivoren Flughundes *Syconycteris australis* im Freiland. Die im Mittel 17,4 g schweren Tiere hatten einen TEU von  $4,45 \text{ kJ g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  beziehungsweise  $76,9 \text{ kJ d}^{-1}$ , welcher – bezogen auf die Körpermasse – 24 % über dem von mir an *Macroglossus minimus* gemessenen TEU lag. Aufgrund der verglichen mit Kampong Kuantan (Kap. 2) deutlich geringeren Temperaturen des Habitats von *Syconycteris australis*, in welchem Geiser & Coburn (1999) ihre Schwerwasserversuche durchführten (subtropisches Klima, Winterhalbjahr, nächtliche Minima:  $10^\circ\text{C}$ , tägliche Maxima:  $21^\circ\text{C}$ ), dürfte *Syconycteris australis* trotz seiner Fähigkeit, in flachen Torpor zu fallen (Geiser et al. 1996), eine größere TEU pro g Körpermasse gehabt haben als *Macroglossus minimus* unter tropischen Umweltbedingungen in Malaysia. Dies zeigte sich zum einen daran, dass *Syconycteris australis* bei niedrigeren Außentemperaturen höhere Metabolismusraten während des Torpors hatte und deutlich kürzer in Torpor fiel als bei höheren Außentemperaturen (Coburn & Geiser 1998), zum anderen an dem deutlich geringeren Tagesenergieverbrauch dieser Art im Labor (TEU im Freiland rund 1,5 mal größer als im Labor, Geiser & Coburn 1999). Letzterer Befund widerspricht den Ergebnissen für Glossophaginen insofern, als dass deren Flugaktivität und Tagesenergieverbrauch im Labor mit *ad libitum* verfügbarem Futter den Werten unter Freilandbedingungen entsprechen (Winter & Helvesen 1998, Helvesen & Winter 2003). Ein vergleichbares Verhalten konnte ich an *Macroglossus minimus* im Flugkäfig beobachten: Alle Versuchstiere flogen regelmäßig im Flugkäfig auf und ab, ohne an den Kunstblüten zu landen und Nahrung aufzunehmen. Die Beibehaltung der Aktivität innerhalb einer bestimmten Bandbreite wurde auch für Kolibris (Tamm & Gass 1986, Lopez Calleja et al. 1997) beschrieben.

Der hohe TEU von *Macroglossus minimus* liegt wie der TEU von *Syconycteris australis* (Geiser & Coburn 1999) und den neuweltlichen Glossophaginen (Helvesen & Winter 2003) im Bereich von Nektarvögeln (Peaker 1990) und damit deutlich über den für Säugetiere mit vergleichbarer Körpermasse bestimmten Werten (Nagy 1987 & 1994).

Der TEU von *Macroglossus minimus* gibt jene Nektarenergiemenge wider, die einem Individuum im Mittel täglich in Kampong Kuantan zur Verfügung stehen musste, damit es seinen Energiebedarf decken konnte. Damit ermöglichte die Messung der TEU von *Macroglossus minimus* die Berechnung der nahrungsenenergetischen Tragfähigkeit („carrying capacity“, z.B. Sutherland 1996) des Untersuchungsgebiets in Kampong Kuantan für diese Flughundart (Kap. 2).

## 5. Literatur

- Bartels, W., Law, B.S. & Geiser, F. (1998): Daily torpor and energetics in a tropical mammal, the northern blossom-bat *Macroglossus minimus* (Megachiroptera). *Journal of Comparative Physiology B* 168: 233-239
- Coburn, D.K. & Geiser, F. (1998): Seasonal changes in energetics and torpor patterns in the subtropical blossom-bat *Syconycteris australis* (Megachiroptera). *Oecologia* 113: 467-473
- Corbet, G.B. & Hill, J.E. (1992): The Mammals of the Indomalayan Region: a systematic review; part: Order Chiroptera. Natural History Museum Publications, Oxford University Press, Oxford; 54-161
- Corbet, S.A. (2003): Nectar sugar content: estimating standing crop and secretion rate in the field. *Apidologie* 34, 1-10
- Dafni, A. (1992): *Pollination Ecology: A Practical Approach*. IRL Press at Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo; 250 pp.
- Geiser, F. & Coburn, D.K. (1999): Field metabolic rates and water uptake in the blossom-bat *Syconycteris australis* (Megachiroptera). *Journal of Comparative Physiology B* 169: 133-138
- Geiser, F., Coburn, D.K., Körtner, G. & Law, B.S. (1996): Thermoregulation, energy metabolism, and torpor in blossom-bats, *Syconycteris australis* (Megachiroptera). *Journal of Zoology* 239: 583-590
- Gnaiger, E. & Kemp, R.B. (1990): Anaerobic metabolism in aerobic mammalian cells: information from the ratio of calorimetric heat flux and respirometric oxygen flux. *Biochem. Biophys. Acta.* 26: 328-332
- Helversen, O. von & Reyer, H.-U. (1984): Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. *Oecologia* 63:178-184
- Helversen, O. von & Winter, Y. (2003): Glossophagine Bats and Their Flowers: Costs and Benefits for Plants and Pollinators. In: Kunz, T.H. & Fenton, M.B. (eds.): *Bat Ecology*. University of Chicago Press, Chicago; 346-397
- López-Calleja, M.V., Bozinovic, F. & del Río, C.M. (1997): Effects of sugar concentration on hummingbird feeding and energy use. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 118(4): 1291-1299
- Nagy, K.A. (1987): Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecological Monographs* 57(2): 111-128
- Nagy, K.A. (1994): Field bioenergetics of mammals: what determines field metabolic rates. *Australian Journal of Zoology* 42: 43-53
- Peaker, M. (1990): Nutritional requirements and diets for hummingbirds and sunbirds. *International Zoo Yearbook* 29: 455-463
- Prys-Jones, O.E. & Corbet, S.A. (1991): *Bumblebees*. The Richmond Publishing, Slough
- Speakman, J.R. & Thomas, D.W. (2003): Physiological Ecology and Energetics of Bats. In: Kunz, T.H. & Fenton, M.B. (eds.): *Bat Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago; 430-490
- Start, A.N. (1974): The feeding biology in relation to food sources of nectarivorous bats (Chiroptera: Macroglossinae) in Malaysia. Ph. D. thesis, University of Aberdeen; 374 pp. + citation index
- Sutherland, W.J. (1996): *From Individual Behaviour to Population Ecology*. Oxford University Press, Oxford; 213 pp.
- Tamm, S. & Gass, C.L. (1986): Energy intake rates and nectar concentration preferences by hummingbirds. *Oecologia* 70: 20-23
- Tschapka, M. (2004): Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology London* 263: 7-21
- Winter, Y. & Helversen, O. von (1998): The energy cost of flight: do small bats fly more cheaply than birds? *Journal of Comparative Physiology B* 168: 105-111
- Winter, Y. & Stich, K.P. (2005): Foraging in a complex naturalistic environment: capacity of spatial working memory in flower bats. *Journal of Experimental Biology* 208: 539-548
- Winter, Y. (1998): In vivo measurement of near maximal rates of nutrient absorption in a mammal. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 119(3): 853-859

## Danksagung

An erster Stelle möchte ich mich herzlich bei Prof. Dr. York Winter für die geduldige Betreuung dieser Arbeit und die mir zuteil gewordene Unterstützung bedanken. Ebenfalls möchte ich mich bei Prof. Dr. Zubaid Akbar von der Universiti Kebangsaan Malaysia für die Ermöglichung dieses Projektes in Malaysia sowie bei Prof. Dr. Elisabeth Kalko für viele wertvolle Anregungen bedanken.

Das Gelingen dieser Arbeit wurde erst durch die Mitwirkung vieler „kleiner“ und „großer“ Helfer auf 4 Kontinenten möglich. So steuerten Tom Kunz in USA, Fritz Geiser in Australien sowie Klaus-Gerhard Heller und Michael Veith in Deutschland so manche gute Idee bei. Dank gebührt auch Mrs. Munirah von der EPU im Prime Minister's Department in Malaysia für die rasche Bearbeitung und unkomplizierte Verlängerung der Forschungsgenehmigungen. Ohne die Unterstützung der Konrad-Adenauer-Stiftung, des DAAD, der Ethologischen Gesellschaft e.V. und Bat Conservation International (BCI) wäre diese Arbeit nie zustande gekommen. Meine besondere Verbundenheit gilt Dr. Daniela Tandecki von der KAS, die nicht nur in Wendgräben und auf Schloss Eichholz ein offenes Ohr für mich hatte!

Ganz besonders möchte ich meinen malaysischen Freunden danken: Unvergessen bleiben die schönen und diskussionsschwangeren Abende im Feld und an der Bar mit Ho Kian Kheong („KK“), der wirklich ein wahrer Freund geworden ist und mir selbstlos half, wo und wann immer er konnte. Auch Raj und Aik Seng waren für so manchen Schluck „German Beer“ gut. Für viele gute Gespräche danke ich Menah Rasainthiran („Rajan“) vom Kuala Selangor Nature Park und der Malaysian Nature Society. Für Standhaftigkeit im Boot bei Wind und Wetter danke ich meinen beiden „Boatmen“ aus Kampong Kuantan, ohne die die Arbeit an *Sonneratia caseolaris* nicht möglich gewesen wäre und die mir so manchen tiefen Einblick in das Ökosystem der Flussmangrove ermöglichten. Dank an alle anderen Menschen, die in Malaysia auf die eine oder andere Weise zu meinem Wohlergehen beigetragen haben!

Hilfe erfuhr ich auch von Eva und Bianca sowie Iris und Martin, die mich in Malaysia besuchten und ein Stück vertraute Heimat mitbrachten. Matthias Helb half mir auf der Jagd nach manchem überflüssigen bzw. fehlenden Satzzeichen.

Nicht in Worte zu fassen ist mein Dank an meine Eltern Gisela und Peter Watzke und an meine Tante Heiderose Vollmer, die über all die Zeit fest an mich geglaubt haben.

Kein anderer Mensch weiß schließlich und endlich so viel über all die Freuden und Mühen des Lebens und Arbeitens in Malaysia und während der Zeit der Auswertung der Daten und des Zusammenschreibens dieses Werkes als Ursula Lensing, die kompromisslos für mich da war und mir auch in schwierigen Zeiten unverrückbar zur Seite stand.

Terima Kasih!

## Lebenslauf

Name: Steffen Watzke  
Geburtsdatum: 12.06.1973 in Göppingen  
Anschrift: Goetzstr. 9  
70599 Stuttgart  
Telefon: ++49 0711 4587815  
E-Mail: stwatzke@gmxpro.de

### ***Bildungsweg:***

Aug. 1979 - Juni 1992      Grundschule in Göppingen-Bezgenriet  
Freihof-Gymnasium Göppingen  
Okt. 1992 - Mai 1999      Studium der Biologie an der Universität Hohenheim  
Abschluss: Diplom-Biologe, Note sehr gut (1,0)  
Seit April 2000            Promotion am Institut für Zoologie der Ludwig-Maximilians-  
Universität München sowie am Max-Planck-Institut für  
Ornithologie, Seewiesen

### ***Studien- und Promotionsbegleitende Tätigkeiten:***

Okt. 1994 - Jan. 1998      Technischer Mitarbeiter bei der Arbeitsgruppe für Tierökologie  
und Planung, Filderstadt  
Nov. 1995 - Dez. 1999      Wissenschaftliche Hilfskraft am Institut für Zoologie der  
Universität Hohenheim  
2002 - 2003                Konzeption und Durchführung des Naturschutzprojektes  
„Nectar Bats and Fireflies – the Mangrove Connection” in  
West-Malaysia

### ***Wissenschaftliche Vorträge und Poster auf Internationalen Konferenzen:***

**12<sup>th</sup> International Bat Research Conference, Bangi, Malaysia:** Watzke, S. (2001):  
Pollination of the mangrove *Sonneratia caseolaris* (Sonneratiaceae) by nectarivorous fruit bats  
in a riparian mangrove ecosystem, Peninsular Malaysia. Symposium paper.

**12<sup>th</sup> International Bat Research Conference, Bangi, Malaysia:** Watzke, S. (2001): Foraging  
patterns, resource utilization and mating system of the nectarivorous fruit bat *Macroglossus  
minimus* (Chiroptera: Pteropodidae: Macroglossinae) in a riparian mangrove ecosystem,  
Peninsular Malaysia. Poster.

Stuttgart, den 5. Juni 2006

Steffen Watzke

## Erklärung

Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig verfasst habe und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.

Stuttgart, den 5. Juni 2006

Steffen Watzke

# **Anhang**

**Versuche zur Anlockung von *Macroglossus minimus* an Kunstblüten im Freiland**

**Datei- und Abbildungsverzeichnis der Daten-CD**

## Versuche zur Anlockung von *Macroglossus minimus* an Kunstblüten im Freiland

Um die Reaktion von *Macroglossus minimus* auf experimentelle Manipulationen der Ressourcendichte im natürlichen Habitat zu untersuchen, wurden im Mai 2002 auf der Versuchsfläche 7 Kunstblüten installiert, die aus 12 V 60 Ah Autobatterien gespeist wurden. In den Wochen vor der Durchführung des Experiments wurden alle adulten *Macroglossus minimus*, die auf der Versuchsfläche gefangen worden waren, mit Transpondern ausgestattet (n=23), um die Identifikation dieser Tiere beim Besuch der Kunstblüten zu ermöglichen.

Die Kunstblüten wurden in Reihe im 10 m Abstand aufgestellt. Alle Kunstblüten enthielten Zuckerlösung der Konzentration 25 g 100 ml<sup>-1</sup> und waren mit Duftreservoirs (1,5 ml Einwegspritzen mit Baumwolle gefüllt) ausgestattet, in welchen sich entweder einige wenige Tropfen Dimethyldisulfid, Limonen oder  $\alpha$ -Pinen auf Baumwolle befanden. Diese Substanzen sind Bestandteile des Duftbuketts von neotropischen chiropterophilen Pflanzen (Knudsen & Tollsten 1995, Bestmann et al. 1997, Helversen et al. 2000) und stellen für Glossophaginen starke olfaktorische Stimuli dar (Helversen et al. 2000), die ihnen im natürlichen Habitat das Auffinden der Blüten chiropterophiler Pflanzen erleichtern. Diese Duftstoffe wurden in der Neotropis erfolgreich eingesetzt, um nektarivore Fledermäuse an Kunstblüten anzulocken (Helversen et al. 2000).

Obwohl die Kunstblüten auf der Versuchsfläche immer wieder neu positioniert und einige von ihnen in direkter Nachbarschaft zu häufig von *Macroglossus minimus* besuchten *Musa*-Infloreszenzen aufgestellt worden waren, wurde kein einziger Besuch eines nektarivoren Flughundes an den Kunstblüten registriert. Auch zusätzlich aufgestellte Futterschalen und Vogeltränken mit einer Mischung aus 30 % Apfelsaft, 30 % zerdrückten Bananen und 40 % Nektarplus-Lösung (mit ca. 25 % Zuckergehalt) lockten die Tiere nicht an. Mehrstündige Beobachtungen und Videoaufzeichnungen an den auf der Versuchsfläche aufgestellten Kunstblüten führten zu der Erkenntnis, dass entgegen meinen Erwartungen kein einziges Tier (weder *Macroglossus minimus* noch *Eonycteris spelaea*) an die Blüten angelockt worden war. Auf Veränderungen der Dosierung der verwendeten Duftsubstanzen sowie auf deren Mischung in verschiedenen Verhältnissen reagierten die Flughunde ebenfalls nicht, obwohl  $\alpha$ -Pinen und Limonen Bestandteile des Duftes von *Musa spp.* sind (Helversen et al. 2000). Diese Autoren vermuteten, dass die nektarivoren Glossophaginen der Neuen Welt eine angeborene Präferenz für derartige Schwefelverbindungen haben. In den von Pettersson et al. (2004) untersuchten Blütendüften chiropterophiler Pflanzen der Alten Welt waren jedoch nur wenige Schwefelverbindungen vertreten, Dimethyldisulfid kam darin nicht vor. Im Blütenduft der Sonneratiaceae *Sonneratia alba* konnte mit 2,4-Dithiapentan nur eine einzige Schwefelverbindung nachgewiesen werden (Azuma et al. 2002). Somit spielen schwefelhaltige Blütendüfte für nektarivore Flughunde wahrscheinlich keine oder nur eine untergeordnete Rolle bei der Auffindung von Blüten; Pettersson et al. (2004) vermuteten sogar, dass Blütendüfte generell keine besondere Rolle für nektarivore Flughunde spielen, da diese über ein hervorragendes Sehvermögen verfügen.

Auch die Reduzierung der natürlichen Ressourcendichte durch das Verhüllen blühender *Musa*-Infloreszenzen auf der Versuchsfläche (insgesamt 33 Blütenstände auf der Versuchsfläche verhüllt, 10 unverhüllte, frei für nektarivore Flughunde zugängliche Infloreszenzen verblieben) veranlasste keinen *Macroglossus minimus* zum Besuch der Kunstblüten. Wahrscheinlich waren auch nach dieser Reduzierung der Blütendichte auf der Versuchsfläche und in deren Umgebung noch ausreichend natürliche Nahrungsressourcen vorhanden. Dies kann deshalb angenommen werden, weil *Syconycteris australis* in Zeiten der Nahrungsknappheit bereitwillig im Freiland aufgestellte Vogeltränken mit Zuckerlösung aufsuchte (Law, mündl. Mitteilung).

Um *Macroglossus minimus* an die Kunstblüten zu gewöhnen, waren vom 25.05.2002 bis zum 29.05.2002 3 auf der Versuchsfläche gefangene Individuen (2 Männchen, 1 Weibchen) in einem kleinen Flugraum der Maße 2,0 x 1,5 x 2,0 m (L x B x H) gehalten worden. Dieser Raum

enthielt 3 Kunstblüten mit identischem Aufbau wie die auf der Versuchsfläche installierten Kunstblüten. An zwei der Blüten war Dimethyldisulfid und an einer Blüte Limonen angebracht worden. Die Tiere sollten lernen, diese Düfte mit der an den Kunstblüten erhaltenen Nahrung zu assoziieren, um die Kunstblüten anschließend im Freiland leichter auffinden zu können. Trotz dieses Vorgehens konnte nach der Freilassung dieser Individuen auf der Versuchsfläche keines an den dort installierten Kunstblüten registriert werden, obwohl zumindest die beiden Männchen dort wiederholt während des Netzfangs erfasst wurden.

## Literatur

- Azuma, H., Toyota, M., Asakawa, Y., Takaso, T. & Tobe, H. (2002): Floral scent chemistry of mangrove plants. *Journal of Plant Research* 115: 47-53
- Bestmann, H.J., Winkler, L. & Helversen, O. von (1997): Headspace analysis of volatile flower scent constituents of bat-pollinated plants. *Phytochemistry* 46(7): 1169-1172
- Helversen, O. von, Winkler, L. & Bestmann, H.J. (2000): Sulphur-containing „perfumes“ attract flower-visiting bats. *Journal of Comparative Physiology A* 186: 143-153
- Knudsen, J.T. & Tollsten, L. (1995): Floral scent in bat-pollinated plants: a case of convergent evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society* 119: 45-57
- Pettersson, S., Ervik, F. & Knudsen, J.T. (2004): Floral scent of bat-pollinated species: West Africa vs. the New World. *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 161-168

Anhang: Datei- und Abbildungsverzeichnis der Daten-CD

Kapitel	Ordner	Dateiname	Inhalt
1	Blütenbesucher	Blütenbesucher Sonneratia.xls	Rohdaten und Auswertung der all animal scan samplings und des Fanges
1	Blütenbesucher	Blütenbesucher Sonneratia.jnb	Sämtliche Abbildungen der Ergebnisse des all animal scan samplings und des Fanges
1	Blütenbesucher	Videodaten.xls	Rohdaten und Auswertung der stündlichen Blütenbesuche von Flughunden und Schwärmern an den gefilmten <i>Sonneratia caseolaris</i> -Blüten
1	Blütenbesucher	Sonneratia Flughunde & Schwärmer.jnb	Abbildung der stündlichen Blütenbesuche von Flughunden und Schwärmern an den gefilmten <i>Sonneratia caseolaris</i> -Blüten
1	Bestäubungsexperimente	Fruchtansatz Sonneratia.xls	Rohdaten und Auswertung des Fruchtansatzes der Bestäubungsexperimente
1	Bestäubungsexperimente	Fruchtansatz.sav	Auswertung des Fruchtansatzes der Bestäubungsexperimente
1	Bestäubungsexperimente	Fruchtansatz.spo	Auswertung des Fruchtansatzes der Bestäubungsexperimente
1	Bestäubungsexperimente	Fruchtansatz Sonneratia.jnb	Abbildung zum Fruchtansatz der verschiedenen Bestäubungsexperimente
1	Bestäubungsexperimente	Fruchtdaten Sonneratia.xls	Rohdaten und Auswertungen der Messstrecken zu den Früchten und den Samen aus den verschiedenen Bestäubungsexperimenten
1	Bestäubungsexperimente	Fruchtdaten.sav	Auswertung der Messstrecken zu den Früchten und den Samen aus den verschiedenen Bestäubungsexperimenten
1	Bestäubungsexperimente	Fruchtdaten.spo	Auswertung der Messstrecken zu den Früchten und den Samen aus den verschiedenen Bestäubungsexperimenten
1	Bestäubungsexperimente	Bestäubungsexperiment_Fruchtmasse.jnb	Abbildung zu der Masse der Früchte aus den Bestäubungsexperimenten
1	Bestäubungsexperimente	Bestäubungsexperiment_Fruchtvolumina.jnb	Abbildung zu den Volumina der Früchte aus den Bestäubungsexperimenten
1	Bestäubungsexperimente	Bestäubungsexperiment_Samenmasse.jnb	Abbildung zu der Masse der Samen der Früchte aus den Bestäubungsexperimenten
1	Bestäubungsexperimente	Bestäubungsexperiment_Samenzahlen.jnb	Abbildung zu den Samenzahlen der Früchte aus den Bestäubungsexperimenten
1	Salinitätsreihen	Salinitätsreihen Sonneratia.xls	Rohdaten und Auswertungen des Keimungsverlaufs in verschiedenen Salinitäten
1	Salinitätsreihen	Salinitätsreihen.sav	Auswertungen des Keimungsverlaufs in verschiedenen Salinitäten
1	Salinitätsreihen	Salinitätsreihen.spo	Auswertungen des Keimungsverlaufs in verschiedenen Salinitäten
1	Salinitätsreihen	Salinitätsexperiment.jnb	Abbildungen des Keimungsverlaufs in verschiedenen Salinitäten
1	Salinitätsreihen	Salinitätsexperiment relative Keimung.jnb	Abbildung der relativen Keimungsrate in den verschiedenen Salinitäten
1	Keimungsexperiment	Keimungsexperiment Sonneratia.xls	Rohdaten und Auswertung der Keimungsexperimente
1	Keimungsexperiment	Keimungsexperiment.sav	Auswertung der Keimungsexperimente
1	Keimungsexperiment	Keimungsexperiment.spo	Auswertung der Keimungsexperimente
1	Keimungsexperiment	Keimungsexperiment_Keimwurzel.jnb	Abbildung zur Keimungsrate (Ausbildung einer Keimwurzel) der Keimungsexperimente

Anhang: Datei- und Abbildungsverzeichnis der Daten-CD

Kapitel	Ordner	Dateiname	Inhalt
1	Keimungsexperiment	Keimungsexperiment_Keimblätter.jnb	Abbildung zur Keimungsrate (Ausbildung freier Keimblätter) der Keimungsexperimente
1	Keimungsexperiment	Keimungsexperiment_relative Keimung.jnb	Abbildung der relativen Keimungsrate der Keimungsexperimente
1	Fluoreszenzexperiment	Fluoreszenzexperiment.xls	Rohdaten und Auswertung der Versuche zur Pollenverfrachtung im natürlichen Habitat mit Fluoreszenzpulver
1	Fluoreszenzexperiment	Fluoreszenzexperiment.sav	Auswertung der Versuche zur Pollenverfrachtung im natürlichen Habitat mit Fluoreszenzpulver
1	Fluoreszenzexperiment	Fluoreszenzexperiment.spo	Auswertung der Versuche zur Pollenverfrachtung im natürlichen Habitat mit Fluoreszenzpulver
1	Fluoreszenzexperiment	Fluoreszenzintensität.sav	Auswertung der entfernungsabhängigen Fluoreszenzintensität auf den Stempeln der Empfängerblüten
1	Fluoreszenzexperiment	Fluoreszenzintensität.spo	Auswertung der entfernungsabhängigen Fluoreszenzintensität auf den Stempeln der Empfängerblüten
1	Fluoreszenzexperiment	Fluoreszenz_Abstände.jnb	Abbildung zu den Entfernungen der Fluoreszenznachweise der Empfängerblüte zur jeweiligen Ausgangsblüte
1	Fluoreszenzexperiment	Fluoreszenz_Intensität.jnb	Abbildung zu der entfernungsabhängigen Fluoreszenzintensität auf den Stempeln der Empfängerblüten zur jeweiligen Ausgangsblüte
2	Untersuchungsgebiet, Klima	GPS Messungen.xls	Koordinaten der GPS Messungen und Berechnung der Fläche des Untersuchungsgebietes
2	Untersuchungsgebiet, Klima	Klimadiagramme Malaysia.xls	Klimadiagramm von Klang
2	Ressourcenproduktion	Phänologie Sonneratia.xls	Rohdaten und Auswertung zur Blühphänologie von <i>Sonneratia caseolaris</i> ; Ergebnisse der Transektzählungen
2	Ressourcenproduktion	Phänologie Sonneratia.sav	Auswertung zur Blühphänologie von <i>Sonneratia caseolaris</i> ; Ergebnisse der Transektzählungen
2	Ressourcenproduktion	Phänologie Sonneratia.spo	Auswertung zur Blühphänologie von <i>Sonneratia caseolaris</i> ; Ergebnisse der Transektzählungen
2	Ressourcenproduktion	Sonneratia Blütenzählung.jnb	Abbildung zu den Blütenzählungen in den Transekten
2	Ressourcenproduktion	Nektardichte Sonneratia.xls	Berechnungen der Nektardichte von <i>Sonneratia caseolaris</i> im Untersuchungsgebiet
2	Ressourcenproduktion	Musa Phänologie & Nektardichte.xls	Rohdaten und Auswertungen zur Phänologie von <i>Musa x paradisiaca</i> , den Blütenzählungen und der Nektardichte im Untersuchungsgebiet
2	Ressourcenproduktion	Musa Phänologie.sav	Auswertungen zur Phänologie von <i>Musa x paradisiaca</i>
2	Ressourcenproduktion	Musa Phänologie.spo	Auswertungen zur Phänologie von <i>Musa x paradisiaca</i>

Anhang: Datei- und Abbildungsverzeichnis der Daten-CD

Kapitel	Ordner	Dateiname	Inhalt
2	Ressourcenproduktion	Musa Blütenzählungen.jnb	Abbildung zu den Blütenzahlen von <i>Musa x paradisiaca</i>
2	Ressourcenproduktion	Durian Phänologie & Nektardichte.xls	Rohdaten und Auswertungen zur Phänologie von <i>Durio zibethinus</i> , den Blütenzählungen und der Nektardichte im Untersuchungsgebiet
2	Ressourcenproduktion	Durian Blütenzählungen.jnb	Abbildungen zu den Blütenzahlen von <i>Durio zibethinus</i>
2	Ressourcenproduktion	Nektarsekretion Sonneratia.xls	Rohdaten und Auswertung der Nektarsekretion von <i>Sonneratia caseolaris</i>
2	Ressourcenproduktion	Nektarsekretion Musa.xls	Rohdaten und Auswertung der Nektarsekretion von <i>Musa x paradisiaca</i>
2	Ressourcenproduktion	Nektarsekretion Durian.xls	Rohdaten und Auswertung der Nektarsekretion von <i>Durio zibethinus</i>
2	Ressourcenproduktion	Sonneratia Nektarsekretion.jnb	Abbildung zur Nektarsekretion von <i>Sonneratia caseolaris</i>
2	Ressourcenproduktion	Musa Nektarsekretion.jnb	Abbildung zur Nektarsekretion von <i>Musa x paradisiaca</i>
2	Ressourcenproduktion	Durian Nektarsekretion.jnb	Abbildung zur Nektarsekretion von <i>Durio zibethinus</i>
2	Ressourcenproduktion	Standing crop Sonneratia.xls	Rohdaten und Auswertungen zum standing crop von <i>Sonneratia caseolaris</i>
2	Ressourcenproduktion	Standing crop Musa.xls	Rohdaten und Auswertungen zum standing crop von <i>Musa x paradisiaca</i>
2	Ressourcenproduktion	Standing crop Durian.xls	Rohdaten und Auswertungen zum standing crop von <i>Durio zibethinus</i>
2	Ressourcenproduktion	Standing crop & Phänologie Eugenia.xls	Rohdaten und Auswertungen zum standing crop und der Phänologie von <i>Eugenia malaccensis</i>
2	Ressourcenproduktion	StandingCrop Sonneratia.sav	Auswertungen zum standing crop von <i>Sonneratia caseolaris</i>
2	Ressourcenproduktion	StandingCrop ZS Sonneratia.spo	Abhängigkeit des standing crop von <i>Sonneratia caseolaris</i> von der Zugänglichkeit der Blüten
2	Ressourcenproduktion	StandingCrop Höhencode Sonneratia.spo	Abhängigkeit des standing crop von <i>Sonneratia caseolaris</i> von der Höhe der Blüten
2	Ressourcenproduktion	Sonneratia Standing Crop.jnb	Abbildung zum standing crop (Nektarmengen und Zuckerkonzentrationen) von <i>Sonneratia caseolaris</i>
2	Ressourcenproduktion	Sonneratia Standing Crop Energie.jnb	Abbildung zu den Energiemengen des standing crop von <i>Sonneratia caseolaris</i>
2	Ressourcenproduktion	Sonneratia Standing Crop Energie ZS.jnb	Abbildung zu den Energiemengen des standing crop von <i>Sonneratia caseolaris</i> abhängig von der Zugänglichkeit der Blüten
2	Ressourcenproduktion	Sonneratia Standing Crop Energie Höhe.jnb	Abbildung zu den Energiemengen des standing crop von <i>Sonneratia caseolaris</i> abhängig von der Höhe der Blüten
2	Ressourcenproduktion	Sonneratia Standing Crop Energie ZS und Höhe.jnb	Abbildung zu den Energiemengen des standing crop von <i>Sonneratia caseolaris</i> abhängig von der Zugänglichkeit und der Höhe der Blüten
2	Ressourcenproduktion	StandingCrop_ZS4_Vergleich_Sekretion.sav	Vergleich der stündlich produzierten Nektarmengen und den stündlichen standing crops von <i>Sonneratia caseolaris</i>

Anhang: Datei- und Abbildungsverzeichnis der Daten-CD

Kapitel	Ordner	Dateiname	Inhalt
2	Ressourcenproduktion	StandingCrop_ZS4_Vergleich_Sekretion.spo	Vergleich der stündlich produzierten Nektarmengen und den stündlichen standing crops von <i>Sonneratia caseolaris</i>
2	Ressourcenproduktion	Musa Standing Crop.jnb	Abbildung zum standing crop (Nektarmengen und Zuckerkonzentrationen) von <i>Musa x paradisiaca</i>
2	Ressourcenproduktion	Musa Standing Crop Energie.jnb	Abbildung zu den Energiemengen des standing crop von <i>Musa x paradisiaca</i>
2	Ressourcenproduktion	Musa Standing Crop Unterschiede Energie.jnb	Abbildung zu den Unterschieden der Energiemengen des standing crop von <i>Musa x paradisiaca</i> der oberen und unteren Blütenreihe einer Infloreszenz
2	Ressourcenproduktion	Musa Nektarsekretion Energie oben unten.sav	Auswertungen der Energiemengen des sezernierten Nektars in der oberen und unteren Blütenreihe einer Infloreszenz von <i>Musa x paradisiaca</i>
2	Ressourcenproduktion	Musa Nektarsekretion Energie oben unten.spo	Auswertungen der Energiemengen des sezernierten Nektars in der oberen und unteren Blütenreihe einer Infloreszenz von <i>Musa x paradisiaca</i>
2	Ressourcenproduktion	Durian Standing Crop.jnb	Abbildung zum standing crop (Nektarmengen und Zuckerkonzentrationen) von <i>Durio zibethinus</i>
2	Ressourcenproduktion	Durian Standing Crop Energie.jnb	Abbildung zu den Energiemengen des standing crop von <i>Durio zibethinus</i>
2	Ressourcenproduktion	Durian Vergleich Energie NS & Standing Crop.sav	Vergleich der Energiegehalte des sezernierten Nektars und der standing crops von <i>Durio zibethinus</i>
2	Ressourcenproduktion	Durian Vergleich Energie NS & Standing Crop.spo	Vergleich der Energiegehalte des sezernierten Nektars und der standing crops von <i>Durio zibethinus</i>
2	Ressourcenproduktion	Eugenia Standing Crop.jnb	Abbildung zum standing crop (Nektarmengen und Zuckerkonzentrationen) von <i>Eugenia malaccensis</i>
2	Ressourcenproduktion	Eugenia Standing Crop Energie.jnb	Abbildung zu den Energiemengen des standing crop von <i>Eugenia malaccensis</i>
2	Ressourcenproduktion	Stündliche Energie im UG steady state.xls	Berechnung der täglich von den beiden steady state-Hauptnahrungspflanzen <i>Musa x paradisiaca</i> und <i>Sonneratia caseolaris</i> im Untersuchungsgebiet produzierten Nektarenergiemenge
2	Ressourcenproduktion	Stündliche Energie UG steady state.jnb	Abbildung der stündlich von den beiden steady state-Hauptnahrungspflanzen <i>Musa x paradisiaca</i> und <i>Sonneratia caseolaris</i> im Untersuchungsgebiet produzierten Nektarenergiemenge
3	Erfassung der Flughunde	Flughunde Gesamtdaten.xls	Rohdaten und Auswertung der Flughunderfassung in Kampong Kuantan. Artenzusammensetzung, Altersstruktur, Wiederfanghäufigkeit, Ökomorphologie, Reproduktionsverlauf, Fitnessparameter
3	Erfassung der Flughunde	Wiederfänge.sav	Auswertung der Wiederfangereignisse
3	Erfassung der Flughunde	Wiederfänge.spo	Auswertung der Wiederfangereignisse
3	Erfassung der Flughunde	Zeit zwischen echten Fängen.sav	Zeitabstände zwischen Erfassungen

Anhang: Datei- und Abbildungsverzeichnis der Daten-CD

Kapitel	Ordner	Dateiname	Inhalt
3	Erfassung der Flughunde	Zeit zwischen echten Fängen.spo	Zeitabstände zwischen Erfassungen
3	Erfassung der Flughunde	Abstand zwischen erstem und letztem Fang.sav	Auswertung des Zeitabstands zwischen der ersten und der letzten Erfassung eines Individuums
3	Erfassung der Flughunde	Abstand zwischen erstem und letztem Fang.spo	Auswertung des Zeitabstands zwischen der ersten und der letzten Erfassung eines Individuums
3	Erfassung der Flughunde	Zeit zwischen erstem und letztem Fang.jnb	Abbildung des Zeitabstands zwischen der ersten und letzten Erfassung eines Individuums
3	Erfassung der Flughunde	Zeit zwischenWiederfängen.jnb	Abbildung des Zeitabstands zwischen zwei Erfassungen eines Individuums
3	Erfassung der Flughunde	Wiederfänge nach Geschlecht.jnb	Abbildung der Wiederfanghäufigkeit nach Geschlecht getrennt
3	Erfassung der Flughunde	Verhältnis Ersterfassung zu Wiederfängen.jnb	Abbildung der Verteilung der Wiederfangrate über alle Untersuchungszeiträume im Untersuchungsgebiet
3	Erfassung der Flughunde	Verhältnis Eonycteris zu Macroglossus.jnb	Abbildung des Verhältnisses des beiden nektarivoren Flughundarten an den Erfassungen
3	Erfassung der Flughunde	Repro Macroglossus.xls	Auswertung des Reproduktionsgeschehens in Kampong Kuantan
3	Erfassung der Flughunde	Körpergröße.sav	Auswertung morphologischer Parameter der erfassten Flughunde
3	Erfassung der Flughunde	Körpergröße.spo	Auswertung morphologischer Parameter der erfassten Flughunde
3	Erfassung der Flughunde	Flügelform.sav	Berechnung der Flügelindizes
3	Erfassung der Flughunde	Flügelform.sav	Berechnung der Flügelindizes
3	Erfassung der Flughunde	Flügelform.jnb	Darstellung einiger ökomorphologischer Parameter von <i>Macroglossus minimus</i> und <i>Eonycteris spelaea</i>
3	Erfassung der Flughunde	Reproduktion Altersverteilung.jnb	Darstellung der Altersklassenverteilung von <i>Macroglossus minimus</i> im Jahresverlauf
3	Erfassung der Flughunde	Reproduktion Männchen.jnb	Darstellung der reproduktiven Aktivität der Männchen von <i>Macroglossus minimus</i> im Jahresverlauf
3	Erfassung der Flughunde	Reproduktion Weibchen.jnb	Darstellung der reproduktiven Aktivität der Weibchen von <i>Macroglossus minimus</i> im Jahresverlauf
3	Erfassung der Flughunde	Populationsgrößenberechnung.xls	Berechnung der Populationsgröße basierend auf den Fangdaten. Gleitende 3-Monatszeiträume
3	Pollenproben	Pollenproben.xls	Rohdaten und Auswertung der Pollenfunde im gesamten Untersuchungszeitraum von <i>Macroglossus minimus</i> und <i>Eonycteris spelaea</i>
3	Pollenproben	Pollenproben.sav	Auswertung der Pollenfunde im gesamten Untersuchungszeitraum von <i>Macroglossus minimus</i> und <i>Eonycteris spelaea</i>

Anhang: Datei- und Abbildungsverzeichnis der Daten-CD

Kapitel	Ordner	Dateiname	Inhalt
3	Pollenproben	Pollenproben.spo	Auswertung der Pollenfunde im gesamten Untersuchungszeitraum von <i>Macroglossus minimus</i> und <i>Eonycteris spelaea</i>
3	Pollenproben	Präsenz der Pollenfunde.jnb	Darstellung der Präsenz der Pollenfunde auf <i>Macroglossus minimus</i> und <i>Eonycteris spelaea</i>
3	Pollenproben	Summe der Pollenfunde.jnb	Darstellung der gesamten Pollenfunde auf <i>Macroglossus minimus</i> und <i>Eonycteris spelaea</i>
3	Pollenproben	Pollennachweise Jahresverlauf Macroglossus.jnb	Monatsweise Darstellung der Pollenfunde auf <i>Macroglossus minimus</i> im gesamten Untersuchungszeitraum
3	Pollenproben	Pollennachweise Jahresverlauf Eonycteris.jnb	Monatsweise Darstellung der Pollenfunde auf <i>Eonycteris spelaea</i> im gesamten Untersuchungszeitraum
3	Telemetrie	Übersicht Telemetrie 98-03.xls	Übersicht über die von 1998 bis 2003 telemetrierten Individuen und die Zeiträume
3	Telemetrie	Telemetrie.xls	Rohdaten und Auswertung aller Positionsdaten der Telemetrie
3	Telemetrie	Formeln Telemetrie.xls	Formel zur Berechnung der Schnittpunkte der Triangulationen
3	Telemetrie	Aktivität Telemetrie & stündliche Energie.sav	Korrelation der telemetrisch bestimmten Aktivitätsdaten mit den Nektarsekretionsgang (Gesamtenergie) von <i>Musa x paradisiaca</i> und <i>Sonneratia caseolaris</i> im Untersuchungsgebiet
3	Telemetrie	Aktivität Telemetrie & stündliche Energie.spo	Korrelation der telemetrisch bestimmten Aktivitätsdaten mit den Nektarsekretionsgang (Gesamtenergie) von <i>Musa x paradisiaca</i> und <i>Sonneratia caseolaris</i> im Untersuchungsgebiet
3	Telemetrie	Aktivität Telemetrie & stündliche Energie.jnb	Darstellung der telemetrisch bestimmten Aktivitätsdaten und des Nektarsekretionsgangs (Gesamtenergie) von <i>Musa x paradisiaca</i> und <i>Sonneratia caseolaris</i> im Untersuchungsgebiet
3	Telemetrie\Aktionsräume	Aktionsräume.xls	Rohdaten und Berechnung der Aktionsräume der telemetrierten Individuen
3	Telemetrie\Aktionsräume	Homeranges_alle_Kombinationen.sav	Berechnung der Aktionsräume der telemetrierten Individuen
3	Telemetrie\Aktionsräume	Homeranges_MCP_95.spo	Auswertung der MCP 95 % der telemetrierten <i>Macroglossus minimus</i>
3	Telemetrie\Aktionsräume	Homeranges_Cluster_85.spo	Auswertung der Cluster 85 % der telemetrierten <i>Macroglossus minimus</i>
3	Telemetrie\Aktionsräume	Überlappung.xls	Berechnung der Überlappungsgrade von MCP 95 % und Cluster 85 % der telemetrierten <i>Macroglossus minimus</i>
3	Telemetrie\Aktionsräume	Überlappung.sav	Berechnung der Überlappungsgrade von MCP 95 % und Cluster 85 % der telemetrierten <i>Macroglossus minimus</i>
3	Telemetrie\Aktionsräume	Überlappung alle Möglichkeiten.spo	Berechnung der Überlappungsgrade von MCP 95 % und Cluster 85 % aller telemetrierten <i>Macroglossus minimus</i> (alle möglichen Überlappungen)

Anhang: Datei- und Abbildungsverzeichnis der Daten-CD

Kapitel	Ordner	Dateiname	Inhalt
3	Telemetrie\Aktionsräume	Überlappung nur wenn größer Null.spo	Berechnung der Überlappungsgrade von MCP 95 % und Cluster 85 % jener telemetrierten <i>Macroglossus minimus</i> , die tatsächlich überlappende Areale hatten
3	Telemetrie\Aktionsräume	Polygone 95 & Punkte Männchen 01.jnb	Darstellung der Positionen und MCP 95 % einiger männlicher Individuen
3	Telemetrie\Aktionsräume	Polygone 95 & Punkte Männchen 02.jnb	Darstellung der Positionen und MCP 95 % einiger männlicher Individuen
3	Telemetrie\Aktionsräume	Polygone 95 & Punkte Männchen 03.jnb	Darstellung der Positionen und MCP 95 % einiger männlicher Individuen
3	Telemetrie\Aktionsräume	Polygone 95 & Punkte Männchen 04.jnb	Darstellung der Positionen und MCP 95 % einiger männlicher Individuen
3	Telemetrie\Aktionsräume	Polygone 95 % Punkte Weibchen. 01jnb	Darstellung der Positionen und MCP 95 % einiger weiblicher Individuen
3	Telemetrie\Aktionsräume	Cluster Kombinationen 1998.jnb	Darstellung der Cluster 85 % einiger zeitgleich telemetrierten Individuen im Untersuchungszeitraum 1998
3	Telemetrie\Aktionsräume	Cluster Kombinationen 2000-2001.jnb	Darstellung der Cluster 85 % einiger zeitgleich telemetrierten Individuen im Untersuchungszeitraum 2000-2001
3	Telemetrie\Aktionsräume	Cluster Kombinationen 2002-2003_1.jnb	Darstellung der Cluster 85 % einiger zeitgleich telemetrierten Individuen im Untersuchungszeitraum 2002-2003
3	Telemetrie\Aktionsräume	Cluster Kombinationen 2002-2003_2.jnb	Darstellung der Cluster 85 % einiger zeitgleich telemetrierten Individuen im Untersuchungszeitraum 2002-2003
3	Telemetrie\Aktivität	Aktivitätsdaten.xls	Rohdaten und Auswertung aller erhobener Aktivitätsdaten der telemetrierten <i>Macroglossus minimus</i> von 1998 bis 2003
3	Telemetrie\Aktivität	Aktivitätsdiagramme Laufende Stunden.xls	Auswertung der Aktivitätsdaten der telemetrierten Individuen beginnend mit dem Abflug eines Tieres aus seinem Tagesquartier (laufende Stunden)
3	Telemetrie\Aktivität	Aktivitätsdiagramme Stunden separat.xls	Stundenweise Auswertung der Aktivitätsdaten der telemetrierten Individuen
3	Telemetrie\Aktivität	Aktivität alle Vergleich.sav	Vergleich der erhobenen Aktivitätsdaten der telemetrierten Individuen
3	Telemetrie\Aktivität	Aktivität alle Vergleich.spo	Vergleich der erhobenen Aktivitätsdaten der telemetrierten Individuen
3	Telemetrie\Aktivität	Aktivität fortlaufend vollständige.jnb	Darstellung der vollständig erhobenen Aktivitätsbudgets beginnend mit dem Abflug eines Tieres aus seinem Tagesquartier (laufende Stunden)
3	Telemetrie\Aktivität	Aktivität stundenweise alle.jnb	Darstellung der stündlichen Aktivitätsbudgets der telemetrierten Individuen; alle stundenweise vollständigen Aktivitätsdaten
3	Telemetrie\Aktivität	Aktivität Stundenweise alle Nächte.sav	Auswertung der stündlichen Aktivitätsbudgets der telemetrierten Individuen; alle stundenweise vollständigen Aktivitätsdaten
3	Telemetrie\Aktivität	Aktivität Stundenweise alle Nächte KS-Test.sav	Auswertung der stündlichen Aktivitätsbudgets der telemetrierten Individuen; alle stundenweise vollständigen Aktivitätsdaten
3	Telemetrie\Aktivität	Aktivität Stundenweise alle Nächte T-Test.sav	Auswertung der stündlichen Aktivitätsbudgets der telemetrierten Individuen; alle stundenweise vollständigen Aktivitätsdaten

**Anhang:** Datei- und Abbildungsverzeichnis der Daten-CD

<b>Kapitel</b>	<b>Ordner</b>	<b>Dateiname</b>	<b>Inhalt</b>
3	Telemetrie\Aktivität	Aktivität Laufende Stunden vollständig.sav	Auswertung der vollständig erhobenen Aktivitätsbudgets beginnend mit dem Abflug eines Tieres aus seinem Tagesquartier (laufende Stunden)
3	Telemetrie\Aktivität	Aktivität Laufende Stunden vollständig KS-Test.sav	Auswertung der vollständig erhobenen Aktivitätsbudgets beginnend mit dem Abflug eines Tieres aus seinem Tagesquartier (laufende Stunden)
3	Telemetrie\Aktivität	Aktivität Laufende Stunden vollständig T-Test.sav	Auswertung der vollständig erhobenen Aktivitätsbudgets beginnend mit dem Abflug eines Tieres aus seinem Tagesquartier (laufende Stunden)
3	Telemetrie\Aktivität	Gesamtdauer Aktivität.sav	Auswertung der Gesamtdauer der nächtlichen Flugaktivitätsphasen
3	Telemetrie\Aktivität	Gesamtdauer Aktivität.spo	Auswertung der Gesamtdauer der nächtlichen Flugaktivitätsphasen
3	Telemetrie\Aktivität	Dauer bis 50 % Aktivität.sav	Auswertung der Zeitdauer bis zum Erreichen von 50 % des nächtlichen Flugaktivitätsbudgets
3	Telemetrie\Aktivität	Dauer bis 50 % Aktivität.spo	Auswertung der Zeitdauer bis zum Erreichen von 50 % des nächtlichen Flugaktivitätsbudgets
3	Telemetrie\Aktivität	Sämtliche Aktivitäts- und Ruhephasen.jnb	Darstellung der Dauer sämtlicher Aktivitäts- und Ruhephasen aller telemetrierten Individuen
3	Telemetrie\Aktivität	Min_Max Aktivität & Ruhe.sav	Auswertung der minimalen und maximalen Dauer einer nächtlichen Aktivitäts- und Ruhephase eines telemetrierten Individuums
3	Telemetrie\Aktivität	Min_Max Aktivität & Ruhe.sav	Auswertung der minimalen und maximalen Dauer einer nächtlichen Aktivitäts- und Ruhephase eines telemetrierten Individuums
3	Telemetrie\Aktivität	Aktivität getrennt in 2 Hälften.sav	Vergleich der Aktivitätsbudgets eines telemetrierten Tieres in der ersten und zweiten Nachthälfte
3	Telemetrie\Aktivität	Aktivität getrennt in 2 Hälften.spo	Vergleich der Aktivitätsbudgets eines telemetrierten Tieres in der ersten und zweiten Nachthälfte
3	Telemetrie\Aktivität	Bezug TQ zu Sonnenlauf gepoolt.sav	Auswertung des Zusammenhangs zwischen Sonnenuntergang/Astronomischer Dämmerung und des Zeitpunkts des Verlassens des Tagesquartiers und Sonnenaufgang/Astronomischer Dämmerung zur Rückkehr ins Tagesquartier
3	Telemetrie\Aktivität	Bezug TQ zu Sonnenlauf gepoolt.spo	Auswertung des Zusammenhangs zwischen Sonnenuntergang/Astronomischer Dämmerung und des Zeitpunkts des Verlassens des Tagesquartiers und Sonnenaufgang/Astronomischer Dämmerung zur Rückkehr ins Tagesquartier
3	Telemetrie\Aktivität	Bezug Aktivität zu Mond alle Datensätze.sav	Vergleich der Aktivitätsparameter in Vollmondnächten und Neumondnächten; geschlechtsspezifische Unterschiede
3	Telemetrie\Aktivität	Bezug Aktivität zu Mond alle Datensätze.spo	Vergleich der Aktivitätsparameter in Vollmondnächten und Neumondnächten; geschlechtsspezifische Unterschiede

Anhang: Datei- und Abbildungsverzeichnis der Daten-CD

Kapitel	Ordner	Dateiname	Inhalt
3	Videoaufzeichnungen	Protokollblatt Videoaufnahmen.xls	Übersicht über die Daten und Dauer der Videoaufzeichnungen an <i>Musa x paradisiaca</i> und <i>Sonneratia caseolaris</i>
3	Videoaufzeichnungen	Auswertung Videodaten.xls	Rohdaten und Auswertung der an <i>Musa x paradisiaca</i> und <i>Sonneratia caseolaris</i> aufgezeichneten Videodaten
3	Videoaufzeichnungen	Energiemenge pro Landung Musa.sav	Berechnung der pro Flughundlandung an <i>Musa x paradisiaca</i> aufgenommenen Energiemenge; Unterschiede zwischen <i>Macroglossus minimus</i> und <i>Eonycteris spelaea</i>
3	Videoaufzeichnungen	Energiemenge pro Landung Musa.spo	Berechnung der pro Flughundlandung an <i>Musa x paradisiaca</i> aufgenommenen Energiemenge; Unterschiede zwischen <i>Macroglossus minimus</i> und <i>Eonycteris spelaea</i>
3	Videoaufzeichnungen	Dauer & Blütenzahl Landung.spo	Auswertung der Landungsdauer und der pro Landung von <i>Macroglossus minimus</i> und <i>Eonycteris spelaea</i> ausgebeuteten Blütenzahl an <i>Musa x paradisiaca</i>
3	Videoaufzeichnungen	Dauer & Blütenzahl Landung Mondphase.spo	Auswertung der Mondphasenabhängigkeit der Landungsdauer und der pro Landung von <i>Macroglossus minimus</i> und <i>Eonycteris spelaea</i> ausgebeuteten Blütenzahl an <i>Musa x paradisiaca</i>
3	Videoaufzeichnungen	Energieaufnahme pro Landung.jnb	Theoretische Energieaufnahme eines Flughundes pro Landung an <i>Musa x paradisiaca</i> und <i>Sonneratia caseolaris</i>
3	Videoaufzeichnungen	MM & ES Musa Dauer & Blütenzahl.jnb	Darstellung der Dauer der Landung an <i>Musa x paradisiaca</i> und Anzahl der ausgebeuteten Einzelblüten von <i>Macroglossus minimus</i> und <i>Eonycteris spelaea</i>
3	Videoaufzeichnungen	MM & ES n ausgebeutete Einzelblüten.jnb	Darstellung der pro Landung von <i>Macroglossus minimus</i> und <i>Eonycteris spelaea</i> ausgebeutete Blüten an einer Infloreszenz von <i>Musa x paradisiaca</i>
3	Videoaufzeichnungen	MM & ES Musa Energiemengen für tatsächlich ausgebeutete Einzelblüten.jnb	Anhand der ausgebeuteten Blüten berechnete Energieaufnahme eines Flughundes pro Landung an <i>Musa x paradisiaca</i>
3	Videoaufzeichnungen	MM & ES Landungen Musa stündlich.jnb	Darstellung der stündlichen Landungen von <i>Macroglossus minimus</i> und <i>Eonycteris spelaea</i> an den gefilmten Infloreszenzen von <i>Musa x paradisiaca</i>
3	Videoaufzeichnungen	MM & ES Landungen Sonneratia stündlich.jnb	Darstellung der stündlichen Landungen von <i>Macroglossus minimus</i> und <i>Eonycteris spelaea</i> an den gefilmten Blüten von <i>Sonneratia caseolaris</i>
3	Videoaufzeichnungen	Aktivität Videoaufzeichnung & stündliche Energie.sav	Korrelation des während der Videoaufzeichnungen an Blüten von <i>Musa x paradisiaca</i> und <i>Sonneratia caseolaris</i> dokumentierten Aktivitätsverlaufs nektarivorer Flughunde und der Nektarsekretion dieser Nahrungspflanzenarten
3	Videoaufzeichnungen	Aktivität Videoaufzeichnung & stündliche Energie.spo	Korrelation des während der Videoaufzeichnungen an Blüten von <i>Musa x paradisiaca</i> und <i>Sonneratia caseolaris</i> dokumentierten Aktivitätsverlaufs nektarivorer Flughunde und der Nektarsekretion dieser Nahrungspflanzenarten
3	Videoaufzeichnungen	MM Musa Verhaltensspektrum 1 stündlich.jnb	Darstellung der bei der Videoaufzeichnung dokumentierten nicht-interaktiven Verhaltensweisen von <i>Macroglossus minimus</i> an <i>Musa x paradisiaca</i>

Anhang: Datei- und Abbildungsverzeichnis der Daten-CD

Kapitel	Ordner	Dateiname	Inhalt
3	Videoaufzeichnungen	MM Musa Verhaltensspektrum 2 stündlich.jnb	Darstellung der bei der Videoaufzeichnung dokumentierten interaktiven Verhaltensweisen von <i>Macroglossus minimus</i> an <i>Musa x paradisiaca</i>
3	Videoaufzeichnungen	MM Sonneratia Verhaltensspektrum stündlich.jnb	Darstellung der bei der Videoaufzeichnung dokumentierten nicht-interaktiven und interaktiven Verhaltensweisen von <i>Macroglossus minimus</i> an <i>Sonneratia caseolaris</i>
3	focal animal sampling	Parameter Direktbeobachtung.xls	Übersicht über den Ort, die Daten und Dauern der focal animal samplings an <i>Musa x paradisiaca</i> und an Kunstblüten im Flugkäfig
3	focal animal sampling	Direktbeobachtung_Gesamtdaten.xls	Zusammenfassung der SpectatorGo-Dateien (Rohdateien) und Auswertung der über das focal animal sampling erhobenen Verhaltensdaten
3	focal animal sampling	Direktbeobachtung Besuchsabstände.xls	Auswertung der Zeitabstände zwischen zwei Erfassungen (Landungen) eines focal animals an einer beobachteten Infloreszenz von <i>Musa x paradisiaca</i>
3	focal animal sampling	Besuchsabstände.sav	Auswertung der Zeitabstände zwischen zwei Erfassungen (Landungen) eines focal animals an einer beobachteten Infloreszenz von <i>Musa x paradisiaca</i>
3	focal animal sampling	Besuchsabstände.spo	Auswertung der Zeitabstände zwischen zwei Erfassungen (Landungen) eines focal animals an einer beobachteten Infloreszenz von <i>Musa x paradisiaca</i>
3	focal animal sampling	MM Musa Besuchsabstände.jnb	Darstellung der Zeitabstände zwischen zwei Erfassungen (Landungen) eines focal animals an einer beobachteten Infloreszenz von <i>Musa x paradisiaca</i>
3	focal animal sampling	MM focal individuals Direktbeobachtung 1 h.jnb	Darstellung der bei den focal animal samplings dokumentierten nicht-interaktiven und interaktiven Verhaltensweisen von <i>Macroglossus minimus</i> an <i>Musa x paradisiaca</i>
3	focal animal sampling	MM Käfig focal individuals Direktbeobachtung 1 h.jnb	Darstellung der bei den focal animal samplings dokumentierten nicht-interaktiven und interaktiven Verhaltensweisen von <i>Macroglossus minimus</i> an Kunstblüten im Flugkäfig
3	focal animal sampling	Aktivitätsspektren in ausgewählten Nächten.jnb	Exemplarische Darstellung der Erfassungshäufigkeit einzelner focal animals sowie des all occurrence von <i>Macroglossus minimus</i> und <i>Eonycteris spelaea</i> an <i>Musa x paradisiaca</i>
3	focal animal sampling\Spectator Go Dateien\Config	conMacro...	Konfigurationsdateien für die Erfassungsmaske des Programms Spectator Go Professional
3	focal animal sampling\Spectator Go Dateien\Files\Freiland	u...	Protokolldateien der focal animal samplings mit dem Programm Spectator Go Professional. Verhaltensbeobachtung im Freiland an Infloreszenzen von <i>Musa x paradisiaca</i>
3	focal animal sampling\Spectator Go Dateien\Files\Käfig	u...	Protokolldateien der focal animal samplings mit dem Programm Spectator Go Professional. Verhaltensbeobachtung im Flugkäfig an Kunstblüten

Anhang: Datei- und Abbildungsverzeichnis der Daten-CD

Kapitel	Ordner	Dateiname	Inhalt
3	Konditionsparameter	Repro Männchen nur ad Macroglossus.sav	Auswertung reproduktionsrelevanter Parameter männlicher <i>Macroglossus minimus</i> , Berechnung der Residuen von Hodenlänge und Kondition
3	Konditionsparameter	Repro und Fitness Hoden.spo	Auswertung reproduktionsrelevanter Parameter männlicher <i>Macroglossus minimus</i> , Berechnung der Residuen von Hodenlänge und Kondition
3	Konditionsparameter	Kondition & Telemetrie Männchen nur ad MM.sav	Auswertung des Zusammenhangs zwischen Kondition bzw. Hodengröße mit den Aktionsraumgrößen und Aktivitätsbudgets männlicher adulter <i>Macroglossus minimus</i>
3	Konditionsparameter	Kondition & Telemetrie Männchen nur ad MM.spo	Auswertung des Zusammenhangs zwischen Kondition bzw. Hodengröße mit den Aktionsraumgrößen und Aktivitätsbudgets männlicher adulter <i>Macroglossus minimus</i>
3	Konditionsparameter	Kondition & Telemetrie nur telemetrierte ad Männchen MM.spo	Auswertung des Zusammenhangs zwischen Kondition bzw. Hodengröße mit den Aktionsraumgrößen und Aktivitätsbudgets männlicher adulter <i>Macroglossus minimus</i> ; Berechnung der Kondition bzw. Hodengröße nur für diese Männchen
3	Konditionsparameter	Kondition & Telemetrie Neumond Männchen nur ad MM.sav	Auswertung des Zusammenhangs zwischen Kondition bzw. Hodengröße mit den Aktionsraumgrößen und Aktivitätsbudgets männlicher adulter <i>Macroglossus minimus</i> in Abhängigkeit von der Mondphase
3	Konditionsparameter	Kondition & Telemetrie Vollmond Männchen nur ad MM.sav	Auswertung des Zusammenhangs zwischen Kondition bzw. Hodengröße mit den Aktionsraumgrößen und Aktivitätsbudgets männlicher adulter <i>Macroglossus minimus</i> in Abhängigkeit von der Mondphase
3	Konditionsparameter	Repro Männchen Macroglossus Kondition.spo	Regressionen residualer Körpermasse mit residualer Hodenlänge adulter männlicher <i>Macroglossus minimus</i>
3	Konditionsparameter	Hodenlänge über Kondition alle Männchen.jnb	Auftrag der residualen Hodenlänge über der residualen Körpermasse (Kondition) aller Männchen von <i>Macroglossus minimus</i>
3	Konditionsparameter	Hodenlänge über Kondition nur telemetrierte Männchen.jnb	Auftrag der residualen Hodenlänge über der residualen Körpermasse (Kondition) nur der telemetrierten Männchen
3	Konditionsparameter	Hodenlänge zu Telemetrie.jnb	Auftrag der Größe der MCP 95 % über der residualen Hodenlänge der telemetrierten Männchen und Auftrag der Präsenz in den MCP 95 % über der residualen Hodenlänge der telemetrierten Männchen
4	Auswertung	Belegungsplan Kunstblütenexperimente.xls	Übersicht über die Versuchstiere ( <i>Macroglossus minimus</i> ), die durchgeführten Versuche und die Betriebsparameter der Kunstblüten
4	Auswertung	Versuchstiere.sav	Vergleich der Versuchstiere im Flugkäfig
4	Auswertung	Versuchstiere.spo	Vergleich der Versuchstiere im Flugkäfig

**Anhang:** Datei- und Abbildungsverzeichnis der Daten-CD

<b>Kapitel</b>	<b>Ordner</b>	<b>Dateiname</b>	<b>Inhalt</b>
4	Auswertung	Käfigaufbau.jnb	Abbildung des Flugkäfigs und der Anordnung der im Flugkäfig betriebenen Kunstblüten
4	Auswertung	Tagesprotokolle nicht manipuliert individuensortiert 1.xls	Erster Teil der Rohdaten und Auswertungen der Blütenbesuche und Trinkmengen von <i>Macroglossus minimus</i> im Flugkäfig
4	Auswertung	Tagesprotokolle nicht manipuliert individuensortiert 2.xls	Zweiter Teil der Rohdaten und Auswertungen der Blütenbesuche und Trinkmengen von <i>Macroglossus minimus</i> im Flugkäfig
4	Auswertung	Kunstblütenexperimente.xls	Übersichtsauswertung der Kunstblütenexperimente
4	Auswertung	Zuckermengen_nicht_manipuliert.sav	Auswertung der Trinkmengen und der Energieaufnahme von <i>Macroglossus minimus</i> im Flugkäfig
4	Auswertung	Zuckermengen_nicht_manipuliert.spo	Auswertung der Trinkmengen und der Energieaufnahme von <i>Macroglossus minimus</i> im Flugkäfig
4	Auswertung	Vergleich Tagesenergiebedarf Literatur.xls	Vergleich des gemessenen Tagesenergiebedarfs von <i>Macroglossus minimus</i> im Flugkäfig mit Literaturangaben zum Tagesenergiebedarf anderer Fledertierarten
4	Rohdaten Protokolldateien	M021120.csv – M030212.csv	Protokolldateien vom Versuchscomputer über den gesamten Versuchszeitraum und alle Versuchstiere im Flugkäfig
Anhang	-	M020525.csv – M020528.csv	Protokolldateien vom Versuchscomputer. Training dreier Tiere im kleinen Käfig für Versuche mit Kunstblüten im Freiland