

Ökologie alpiner Hummelgemeinschaften: Blütenbesuch, Ressourcenaufteilung und Energiehaushalt.

Untersuchungen in den Ostalpen Österreichs

J.NEUMAYER & H.F. PAULUS



Stapfia 67

Ökologie alpiner Hummelgemeinschaften:

Blütenbesuch, Ressourcenaufteilung und Energiehaushalt.

Untersuchungen in den Ostalpen Österreichs

J. NEUMAYER & H.F. PAULUS

Stapfia 67

Linz, 31. Dezember 1999

Stapfia	67	5-246, I-LXXXV	31.12.1999
---------	----	----------------	------------

Inhaltsverzeichnis

1.	Einleitung	9
2.	Beschreibung des Untersuchungsgebietes und der Wetterverhältnisse.....	11
2.1.	Material und Methoden	11
2.1.1.	Flächenauswahl	11
2.1.2.	Erfassung der Wetterdaten	15
2.2.	Ergebnisse	15
2.2.1.	Die Wetterverhältnisse in den Sommern 1994 und 1995 im Untersuchungsgebiet.	15
2.3.	Diskussion	21
3.	Hummelvorkommen im Untersuchungsgebiet - Einfluß der abiotischen Faktoren auf die Nischentrennung	22
3.1.	Einleitung	22
3.2.	Material und Methoden	23
3.2.1.	Erfassung der Hummelfauna	23
3.2.2.	Systematik	24
3.2.3.	Berechnung von Abundanzen und Diversitäten	25
3.2.4.	Erfassung der Präferenzen von Hummelarten für Flächen unterschiedlicher Höhenlagen und verschiedener Lage im Gebirgsrelief	25
3.2.5.	Faunistische Daten zur Verbreitung von Hummelarten im Gebiet	26
3.2.6.	Statistik	26
3.3.	Ergebnisse	26
3.3.1.	Artenspektrum	26
3.3.2.	Höhenpräferenz	29
3.3.3.	Präferenz für Flächen südlich und nördlich des Alpenhauptkammes	32
3.3.4.	Nischentrennung nach Höhe und Lage im Gebirgsrelief	33
3.3.5.	Einfluß des Wetters auf die Aktivität der Hummeln	33
3.3.6.	Phänologie der Hummeln	36
3.3.7.	Populationsschwankungen	42
3.3.8.	Zahlenverhältnis von ♀ ♀, ♀♀ und ♂ ♂	43
3.4.	Diskussion	45
3.4.1.	Artenspektrum	45
3.4.2.	Präferenzen für Flächen der Tauern-Nord- bzw. Südseite und für verschiedene Höhenlagen.....	47
3.4.3.	Einfluß des Wetters auf die Aktivität der Hummeln	49
3.4.4.	Phänologie	50

3.4.5.	Populationsschwankungen	51
4.	Blütenangebot alpiner Pflanzengesellschaften	53
4.1.	Einleitung	53
4.2.	Material und Methoden	53
4.2.1.	Erfassung des Blütenangebots.....	53
4.2.2.	Erfassung wesentlicher Blütenparameter	55
4.2.2.1.	Blumentyp	55
4.2.2.2.	Blütenfarbe	56
4.2.2.3.	Corollalänge	57
4.2.3.	Statistik.....	57
4.3.	Ergebnisse	58
4.3.1.	Artenspektrum und Phänologie.....	58
4.3.2.	Blütenangebot der einzelnen Pflanzengesellschaften im Jahresverlauf	63
4.4.	Diskussion	73
5.	Blüteneigenschaften und Ressourcenangebot alpiner Pflanzenarten	75
5.1.	Einleitung	75
5.2.	Material und Methoden	77
5.2.1.	Nektar	77
5.2.1.1.	Erfassung des Nektarangebotes.....	77
5.2.1.2.	Korrektur der Meßungenauigkeit bei kleinen Nektarmengen	79
5.2.1.3.	Weiterverarbeitung der refraktometrischen Daten	80
5.2.1.4.	Errechnung des Nektar-Energiegehaltes pro Blütenstand und pro Fläche	81
5.2.2.	Pollen.....	81
5.2.2.1.	Sammlung der Proben	81
5.2.2.2.	Auszählen der Pollenproben.....	83
5.2.2.3.	Messung der Größe und Berechnung des Volumens eines Pollenkorns	83
5.2.2.4.	Volumen des aktuellen Pollenangebotes einer Blüte	85
5.2.3.	Blüteneigenschaften	85
5.2.4.	Zeitaufwand beim Blütenbesuch.....	85
5.2.4.1.	Datenaufnahme.....	85
5.2.4.2.	Auswertung	86
5.2.5.	Statistik.....	87
5.3.	Ergebnisse	88
5.3.1.	Ressourcenangebot der einzelnen Pflanzenarten.....	88
5.3.1.1.	Nektar	88
5.3.1.2.	Einfluß des Blütenbesuchs auf das Zuckerangebot im Jahres- und Tagesverlauf... 89	
5.3.1.3.	Abhängigkeit der Ausbeutung vom Blumentyp und Blütenparametern	93
5.3.1.4.	Einfluß des Wetters auf den Zuckervorrat der Blüten.....	93
5.3.2.	Pollen.....	95
5.3.2.1.	Pollenzahlen	95
5.3.2.2.	Pollengrößen und Volumina der gesamten Pollenladungen.....	95
5.3.2.3.	Einfluß des Blütenbesuchs auf das Pollenangebot im Jahres- und Tagesverlauf... 95	
5.3.2.4.	Abhängigkeit der Ausbeutung vom Blumentyp.....	101
5.3.3.	Blütenparameter und Ressourcenangebot	101

5.3.3.1.	Korrelation der Blütenparameter Blumentyp, Farbe und Corollalänge	101
5.3.3.2.	Nektar- und Pollenangebot von Blüten mit verschiedenen Eigenschaften - Einzelblüten und Infloreszenzen	105
5.3.3.3.	Energie- und Pollengewinn pro Zeit	107
5.3.3.4.	Energiebilanz und Pollengewinn pro Zeit	109
5.4.	Diskussion	111
5.4.1.	Nektarangebot	111
5.4.2.	Einfluß der Blütenbesuche auf das Nektarangebot	113
5.4.3.	Einfluß des Wetters auf das Nektarangebot	115
5.4.4.	Potentieller Pollengewinn	115
5.4.5.	Einfluß der Blütenbesuche auf das Pollenangebot	116
5.4.6.	Zeitaufwand zur Ausbeutung der Blütenressourcen.....	116
5.4.7.	Zusammenhang der einzelnen Blütenparameter mit dem Ressourcenangebot	117
5.4.8.	Folgerungen für einen effizienten Blütenbesuch.....	117
6.	Die Rolle der Hummeln in der Blütenbesuchergemeinschaft des Hochgebirges.....	119
6.1.	Einleitung	119
6.2.	Material und Methoden	120
6.2.1.	Messung der Proboscislänge von Hummeln	120
6.2.2.	Ist der Nektar einer Pflanzenart für eine Hummelart regulär nutzbar?	121
6.2.3.	Erfassung des Blütenbesucherspektrums	123
6.2.4.	Besuchergilden	124
6.2.5.	Nahrungsselektivität	125
6.2.6.	Habitatselektivität.....	125
6.2.7.	Nahrungsnischenüberlappungen	125
6.2.8.	Statistik.....	126
6.3.	Ergebnisse	126
6.3.1.	Blütenbesuch insgesamt	126
6.3.1.1.	Blütenbesuchergemeinschaften im Untersuchungsgebiet	126
6.3.1.2.	Besuchergilden der Pflanzenarten	133
6.3.1.3.	Blütenbesuch durch Hummeln	135
6.3.2.	Nahrungsselektivität und Nahrungsnischenüberlappung	137
6.3.3.	Blütencharakteristika und Nutzungsintensität.....	142
6.3.3.1.	Corollalängen	142
6.3.3.1.1.	Nutzung von Blüten verschiedener Corollalängen durch die Blütenbesucher- gemeinschaft.....	142
6.3.3.1.2.	Nutzung von Blüten verschiedener Corollalängen durch die einzelnen Hummel- arten.....	143
6.3.3.2.	Blumentypen	148
6.3.3.2.1.	Nutzung verschiedener Blumentypen durch die Blütenbesuchergemeinschaft	148
6.3.3.2.2.	Nutzung verschiedener Blumentypen durch die einzelnen Hummelarten	149
6.3.3.3.	Blütenfarben	152

6.3.3.3.1.	Nutzung von Blüten verschiedener Farben durch die Blütenbesuchergemeinschaft	152
6.3.3.3.2.	Nutzung von Blüten verschiedener Farben durch die einzelnen Hummelarten	152
6.4.	Diskussion	156
6.4.1.	Anteil der Hummeln an der Blütenbesucher- und Bestäubergemeinschaft	156
6.4.2.	Aufteilung des Blütenspektrums innerhalb der Blütenbesuchergemeinschaft: Die Rolle von Corollalänge, Blütenfarbe und Blumentyp	158
6.4.3.	Aufteilung des Blütenspektrums innerhalb der Hummelgemeinschaft.....	160
6.4.4.	Zusammenhang von Nahrungselektivität und Nahrungsnischenüberlappung mit der Corolla- und Proboscislänge.....	162
7.	Modell: Wie optimal sammeln Hummeln?.....	163
7.1.	Einleitung	163
7.2.	Material und Methoden	165
7.2.1.	Ausgangsparameter	165
7.2.2.	Energieverbrauch.....	166
7.2.2.1.	Blütenbesuchszeiten	166
7.2.2.2.	Flugzeiten	166
7.2.3.	Einnahmen.....	169
7.2.3.1.	Nektar	169
7.2.3.2.	Pollen.....	170
7.2.4.	Optimalitätstest.....	170
7.3.	Ergebnisse	176
7.3.1.	Energiegewinn, -verbrauch und Netto-Energiebilanz beim Blütenbesuch	176
7.3.2.	Analyse der Rolle von Energiegewinn und Energieverbrauch beim Blütenbesuch.....	182
7.3.3.	Nektarraub.....	191
7.3.4.	Energievorrat der genutzten Blüten.....	192
7.3.5.	Pollen.....	193
7.3.6.	Unterschiede der Sammelstrategie zwischen den einzelnen Arten	196
7.4.	Diskussion	199
8.	Die Rolle verschiedener Vegetationseinheiten des Hochgebirges für die Hummelgemeinschaft - Analyse der großräumigen Verteilung von Hummeln und Blüten mit Hilfe von GIS	205
8.1.	Einleitung	205
8.2.	Material und Methoden	206
8.3.	Ergebnisse	210
8.3.1.	Hummelabundanz in den einzelnen Vegetationseinheiten.....	210
8.3.2.	Die Verteilung der Hummelgemeinschaft auf die Vegetationseinheiten des hinteren Fuscher Tales.....	215
8.3.3.	Für Hummeln attraktives Blütenangebot der einzelnen Vegetationseinheiten des hinteren Fuscher Tales.....	217
8.3.4.	Nektar-Zuckerangebot der einzelnen Vegetationseinheiten.....	220
8.3.4.1.	Einfluß der Blütenbesucher auf das Nektarangebot der Vegetationseinheiten ..	223
8.3.5.	Pollenangebot der einzelnen Vegetationseinheiten.....	224

8.3.6.	Hummelabundanz und Blütenangebot	227
8.3.7.	Schätzung der Hummelanzahl des hinteren Fuscher Tales	228
8.4.	Diskussion	228
8.4.1.	Abundanz der Hummeln	228
8.4.2.	Blütenangebot der Vegetationseinheiten.....	230
8.4.3.	Nektarangebot der Vegetationseinheiten.....	231
8.4.4.	Pollenangebot der Vegetationseinheiten	232
8.4.5.	Anzahl der Hummeln im hinteren Fuscher Tal	232
9.	Zusammenfassung	233
10.	Summary	234
11.	Dank	234
12.	Verwendete Abkürzungen.....	235
13.	Literatur.....	235
14.	Anhang	I-LXXIV
15.	Bildtafeln.....	LXXV-LXXXV

1. Einleitung

Hummeln zählen besonders in alpinen und arktischen Gebieten der Holarktis zu den wichtigsten Bestäubern (KEVAN 1972, MOLDENKE & LINCOLN 1979, KREISCH 1996). Sie sind besser als die meisten anderen Blütenbesucher an kalte Klimate angepasst, da sie eine besondere Art der Thermoregulation entwickelt haben (HEINRICH 1975, 1979b). Gerade in Gebirgen ist eine hohe Artenzahl an Hummeln festzustellen (PITTIONI 1937, WILLIAMS 1991, OBESO 1992, NEUMAYER 1998). Die Mechanismen der Lebensraum- und Ressourcenaufteilung in Hummelgemeinschaften sind noch unzureichend erforscht. Insbesondere wurden blütenökologische Untersuchungen an Hummelgemeinschaften bisher fast ausschließlich auf lokaler Ebene durchgeführt (z.B. KRATOCHWIL 1984, TERÄS 1985, FARNBERGER & PAULUS 1996). Ziel dieser Arbeit ist, herauszufinden,

1. welche Pflanzenarten und Vegetationseinheiten für die Hummelgemeinschaft des Untersuchungsgebietes in den Hohen Tauern wichtig sind,
2. wie die Hummelgemeinschaft die Ressourcen aufteilen, und
3. wie effektiv Hummeln das vorhandene Nektar- und Pollenangebot nutzen.

Die Fragestellungen lauten im Einzelnen:

(zu 1.)

- Welche Rolle spielen Höhenlage und die Lage im Gebirgsrelief einer Fläche für die Zusammensetzung der Hummelgemeinschaft? (Kap. 3)
- Welche Rolle spielen phänologische Unterschiede der einzelnen Arten für die Zusammensetzung der Hummelgemeinschaft im Jahresverlauf? (Kap. 3)
- Wie viele Hummeln gibt es im gesamten Untersuchungsgebiet? (Kap. 8)
- Wie groß ist das Blütenangebot der flächenmäßig bedeutendsten Vegetationseinheiten im Jahresverlauf? (Kap. 4)

- Wie verhält sich die Hummelabundanz zum relevanten Blütenangebot über ein größeres Gebiet im Jahresverlauf? (Kap. 8)
- Welchen Anteil stellen die regelmäßig von Hummeln genutzten Pflanzenarten am gesamten Blütenangebot der einzelnen Vegetationseinheiten? Wie ändert sich dieser Anteil im Jahresverlauf, mit der Meereshöhe, mit steigender Hummelabundanz oder steigendem Blütenangebot? (Kap. 4)
- Wie verändert sich das Angebot an Nektar (Menge und Konzentration) und Pollen der für Hummelarten attraktiven Pflanzenarten im Tages- und Jahresverlauf? (Kap. 5)
- Beeinflußt Blütenbesuch das Nektarzucker- und Pollenangebot signifikant und wenn ja, verändert sich dieser Einfluß im Jahresverlauf, mit dem Wetter und bei verschiedenen Blumentypen? (Kap. 5)
- Welches Nektarzucker- und Pollenangebot stellen die einzelnen Vegetationseinheiten im Jahresverlauf für Hummeln zur Verfügung? (Kap. 8)
- Welche Flächen haben eine besondere Bedeutung für die Hummelgemeinschaft? (Kap. 8)
- Wie unterscheidet sich das Nektar- und Pollenangebot von Einzelblüten und Blüten in Infloreszenzen pro Blüte, pro Infloreszenz und pro Zeitaufwand für den Blütenbesuch? (Kap. 5)
- Gibt es einen Zusammenhang von Blumentyp, Blütenfarbe, Corollalänge, Nektar- und Pollenangebot? (Kap. 5)
- Zu welchen Zeiten sind die Nahrungsressourcen im Minimum und ist die Hummelgemeinschaft demzufolge besonders anfällig gegenüber Eingriffen (z.B. Mahd, Beweidung oder Wanderung mit Bienenvölkern)? (Kap. 8)

(zu 2.)

- Wie teilt sich die Blütenbesuchergemeinschaft das Spektrum an Blütenfarben, Corollalängen und Blumentypen auf? (Kap. 6)
- Welchen Teil des jeweiligen Spektrums nutzt die Hummelgemeinschaft und wie wird dieser Anteil unter den Hummelarten aufgeteilt? (Kap. 6)
- Gibt es einen signifikanten Zusammenhang zwischen der Proboscislänge und der mittleren Corollalänge der genutzten Blüten? (Kap. 6)
- Wie stehen Nahrungsselektivität und Nahrungsrischenüberlappung mit der Proboscislänge der Hummeln und mit deren Bevorzugung bestimmter Blütenparameter in Verbindung? (Kap. 6)
- Sind die von Hummelarten mit hoher Nahrungsselektivität besuchten Pflanzenarten an ihren Wuchsorten weniger dominant oder kommen sie regional seltener vor? (Kap. 6)
- Gibt es wesentliche Unterschiede des Blütenbesuchsverhaltens der Hummelgemeinschaft und der Mechanismen zur Ressourcenaufteilung zwischen alpinen Regionen und dem Flachland? (Kap. 6)
- Ist Konkurrenz unter Hummeln ein plausibler Erklärungsfaktor für die realen Muster der Ressourcenaufteilung? (Kap. 6)
- Ist Konkurrenz der Pflanzen um Bestäuber wahrscheinlich? (Kap. 6)

(zu 3.)

- Wie groß ist der Energieaufwand der Ausbeutung der verschiedenen Pflanzenarten?
für die Zeit der Blütenbearbeitung (Kap. 5)
für die Flugzeiten (Kap. 7)
- Wie hoch sind die Netto-Energiebilanz und der Pollengewinn bei Ausbeutung bestimmter Pflanzenarten durch die einzelnen Hummelarten? (Kap. 6 und 7)
- Wie nahe kommt der Blütenbesuch von Hummeln dem jeweiligen Optimum? (Kap. 7)
- Lassen sich beim Blütenbesuch im Freiland Strategien zur Belohnungsmaximierung, Kostenminimierung oder Effizienzsteigerung nachweisen? (Kap. 7)
- Unterscheiden sich einzelne Arten hinsichtlich dieser Strategien? (Kap. 7)

2. Beschreibung des Untersuchungsgebietes und der Wetterverhältnisse

2.1. Material und Methoden

2.1.1. Flächenauswahl

Ziel dieser Untersuchung ist es, innerhalb eines zusammenhängenden Gebietes ein möglichst umfassendes Bild von Artenzahl und Dichte der Hummeln, vom Ressourcenangebot und vom Einfluß der Blütenbesucher auf letzteres zu erhalten. Deshalb wurden zehn Untersuchungsflächen nach folgenden Kriterien ausgewählt:

- unterschiedliche Höhenlage über der Waldgrenze (1900 - 2600 m NN);
- verschiedene Lage im Gebirgsrelief (insbesondere nördlich und südlich des Tauernhauptkammes);
- verschiedene Vegetationseinheiten;
- unterschiedliche anthropogene Beeinflussungen;
- Erfassung aller für Hummeln wesentlichen Vegetationseinheiten mit relevantem Flächenanteil im Gebiet (Vorerhebung 1993);
- gute Erreichbarkeit innerhalb relativ kurzer Zeit.

Die Methoden der pflanzensoziologischen Erfassung für eine Gesellschaft und die Kriterien, die für Blütenbesucher eine Rolle spielen, sind nicht deckungsgleich (KRATOCHWIL 1984, 1987). Während eines Sammelfluges besucht auch eine blütenstete Hummel oft verschiedene Assoziationen, sofern in diesen die Pflanzenart vorkommt, die sie gerade besammelt. Wesentlich ist also die gerade besammelte Art; pflanzensoziologische Kriterien sind für Blütenbesucher ziemlich belanglos. Deshalb wurde auf eine genauestmögliche Charakterisierung teilweise verzichtet, wenn die für Hummeln bedeutsamen Pflanzenarten nicht assoziationsspezifisch waren (vgl. RUNGE 1980, REISIGL und KELLER 1987 und 1989, OBERDORFER 1990, WILMANN 1993). In diesem Fall wurde die Untersuchungsfläche nur bis auf den Verband oder die Klasse bestimmt. So unterscheiden sich mehrere Pflanzengesellschaften des *Androsacion alpinae* nur in Arten, die für Hummeln keine Bedeutung haben, weshalb hier nur der Verband angegeben wird. Aus dem gleichen Grund wurde auf eine nähere Charakterisierung des „Nardetum“ verzichtet. Mit der Verwendung eines Rasters, das den Kriterien der Blütenbesucher nahekommt und sich am Blütenangebot orientiert, ist auch eine bessere Vergleichbarkeit der Ergebnisse mit denen anderer Untersuchungen gegeben.

Abb. 2.1 dokumentiert die Lage der Untersuchungsflächen. Die Flächen 1 bis 5 in Abb. 2.1 sind Teil der Nordabdachung der Hohen Tauern

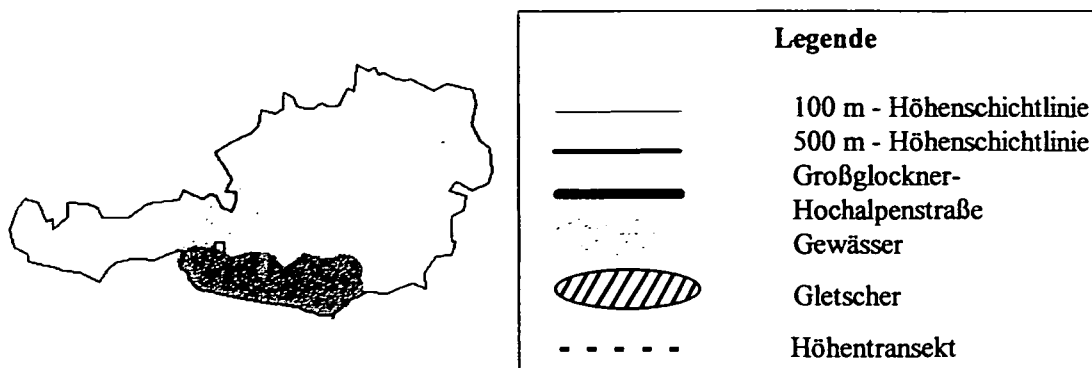
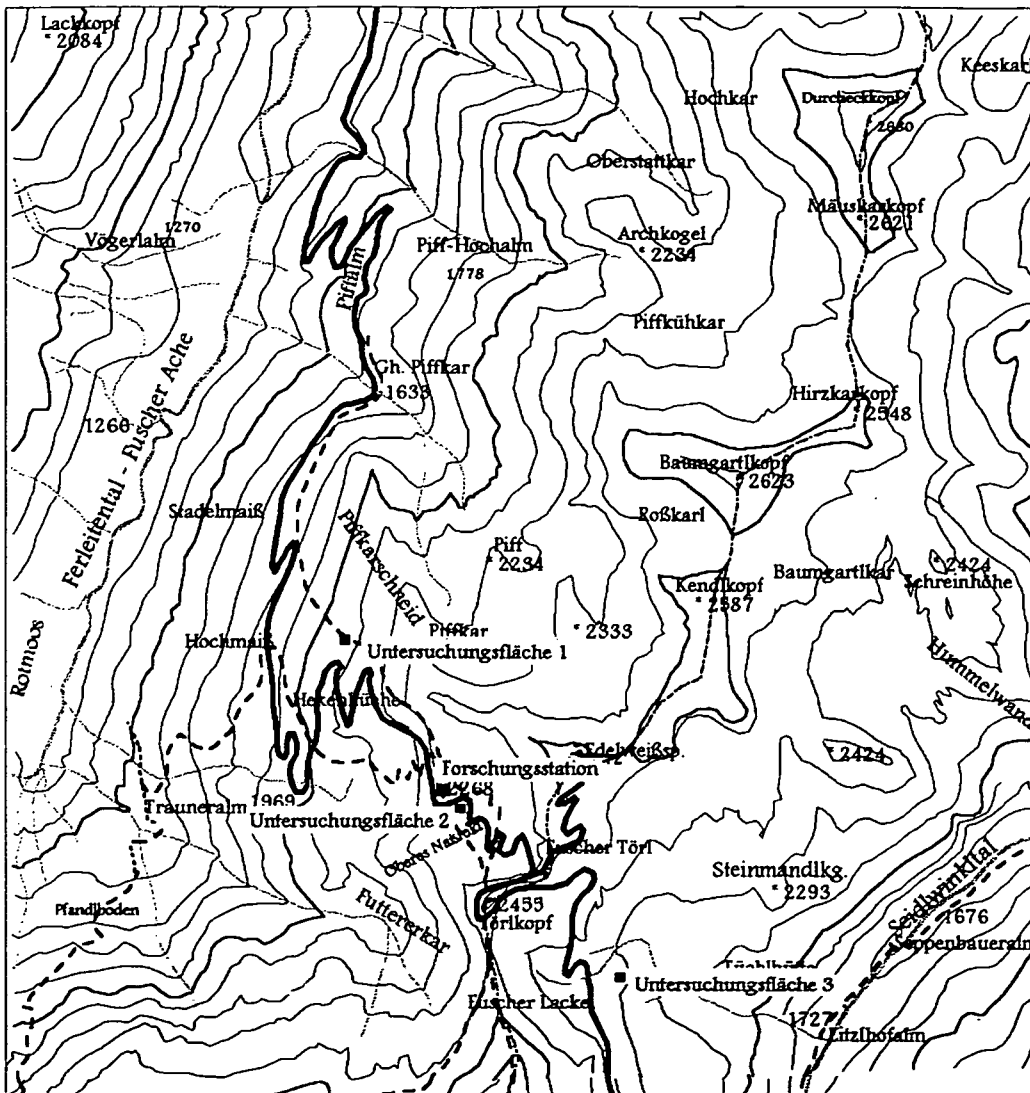


Abb. 2.1.a: Lage der Untersuchungsflächen und der Höhentransekte. I. Gebiet nördlich des „Mittertörls“.
 Fig. 2.1.a: Location of study plots and transects along elevational gradients. I. Area north of the "Mittertörl".

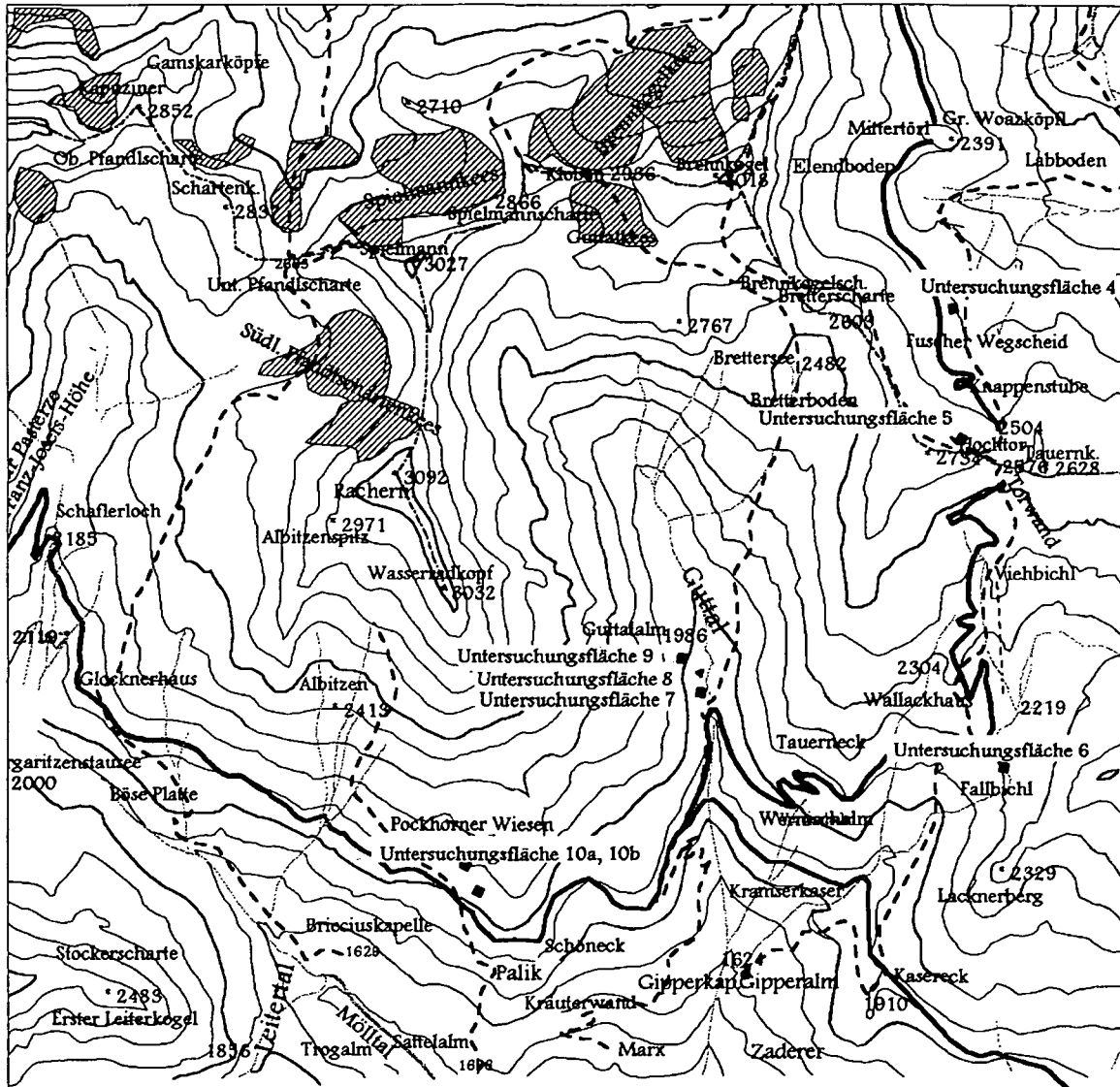


Abb. 2.1.b: Lage der Untersuchungsflächen und der Höhentransekte. II. Gebiet südlich des „Mittertörl“. Fig. 2.1.b: Location of study plots and transects along elevational gradients. II. Area south of the "Mittertörl"

Tab. 2.1: Untersuchungsflächen.

Table 2.1 Study plots.

Nr.	Lage	Höhe (m NN)	pflanzensoziologische Charakterisierung	Größe: Untersuchungs- fläche (m ²)	Größe: Blüten- erhebungs- fläche (m ²)	Expo- sition
1	Hexenküche	2070	Zwergstrauchgebüsch (Rhodo- dendro-Vaccinietum) + Bürstlingsrasen (Nardetum)	1000	66	WNW
2	Oberes Naßfeld	2265	Hochstaudenflur (Adenostyle- talia)	800	25	-
3	Fuscher Lacke	2200	Bürstlingsrasen (Nardetum)	1000	66	ENE
4	Fuscher Wegscheid	2410	Krummseggenrasen (Caricetum curvulae)	1000	100	WSW
5	Hochtor	2585	Schuttgesellschaft (Androsacion alpinae)	1000	66	ENE
6	Wallackhaus	2220	Gemsheidespalier (Loiseleurio- Vaccinietum) + Krummseggenrasen (Caricetum curvulae)	736	40	N
7	Guttal	1940	Zwergstrauchgebüsch (Larici- Pinetum cembrae)	1000	50	E
8	Guttal	1930	Hochstaudenflur (Adenostyle- talia)	275	25	ESE
9	Guttal	1975	kalkbeeinflußter Rasen (Seslerio-Semperviretum) mit Elementen der Bürstlingsrasen (Nardetum)	1000	66	SE
10a ¹	Pockhorner Wiesen	2020	Goldschwengel-Bergmahd (Festucetum paniculatae)	1000	50	SSW
10b ¹	Pockhorner Wiesen	2020	Goldschwengel-Bergmahd (Festucetum paniculatae)	1000	50	SSW

¹: Da während der Untersuchungssaison 1994 die Fläche 10a gemäht wurde, wurde in diesem Jahr ab dem Mahdzeitpunkt Fläche 10b als Ersatzfläche verwendet.

Hohen Tauern, die Flächen 6 bis 10 liegen südlich des Alpenhauptkammes. Dem Ziel, die Untersuchungsflächen einheitlich 1000 m² groß auszuwählen, konnte bei den Flächen 2, 6 und 8 nicht entsprochen werden, da die jeweiligen Vegetationseinheiten entweder zu kleinflächig vorhanden waren oder zu sehr mosaikartig verteilt, sodaß keine 1000 m² große einheitliche Untersuchungsfläche abgrenzbar war. Trotzdem wurden sie berücksichtigt, da sie durch die Häufigkeit attraktiver Pflanzen eine wesentliche Rolle für die Hummelgemeinschaft spielten.

2.1.2. Erfassung der Wetterdaten

Sowohl 1994 als auch 1995 wurde das Wettergeschehen von einem Thermohygrographen aufgezeichnet, der 25 m SE der Hochalpinen Forschungsstation des Hauses der Natur (2250 m NN) in einem Wetterhüttchen zwei Meter über dem Boden aufgestellt war. Aus den Kurven wurden die Temperatur- und Luftfeuchtwerte in Abständen von zwei Stunden (7.00 h, 9.00 h, MEZ) erhoben und daraus dann Tagesmittelwerte bzw. Mittelwerte für verschiedene Zeiträume des Tages errechnet.

Vor den Aufnahmen der Blütenbesuche wurden zusätzlich auf jeder Untersuchungsfläche Lufttemperatur und Lichtintensität gemessen. Die Messung der Lufttemperatur erfolgte mit einem tragbaren Digitalthermometer, das mittels Eiswasser geeicht worden war. Die Temperaturen wurden in Höhen von 1,5 m und 10 cm über dem Boden sowie an der Bodenoberfläche gemessen. Als für die Errechnung des Energieverbrauchs relevante Temperaturwerte (s. Kap. 7) wurden die Werte in 1,5 m Höhe verwendet, die sich nur wenig von den Werten 10 cm über dem Boden unterschieden und mit den Werten des Thermohygrographen vergleichbar waren. Die direkte Lichtintensität normal auf die Oberfläche der Untersuchungsfläche wurde zur Objektivierung der Wetterbeobachtung mittels eines Luxmeters gemessen. Aus den zwei Meßwerten der Temperatur pro Untersuchungsfläche und -tag (je einmal im Zeitraum zwischen 8.00 Uhr und 12.00 Uhr MEZ und je einmal zwischen 12.00 Uhr und 16.00 Uhr MEZ) konnten Jahresmittelwerte der Temperatur über die genannten Zeiträume errechnet werden konnten. Da die Reihenfolge der Begehung der einzelnen Untersuchungsflächen von Woche zu Woche regelmäßig verändert wurde (vgl. Kap. 3.2.1), können statistische Fehler der Mittelwerte ausgeschlossen werden.

Die in Gebirgen mit der Höhe stetig abnehmende Durchschnittstemperatur (DOBESCH 1983) läßt eine Unterscheidung von Schön- und Schlechtwettertagen nach der Temperaturskala kaum zu. Bei hoher Einstrahlung können Insektenkörper außerdem auch an kühlen Tage soweit passiv erwärmt werden, daß ihnen Blütenbesuch möglich ist. Eine Definition von „Schönwetter“ als Wetterbedingungen, bei denen regulärer Blütenbesuch durch Hummeln möglich und eine Vergleichbarkeit des Befluges verschiedener Flächen gegeben ist, ist aber notwendig. In den allermeisten Fällen sind allerdings im Hochgebirge hohe Luftfeuchtigkeit (Nebel bzw. Niederschlag) und niedrige Temperaturen gekoppelt (Abb. 2.5, Kap. 2.2.2). Deshalb wird „Schönwetter“ hier durch Niederschlagsfreiheit und eine mittlere relative Luftfeuchte von weniger als 80% im Zeitraum von 11.00 Uhr bis 15.00 Uhr MEZ definiert. Bei höherer Luftfeuchte blieben die Blüten oft tau- oder nebelfeucht und konnten kaum besucht werden. Früher am Morgen und später am Abend war die relative Luftfeuchtigkeit auch bei heiterem Wetter höher, und es kam zur Taubildung.

2.2. Ergebnisse

2.2.1. Die Wetterverhältnisse in den Sommern 1994 und 1995 im Untersuchungsgebiet

Die Tagesmittelwerte erreichten in 2250 m NN kaum 10°C und auch im Sommer sanken die Temperaturen nachts manchmal bis an die Frostgrenze (Abb. 2.2). Die Periode mit häufigeren Tagesmitteltemperaturen über 0°C begann in beiden Untersuchungsjahren Mitte Juni und

dauerte 1994 bis Mitte September, 1995 bis Ende August. Sie deckte sich gut mit der Vegetationsperiode, die 1995 um zwei Wochen kürzer war als 1994. Zusammen mit der gegenüber 1994 deutlich verspäteten phänologischen Entwicklung hatte das ein verfrühtes Ende der Blühsaison vieler spätblühender Pflanzen zur Folge. Davon waren auch einige sehr häufig von Hummeln besuchte Arten (*Aconitum napellus* s.l., *Cirsium spinosissimum*...) betroffen, die auf Flächen über 2000 m NN auf der Nord- und über 2200 m NN auf der Südseite durch den Frost abstarben. Ein phänologisch „vorzeitiges“ Ende der Blühsaison durch erste Schneefälle und Frost wie 1995 dürfte eher der Regel entsprechen als eine Situation wie 1994, als alle Pflanzenarten vor dem ersten Wintereinbruch ihren Blüh- und Fruchtzyklus vollenden konnten. Der Sommer 1994 ging als „Jahrhundertssommer“ in die Annalen ein. Der Zeitraum vom 10. Juli bis 10. August 1994 war durch eine außergewöhnlich warme Schönwetterperiode gekennzeichnet. Über längere Zeiträume wurden Tagestemperaturmittel von über 10°C erreicht. Für 1995 zeigt die Temperaturkurve in diesem Zeitraum dagegen immer wieder deutliche Einbrüche. Die phänologische Verzögerung 1995 ist zu einem großen Teil dadurch bedingt. Die relative Luftfeuchtigkeit lag im Tagesmittel (von 8.00 Uhr bis 16.00 Uhr MEZ) bei 72,91%. Längere Schlechtwetterphasen mit Tagesmitteln über 80% blieben nur im außergewöhnlich trockenen August 1994 aus. Niederschläge - zu einem großen Teil als Tau und Nebel - waren in den untersuchten Höhenlagen auch im Sommer an der Tagesordnung.

Abb. 2.3 zeigt die Unterschiede der Durchschnittstemperaturen (zwischen 8.00 Uhr MEZ und 16.00 Uhr MEZ) auf den Untersuchungsflächen mit der Höhe. Als Vergleichswert wurde die höchstgelegene Untersuchungsfläche am Hochtorn in 2585 m NN Höhe genommen. Nord- und südexponierte Flächen lagen relativ eng an der Trendlinie. Im Mittel ergab sich aus den Daten eine Veränderung der Durchschnittstemperatur von 0,92 °C pro 100 Höhenmeter. In beiden Untersuchungsjahren wies der Zeitraum Ende Juli/Anfang August das günstigste Wetter für Hummeln (Abb. 2.2 und 2.4) auf. Die veränderlichsten Wetterbedingungen waren im Juni, also in der Nestgründungsphase der Hummeln. Von Anfang Juli bis Ende August waren durchgehend mindestens 50% der Tage „Schönwettertage“, die den Hummeln ausreichend Sammelgelegenheit boten.

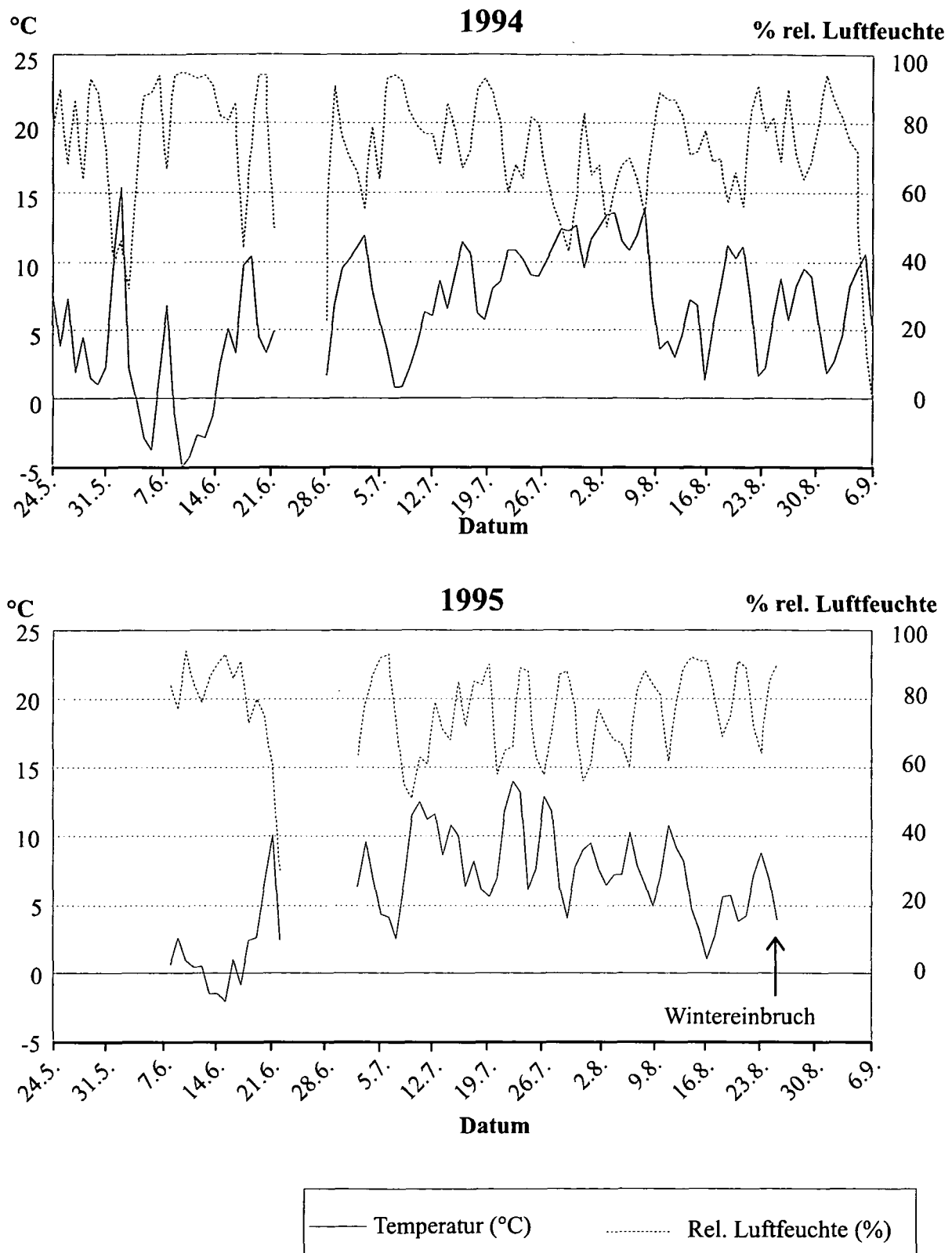


Abb. 2.2: Wetterverlauf 1994 und 1995. Dargestellt sind die Zweistundenmittelwerte der Temperatur und relativen Luftfeuchtigkeit bei der Wetterstation „Obernaßfeld“ (2250 m NN).

Fig. 2.2: Weather patterns in 1994 and 1995. Two-hour means of temperature and relative humidity measured at the weather station "Obernaßfeld" (elev. 2250 m a.s.l.).

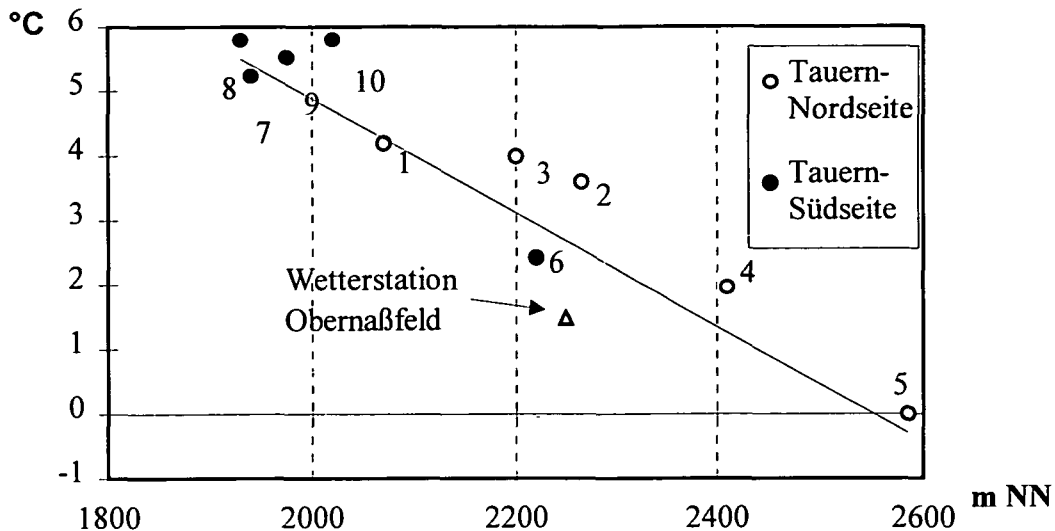


Abb. 2.3: Änderung der Durchschnittstemperatur von Untersuchungsflächen der Tauern-Nord- und Südseite mit der Meereshöhe (Σ aller Messungen beider Jahre). Zur Temperaturmessung auf den Untersuchungsflächen s. Kap. 2.1.2. Die Nummern bei den Punkten beziehen sich auf die in Tab. 2.1. definierten Untersuchungsflächen. Als Vergleichswert der Wetterstation wurde das Tagesmittel von 8.00 bis 16.00 Uhr MEZ genommen.

Fig. 2.3: Change of the mean temperature of the study plots on the northern and southern slope of the Hohe Tauern with elevation (Σ of all measurements of both study years). For measuring temperatures on the study plots see chapter 2.1.2. Numbers associated with points refer to study plots as defined in table 2.1. As a reference daily means (8 a.m. to 4 p.m. CET) from the weather station were used.

**% Tage mit
rel. Luftf. < 80%**

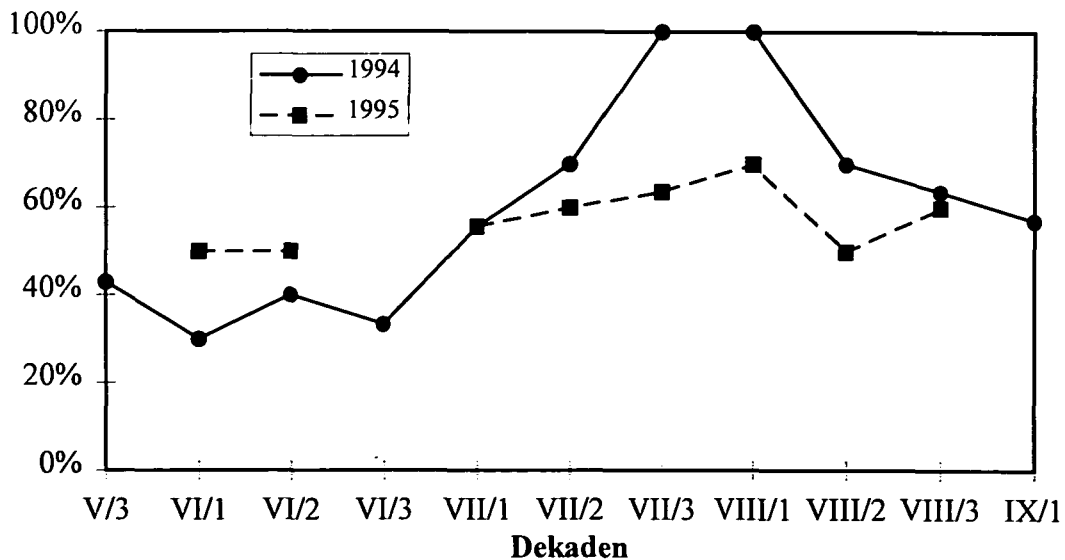


Abb. 2.4: Anteil der Tage im Jahresverlauf mit einer relativen Luftfeuchte < 80% im Mittel zwischen 11.00 Uhr und 15.00 Uhr CET. Datenquelle: Wetterstation „Obernaßfeld“.

Fig. 2.4: Percentage of days with the mean relative humidity between 11 a.m. and 3 p.m. MEZ < 80% in the course of the year. Data source: weather station "Obernaßfeld".

Abb. 2.5 zeigt den Zusammenhang der Werte für Lufttemperatur, Lichtintensität und relativer Luftfeuchtigkeit in 2200 - 2265m NN Höhe im Hochsommer. Relative Luftfeuchtigkeit und Lichtintensität korrelierten signifikant negativ ($r = -0,5106$, $n = 100$, $p > 99,9\%$) ebenso relative Luftfeuchtigkeit und Lufttemperatur ($r = -0,9061$, $n = 100$, $p > 99,9\%$). Lichtintensität und Temperatur zeigten dagegen eine signifikant positive Korrelation ($r = 0,4893$, $n = 100$, $p > 99,9\%$).

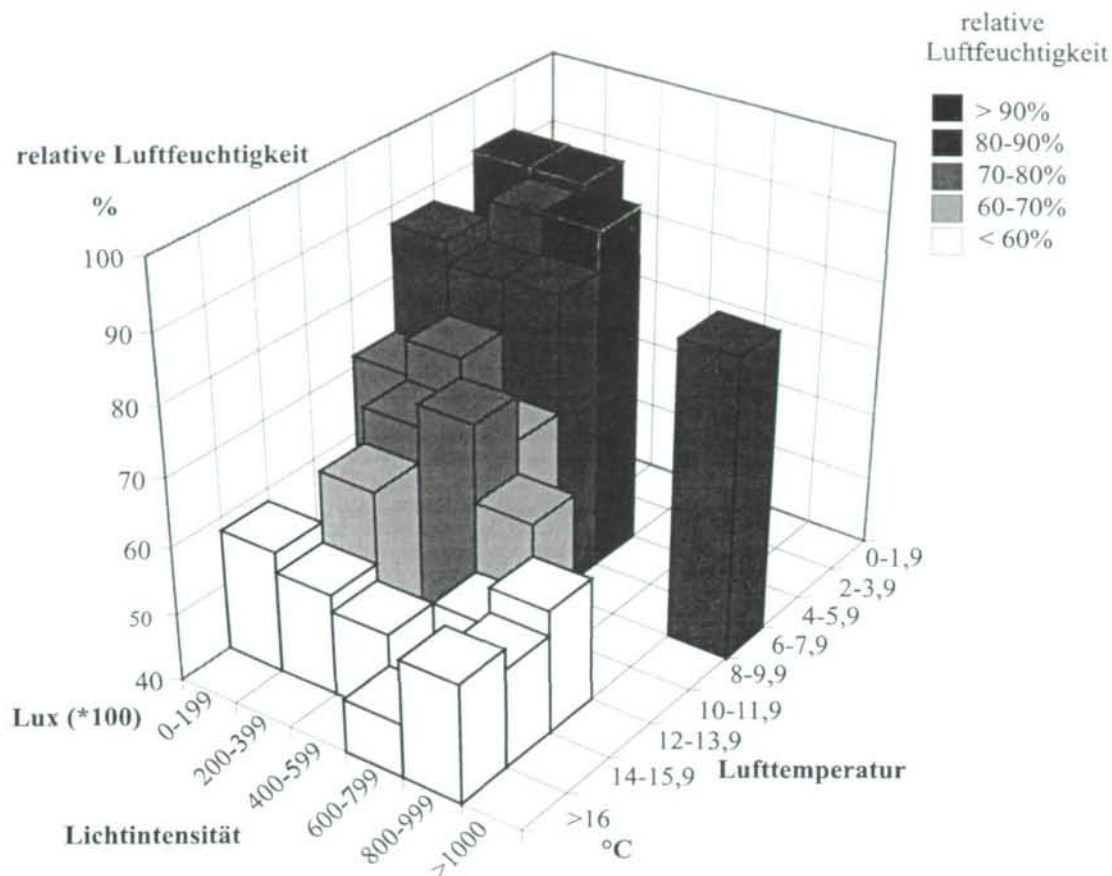


Abb. 2.5: Zusammenhang von relativer Luftfeuchtigkeit, Lufttemperatur und Lichtintensität in 2200 - 2265 m NN im Hochsommer. Alle Daten wurden jeweils aus dem Zeitraum zwischen 1. 7. und 15. 8. 1994 und 1995 ($n=100$) erhoben. Die Daten für die relative Luftfeuchtigkeit stammen von der Wetterstation „Obernaßfeld“, die Daten für Lufttemperatur und Lichtintensität von den Messungen bei der Hummelaufnahme (s. Kap. 2.1.2) auf den Untersuchungsflächen 2 und 3. Fläche 2 lag unmittelbar neben der Wetterstation „Obernaßfeld“, während Fläche 3 nur wenige km entfernt in vergleichbarer Höhe situiert war.

Fig. 2.5: Relations between relative humidity, air temperature and light intensity at 2200 - 2265 m NN in midsummer. All data were collected between July 1 and Aug. 15. 1994 and 1995 ($n = 100$). Data for relative humidity are taken from the values of the weather station "Obernaßfeld", data for air temperature and light intensity from the measurements parallel to bumblebee observations (see chapter 2.1.2) at the study plots 2 and 3. Plot 2 was located next to the weather station "Obernaßfeld", while plot 3 was situated only a few km away at a similar elevation.

Mit steigender Lufttemperatur und Lichtintensität nahm also die relative Luftfeuchtigkeit ab. Niedrige Lufttemperaturen bei hoher Lichtintensität kamen - wie im Sommer zu erwarten - kaum vor. Schlechtwetter (dunkle Säulen in Abb. 2.5) war durch hohe relative Luftfeuchte, niedrige Lichtintensität und niedrige Temperatur wesentlich eindeutiger charakterisiert als Schönwetter, bei dem zumindest die Lichtintensität in einem weiten Bereich schwankte.

Abb. 2.6. zeigt die Häufigkeit bestimmter Konstellationen von Lufttemperatur und Lichtintensität im Hochsommer. Dazu wurden die Meßdaten aller Untersuchungsflächen jeweils zwischen dem 1.7. und dem 15. 8. 1994 und 1995 verwendet, die parallel zu den Blüten- und Hummelaufnahmen ermittelt wurden (vgl. Kap. 3.2.1). Weitaus am häufigsten waren Temperaturen zwischen 6°C und 12°C bei geringer Sonneneinstrahlung. Intensive Sonneneinstrahlung war selten.

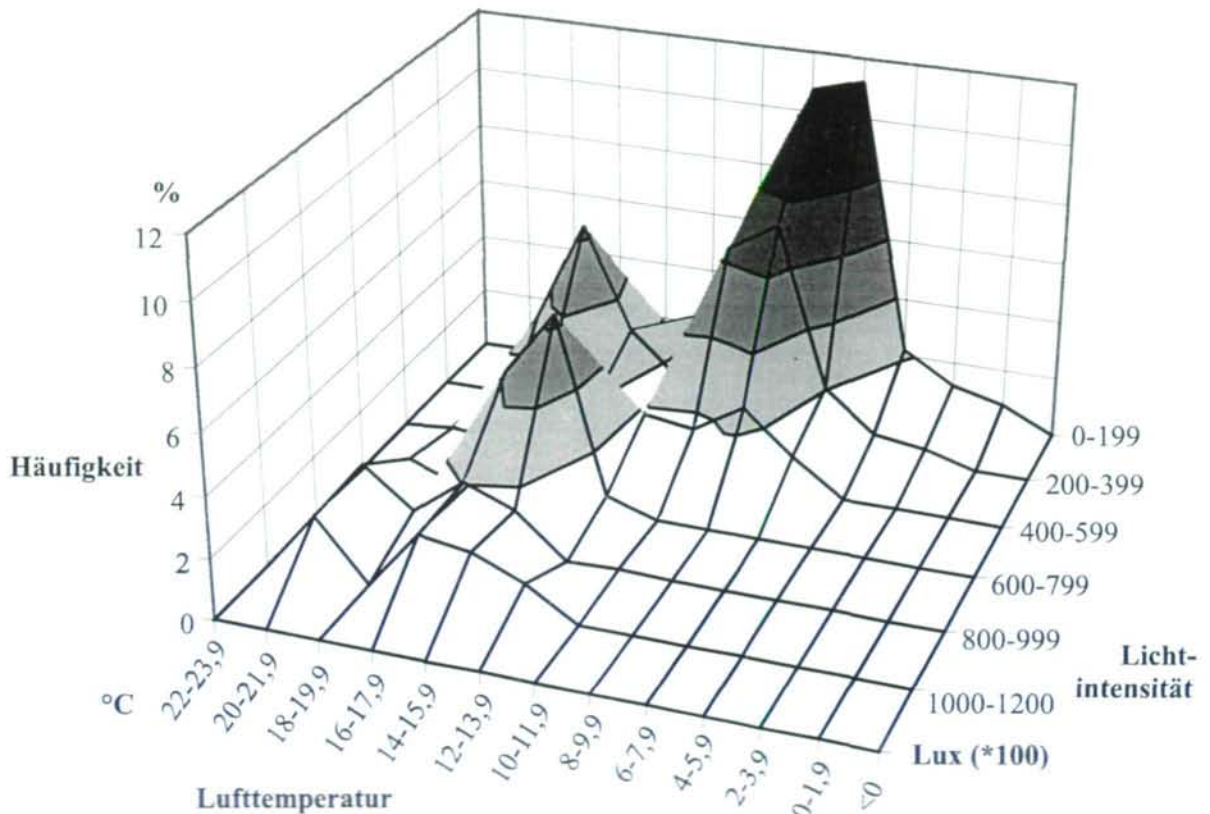


Abb. 2.6: Häufigkeit bestimmter Lufttemperaturen und Lichtintensitäten auf allen Untersuchungsflächen. Verwendet wurden jeweils alle Meßdaten des Zeitraumes zwischen 1. 7. und 15. 8. 1994 und 1995 (n=120).

Fig. 2.6: Frequency of particular air temperatures and light intensities in all study plots. All data of the period between July 1 and Aug. 15 1994 and 1995 were used (n = 120).

Abb. 2.7 zeigt die Häufigkeit bestimmter Lufttemperaturen und relativer Luftfechtigkeiten für die Wetterstation „Obermaßfeld“ und die benachbarten Untersuchungsflächen 2 und 3. Beide Untersuchungsflächen liegen relativ hoch, weshalb die Mitteltemperaturen etwas niedriger waren als in Abb. 2.6. Trotz dieses Unterschieds zeigte die Häufigkeitsverteilung der Wetterereignisse ein ähnliches Muster: Die häufigen Schlechtwettersituationen waren einander sehr ähnlich. Die Lufttemperatur lag meist zwischen 4 und 10 °C und die Lichtintensität war niedrig. Relative Luftfechtigkeiten über 80% waren in genau 50% der Wetterereignisse gegeben (vgl. Abb. 2.4). „Schönwetterereignisse“ waren dagegen weniger exakt abzugrenzen, umfaßten einen weiten Bereich von Lufttemperaturen, Luftfechtigkeiten und Bewölkungen und machten ebenfalls ca. 50% aller Wetteraufnahmen aus.

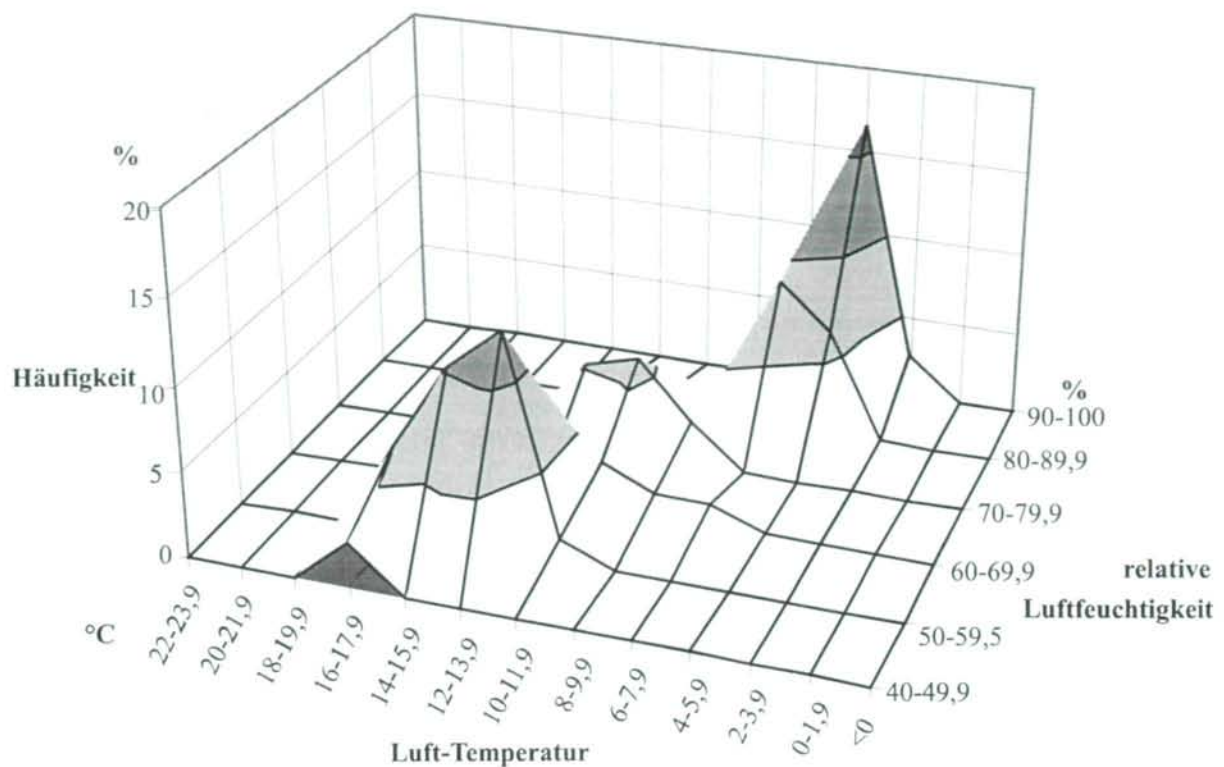


Abb. 2.7: Häufigkeit bestimmter Lufttemperatur- und Luftfeuchteitsereignisse auf den beiden Untersuchungsflächen 2 und 3 jeweils zwischen dem 1. 7. und dem 15. 8. 1994 und 1995 (n = 78).

Fig. 2.7: Frequency of particular air temperature and humidity events in the study plots 2 and 3 between July 1 and Aug. 15 1994 and 1995 (n = 78).

2.3. Diskussion

Die Untersuchungsflächen unterschieden sich in der Höhenlage, der Vegetationsstruktur, der anthropogenen Nutzung, der Exposition und der Lage im Gebirgsrelief. Mit dem Terminus „Lage im Gebirgsrelief“ ist nicht die kleinräumige Exposition des Geländes gemeint (Tab. 2.1.), die für Hummeln kaum eine Rolle spielen dürfte. Sehr wohl spielt dagegen eine Rolle, ob eine Talflanke südlich oder nördlich des Alpenhauptkammes liegt. Verbreitungsmuster verschiedener Insektenarten (vgl. RYRHOLM & HUEMER 1995, ILICH & WINDING 1998), wie auch von Hummeln (NEUMAYER 1998) zeigen dies. Die Hauptexpositionsrichtung der Flächen südlich des Hochtors ist naturgemäß SE bis SW. Trotzdem können kleine Flächen (z.B. Untersuchungsfläche 6) auch eine andere Exposition aufweisen.

Die Hauptexpositionsrichtung der in Nord-Süd-Richtung verlaufenden nördlichen Tauerntäler ist am Talschluß nördlich. An den Talflanken sind ost- und westexponierte Flächen sehr häufig. Flächen mit Südexposition sind dagegen relativ selten und verstreut. Große zusammenhängende südexponierte Flächen finden sich erst nördlich der Salzachtal-Längsfurche. Dagegen wiederholt sich nach Süden hin mit dem Mölltal als nächstem Längstal (im Oberlauf) die Abfolge nord- und südexponierter Flächen. Einige Pflanzengesellschaften (z.B. Goldschwingelrasen) der südexponierten Flächen südlich des Hochtors sind weiter nördlich zum Teil nicht mehr oder nur mehr rudimentär zu finden. Sie erreichen im

Untersuchungsgebiet ebenso wie manche Tierarten (ILLICH & WINDING 1998) die Nordgrenze ihrer Verbreitung.

Die Wetterverhältnisse entsprachen den Charakteristika hochalpinen Klimas (vgl. DOBESCH 1983) (Abb. 2.2). Die Veränderung der Temperatur mit der Meereshöhe war mit $0,92^{\circ}\text{C}$ pro 100 Höhenmetern etwas stärker, als in der Literatur über großräumige Temperaturabnahmen mit der Höhe berichtet wird (DOBESCH 1983, KLOTZ 1989). Allerdings wurden in den klimatologischen Analysen Tag- und Nachttemperaturen zusammen ausgewertet, während hier nur die Temperaturen des Zeitraumes von 8.00 Uhr bis 16.00 Uhr MEZ berücksichtigt sind. Die Temperaturwerte der Wetterstation „Obernaßfeld“ waren um ca. 2°C niedriger als die Werte, die auf den Untersuchungsflächen vor den Hummelaufnahmen gemessen wurden (Abb. 2.3). Das ist zum Teil darauf zurückzuführen, daß einige Hummelaufnahmen bei langandauernden Schlechtwetterperioden verschoben wurden (s. Kap. 2.3.1), um Schönwetter-Vergleichsaufnahmen zu erhalten. Die entsprechenden Messungen der Wetterstation erfolgten kontinuierlich. Andererseits ist auch trotz Eichung ein geringer Meßfehler des elektronischen Temperaturmeßgerätes nicht auszuschließen, da die Abschirmung gegen Einstrahlung durch Beschattung des Meßfühlers keinesfalls so gut war wie die Abschirmung des Thermohygrographen im Wetterhäuschen. Die Kurve der Tagesmittel der relativen Luftfeuchtigkeit zeigt den für diese Höhenlagen der Alpen typischen Verlauf. Für die Flächen südlich des Hochtores sind durchgehend mehr Schönwettertage zu erwarten (vgl. DOBESCH 1983), was auch beobachtet werden konnte.

Die getroffene Definition von Schön- und Schlechtwetter über die mittlere relative Luftfeuchtigkeit im Zeitraum von 11.00 Uhr bis 15.00 Uhr MEZ stimmt gut mit der Sammelaktivität der Hummeln überein. Nur ein verschwindender Anteil der Hummeln sammelte bei „Schlechtwetter“, obwohl dieses insgesamt ca. gleich häufig war wie „Schönwetter“ (vgl. Abb. 2.4, vgl. Tab. 3.3). Die hohe Anzahl an Schlechtwettertagen gerade zu Zeiten des Nistbeginnes der Königinnen läßt auf die große Rolle schließen, die Wetterphänomene auf die Hummelpopulationen haben.

3. Hummelvorkommen im Untersuchungsgebiet - Einfluß der abiotischen Faktoren auf die Nischentrennung

3.1. Einleitung

Die Rolle unterschiedlicher Biotopräferenzen der verschiedenen Hummelarten für die Nischenaufteilung ist trotz mancher Hinweise (REINIG 1970) ziemlich unklar. Selbstverständlich hat das von Biotop zu Biotop wechselnde Blütenangebot einen deutlichen Einfluß auf die Hummelgemeinschaft. Ob jedoch außerhalb der Gebirge abiotische Biotopqualitäten Einfluß auf die Zusammensetzung der Hummelgemeinschaft haben, ist offen. In Gebirgsregionen dagegen stellen Meereshöhe und die Exposition (kleinräumig als Exposition einer Fläche und besonders großräumig als Lage einer Fläche im Gebirgsrelief, z.B. nördlich oder südlich des Alpenhauptkammes) einen wichtigen Faktor für die Zusammensetzung von Tiergemeinschaften dar (vgl. VOITH 1985, OBESO 1992, RYRHOLM & HUEMER 1995, ILLICH & WINDING 1998). Deshalb ist eine genaue Überprüfung der Rolle dieser Faktoren für die Analyse der Ressourcenaufteilung unabdingbar.

Während die unterschiedliche phänologische Entwicklung verschiedener Arten im Flachland belegt ist (PRYS-JONES & CORBET 1987, NEUMAYER 1992, GOODWIN 1995), ist anzunehmen, daß Unterschiede in der Phänologie im Gebirge wegen der kurzen Sommer keine große Rolle spielen. Allerdings fehlen auch dazu genauere Untersuchungen.

Deshalb ist die Beantwortung folgender zwei Fragen Ziel dieses Kapitels:

- Welche Rolle spielen Höhenlage und die Lage im Gebirgsrelief einer Fläche für die Zusammensetzung der Hummelgemeinschaft?
- Welche Rolle spielen phänologische Unterschiede der einzelnen Hummelarten für die Zusammensetzung der Hummelgemeinschaft im Jahresverlauf?

3.2. Material und Methoden

3.2.1. Erfassung der Hummelfauna

Das Hummelvorkommen auf den Untersuchungsflächen wurde erfaßt, indem parallele, jeweils 4 m voneinander entfernte Transekte durch die Untersuchungsflächen in gleichmäßig langsamem Tempo abgegangen wurden. Während dieser Transektbegehungen wurden alle Hummeln notiert, die innerhalb eines Abstandes von zwei Metern links oder rechts des Transekts gefunden wurden. Vermerkt wurden dabei:

- Art (bei Unsicherheit erfolgte ein Kontrollfang und in fast allen Fällen eine Lebenddetermination im Netz; nur in wenigen Einzelfällen war eine Bestimmung erst nach Tötung möglich);
- Geschlecht und Kaste (♀, ♂, ♂)
- Aktivität:
 - 1. durchfliegend;
 - 2. nestsuchend (bei ♀ ♀);
 - 3. suchend (bedeutet bei ♂♂ fast immer: blütensuchend);
 - 4. rastend bzw. schlafend;
 - 5. auf Paarungsflug (♂ ♂) oder
 - 6. blütenbesuchend;

falls blütenbesuchend:

- Pflanzenart und
- Art des Blütenbesuchs:
 - 1. nektarsaugend;
 - 2. pollensammelnd;
 - 3. nektarsaugend und pollensammelnd;
 - 4. nektarraubend;
 - 5. nektarraubend und pollensammelnd;
 - 6. sekundär nektarraubend (durch vorhandene Bißlöcher);
 - 7. sekundär nektarraubend + pollensammelnd;

falls (auch) pollensammelnd:

- 1. „normales“ Sammeln;
- 2. Vibrationssammeln („buzzing“);

Die Erfassung der Hummeln erfolgte auf jeder Fläche wöchentlich jeweils einmal vormittags zwischen 8.00 und 12.00 Uhr MEZ und einmal nachmittags zwischen 12.00 und 16.00 Uhr MEZ. Transektbegehungen erfolgten bei allen Witterungsbedingungen. Lediglich in Zeiträumen mit langandauerndem intensivem Regen oder Schneefall wurde auf eine Begehung verzichtet. Aus diesem Grund mußten einige Untersuchungstage verlegt oder die Begehungen unterbrochen und später fortgesetzt werden. Die Untersuchungsreihenfolge der einzelnen Flächen wurde von einem Untersuchungstag zum nächsten planmäßig geändert. So konnte der Fehler minimiert werden, der dadurch entsteht, daß die einzelnen Flächen notwendigerweise zu verschiedenen Tageszeiten untersucht werden mußten.

Die Erfassung erfolgte meist an zwei aufeinanderfolgenden Tagen. Dabei wurden an einem Tag die Flächen der Tauern-Nordseite untersucht, am darauffolgenden Tag die Flächen südlich des Tauernhauptkammes. Nur in Ausnahmefällen (z.B. Schlechtwettereinbruch) erfolgten die Vormittags- und Nachmittagsaufnahmen derselben Fläche nicht am gleichen Tag. Im Frühjahr, als einige Flächen noch schneebedeckt waren, erfolgten alle Erfassungen an einem Tag. Insgesamt wurden die Hummeln 1994 auf jeder Fläche an 21 Tagen 42 mal erfaßt (je einmal vormittags und nachmittags). 1995 erfolgten 48 Erfassungen an 24 Tagen. Begonnen wurde mit den Erfassungen in beiden Jahren mit dem Aperwerden der ersten Flächen über der Waldgrenze jeweils nach Öffnung der Glocknerstraße (1994 am 12. Mai und 1995 am 1. Mai). Die letzten Erfassungen wurden 1994 vor dem massiven Wintereinbruch Mitte September durchgeführt, 1995 erst am 10. Oktober. In beiden Jahren war so die ganze Flugsaison der Hummeln im Gebiet abgedeckt.

3.2.2. Systematik

Die Systematik der westpaläarktischen Hummeln ist ungenügend geklärt. *Bombus* dürfte keine monophyletische Gruppe sein, da die obligat brutschmarotzenden *Psithyrus*-Arten mit Arten der Untergattung *Mendacibombus* näher verwandt sind, als diese mit den übrigen *Bombus*-Arten. Deshalb führt WILLIAMS (1994) die Gattung *Psithyrus* nur mehr als Untergattung der dann sicher monophyletischen Gattung *Bombus* (s.l.). Wenngleich vieles für diese Interpretation der Gattung *Bombus* spricht, behalten wir hier wie auch AMIET (1996) bis auf Weiteres die beiden Gattungen *Bombus* und *Psithyrus* bei. Für eine ökologische Untersuchung ist die mit den beiden Gattungen gegebene Unterscheidung in der Lebensweise wesentlich:

Bombus: eusozial in einjährigen Staaten mit ♂♂, in der Regel selbständige Staatengründung durch eine Königin, wenngleich fakultativ Brutparasitisch, Nektar- und Pollensammeln zur Versorgung des Staates;

Psithyrus: obligat Brutparasitisch bei *Bombus*, nur Nektarsammeln zur Eigenversorgung.

Die Diskussion um den Artstatus einzelner „sibling (sub)species“ ist noch im Gang (PEKKARINEN 1982, OBRECHT & SCHOLL 1984, VARVIO-AHO & PEKKARINEN 1984, ESTOUP et al. 1996, PAMILO et al. 1996). Unklar ist besonders der Artstatus von *Bombus lucorum* und seinen Geschwisterarten. Der früher unter *B. terrestris* beschriebene und später in die zwei Arten *B. terrestris* und *B. lucorum* aufgespaltene Komplex besteht in Europa offenbar aus folgenden vier Arten (RASMONT & SCHOLL 1986, RASMONT 1984, SCHOLL & OBRECHT 1983): *B. terrestris* (L.), *B. lucorum* (L.), *B. cryptarum* (FAB.) und *B. magnus* VOGT.

Nach RASMONT (1984) sollen alle vier Arten in Österreich vorkommen. Neben den auch im Freiland bei nicht sehr abgeflogenen Exemplaren meist unterscheidbaren *B. terrestris* und *B. lucorum*, sowie dem auf die Gebirge beschränkten *B. cryptarum* wurde also auch *B. magnus* in Österreich gefunden. Letztere Art ist auch aus dem Glocknergebiet nachgewiesen (RASMONT 1984). Eine Determination dieser Arten, von denen einigermaßen sicher sowieso nur ♀♀ und ♂♂ unterschieden werden können, ist im Freiland ausgeschlossen. Aus diesem Grund ist in dieser Arbeit nur von *B. lucorum* s.l. die Rede. Dieser enthält den im Gebiet sicher häufigen *B. cryptarum*. ♂♂ von *B. lucorum* s.str. und *B. cryptarum* konnten im Untersuchungsgebiet sicher nachgewiesen werden. Ob auch *B. magnus* im Gebiet in größerer Häufigkeit vorkommt, muß offen bleiben. Da bisher keine Unterschiede der Arten des *B. lucorum*-Komplexes bezüglich ihres Blütenbesuchsverhaltens bekanntgeworden sind (vgl. KRATOCHWIL & KOHL 1988), scheint die gemeinsame Behandlung dieser Arten vertretbar.

3.2.3. Berechnung von Abundanzen und Diversitäten

Die Abundanzen der Hummeln wurden als Individuen/1000 m² für jeden Beobachtungstag und jede Fläche bzw. als Mittel über mehrere Untersuchungsflächen oder längere Zeiträume errechnet. Diversitäten wurden nach Shannon-Weaver errechnet (MÜHLENBERG 1976).

3.2.4. Erfassung der Präferenzen für Flächen unterschiedlicher Höhenlagen und verschiedener Lage im Gebirgsrelief

Um die Bevorzugung von Flächen südlich oder nördlich des Alpenhauptkammes festzustellen, wurde der Anteil der einzelnen Hummelarten an der Gesamt-Individuenzahl auf den vier Flächen der Tauern-Nordseite dem Anteil auf den fünf Flächen der Südseite gegenübergestellt. Die Fläche am Hochtor in 2585 m NN wurde, da sie fast direkt am Scheitelpunkt lag, aus dieser Analyse herausgenommen. Die Anteile der einzelnen Hummelarten an der gesamten Hummelgemeinschaft wurde für die einzelnen Höhenstufen á 200 m getrennt berechnet. Zusätzlich zu den Daten aus den zehn Untersuchungsflächen in einem Höhenbereich zwischen 1930 und 2585 m NN Höhe standen noch Daten aus vier Höhentransektgängen zur Verfügung (s. Abb. 2.1). Diese Begehungen führten nördlich und südlich des Tauern-Hauptkammes jeweils von der Höhenstufe 1600 - 1700 m NN bis zur Stufe 2900 - 3000 m NN. Einzig Höhentransekt 3 erstreckte sich wegen hoher Schneelage oberhalb von 2700 m NN nur bis in diese Höhe. Bei den Höhentransektaufnahmen wurden alle Hummeln jeweils 3 m links und rechts des Weges notiert und, soweit möglich, auf Artniveau bestimmt. Das Tempo der Begehungen wurde bewußt niedrig gehalten, um möglichst vollständige Hummelaufnahmen zu erzielen. 100 Höhenmeter wurden in 20 Minuten bewältigt. Dauerte die Begehung einer Höhenstufe á 100 m länger als 20 Minuten, wurde nach dieser Zeit die Beobachtung bis zum Erreichen der nächsten Höhenstufe ausgesetzt. Wegen unterschiedlicher tageszeitlicher Aktivität der Hummeln (vgl. LØKEN 1954) wurden nur in der Zeit von 7.30 bis 16.30 Uhr MEZ Beobachtungen durchgeführt. Deshalb konnten die Höhentransekte mit in der Regel insgesamt 2800 m Höhendifferenz nicht an einem Tag beendet werden. Sie wurden an einem der darauffolgenden Tage bei ähnlichen Wetterbedingungen zu Ende gegangen.

Höhentransekt 1 wurde am 29. 7. 1994 begangen. Er führte von der Trauneralm (1600 m NN) über die Pfandlscharte auf den Spielmann (3027 m NN) und hinunter zum Glocknerhaus (2132 m NN). Am 31. 7. 1994 wurde dieser Transekt dann vom Glocknerhaus bis unterhalb der Bricciuskapelle (1633 m NN) im Mölltal fortgesetzt.

Am 9. 7. 1995 wurde Transekt 2 begangen. Er führte von der Hochalpinen Forschungsstation am Oberen Naßfeld über das Fuschertörl auf den Brennkogel (3018 m NN) und über das Hochtor hinunter zum Käsereck (1910 m NN). Am 17. 7. 1995 wurde das Teilstück von der Forschungsstation bis zur Trauneralm (1600 m NN) begangen und am 18. 7. 1995 das Teilstück vom Käsereck zur Gipperalm (1600 m NN).

Höhentransekt 3 führte südseits von der Möll unterhalb des Rasthauses Schöneck bis zur Schneegrenze auf den Pockhorner Wiesen (2700 m NN) und wurde am 17. 6. 1996 begangen. Nordseits führte er von oberhalb des Hochtors (2700 m NN) bis unterhalb der Litzlhoferalm (1710 m NN) im Seidlwinkltal und wurde am 25. 6. 1996 begangen.

Transekt 4 schließlich wurde am 17. 8. 1996 begangen und führte von der Kräuterwand (1600 m NN) unterhalb des Rasthauses Schöneck über das Guttal zum Kloben (2936 m NN). Von dort führte er weiter bis zum Unteren Naßfeld. Am 20. 8. 1996 wurde er ergänzt durch die Strecke Unternaßfeld bis Wirtshaus Piffalm in 1624 m NN.

3.2.5. Faunistische Daten zur Verbreitung von Hummelarten im Gebiet

Im Rahmen einer Erhebung der Faunistik der Hummelarten Westösterreichs konnten aus dem Datenbestand von J. Neumayer Daten zur Verbreitung von Hummelarten im weiteren Untersuchungsgebiet (Fuscher Tal, Seidlwinkltal, Oberes Mölltal) verwendet werden: Folgende Sammlungen wurden dafür ausgewertet: Zoologische Staatssammlung, München; Haus der Natur, Salzburg; Biologiezentrum des Oberösterreichischen Landesmuseums, Linz; Naturhistorisches Museum, Wien; Steirisches Landesmuseum Joanneum, Graz; Niederösterreichisches Landesmuseum, St. Pölten; Privatsammlung Neumayer, Hallein. Außerdem führt FRANZ (1982, 1943) Daten über Hummeln aus dem Untersuchungsgebiet an.

3.2.6. Statistik

Eine erste Datenaufbereitung erfolgte mit Hilfe des Computerprogramms Excel 7. Statistische Tests (t-Test, χ^2 -Test, U-Test) und Korrelationen wurden mit Hilfe des Programmpakets „SPSS for Windows, Version 6“ errechnet.

Für die Dendrogramme zur Ähnlichkeit des Artenspektrums und des jahreszeitlichen Hummelvorkommens wurden - ebenfalls mittels SPSS Programmpaket - durch „Average Linkage Between Groups“ hierarchische Cluster erzeugt.

3.3. Ergebnisse

3.3.1. Artenspektrum

Im gesamten Untersuchungsgebiet - auch außerhalb der Untersuchungsflächen - konnten 17 *Bombus*- und 6 *Psithyrus*-Arten nachgewiesen werden (Tab. 3.1). Im Folgenden werden diese mit den in Tab. 3.1 angeführten Abkürzungen bezeichnet. Erweitert man das Gebiet um die Talräume sind folgende weitere Arten im hinteren Fuscher und Seidlwinkltal sowie im Oberen Mölltal durch Museumsbelege (s. Kap. 3.2.5) nachgewiesen: *B. argillaceus*, *B. lapidarius*, *B. humilis*, *B. sylvarum* und *P. norvegicus*.

Tab. 3.1: Im gesamten Untersuchungsgebiet nachgewiesene Hummel- und Schmarotzerhummelarten und ihre in dieser Arbeit verwendeten Abkürzungen. Die Taxonomie folgt REINIG (1981), wobei die beiden Gattungen *Bombus* für die echten Hummeln und *Psithyrus* für die Schmarotzerhummeln beibehalten wurden. Nomenklatorische Änderungen nach AMIET (1996) sowie SCHWARZ et al. (1996) wurden berücksichtigt, ohne allerdings die Gattung *Psithyrus* aufzugeben.

Table 3.1: Bumblebee and cuckoo-bee species recorded in the entire study area with abbreviations as used throughout this paper. Taxonomy according to REINIG (1981), but retaining both genus *Bombus* for genuine bumblebees and *Psithyrus* for cuckoo-bees. Nomenclatural changes following AMIET (1996) and SCHWARZ et al. (1996) were accepted, but without abandoning the genus *Psithyrus*.

Art	Abkürzung
<i>Bombus alpinus</i> L.	alp
<i>Bombus cryptarum</i> (FAB.)	cry
<i>Bombus gerstaeckeri</i> MOR.	ger
<i>Bombus hortorum</i> (L.)	hor
<i>Bombus hypnorum</i> L.	hyp
<i>Bombus lucorum</i> (L.)	luc
<i>Bombus mendax</i> GERST.	men
<i>Bombus mesomelas</i> (GERST.)	mes
<i>Bombus monticola</i> SMITH ssp. <i>hypsophilus</i> (SKOR.)	mon
<i>Bombus mucidus</i> GERST.	muc
<i>Bombus pascuorum</i> (SCOP.)	pas
<i>Bombus pratorum</i> (L.)	pra
<i>Bombus pyrenaicus</i> (PER.) ssp. <i>tenuifasciatus</i> VOGT	pyr
<i>Bombus ruderarius</i> (MÜLL.)	rud
<i>Bombus sichelii</i> RAD. ssp. <i>alticola</i> (KRB.)	sic
<i>Bombus soroeensis</i> (FABR.) ssp. <i>proteus</i> (GERST.)	sor
<i>Bombus wurflenii</i> RAD. ssp. <i>mastrucatus</i> (GERST.)	wur
<i>Psithyrus barbutellus</i> (K.)	bar
<i>Psithyrus bohemicus</i> (SEIDL)	boh
<i>Psithyrus campestris</i> (PANZER)	cam
<i>Psithyrus flavidus</i> (EV.) ssp. <i>alpium</i> (RICH.)	fla
<i>Psithyrus quadricolor</i> LEP.	qua
<i>Psithyrus rupestris</i> (FAB.)	rup

Tab. 3.2 zeigt die Arten- und summierten Individuenzahlen der einzelnen Untersuchungsflächen (vgl. Anhang 3.1). Die meisten Arten waren auf den Hochstaudenflächen 2 und 8, dem Goldschwingelrasen auf Fläche 10 und dem artenreichen Rasen auf Untersuchungsfläche 9 zu finden. Die nordseitigen Flächen mit Ausnahme der Hochstaudenfläche 2 beherbergten demgegenüber deutlich weniger Arten. Die Unterschiede der mittleren Artenzahlen zwischen den beiden Untersuchungs Jahren gehen fast zur Gänze auf Untersuchungsfläche 2 zurück. Diese Hochstaudenfläche zeichnete sich 1994 durch eine äußerst hohe Hummelartenzahl aus, die 1995 allerdings nicht mehr erreicht wurde.

Tab. 3.2: Hummel- Arten- und Individuenzahlen der einzelnen Untersuchungsflächen. „Ind/1000 m²“ sind die summierten Individuenzahlen über alle 42 (1994) bzw. 48 (1995) Beobachtungsdurchgänge.

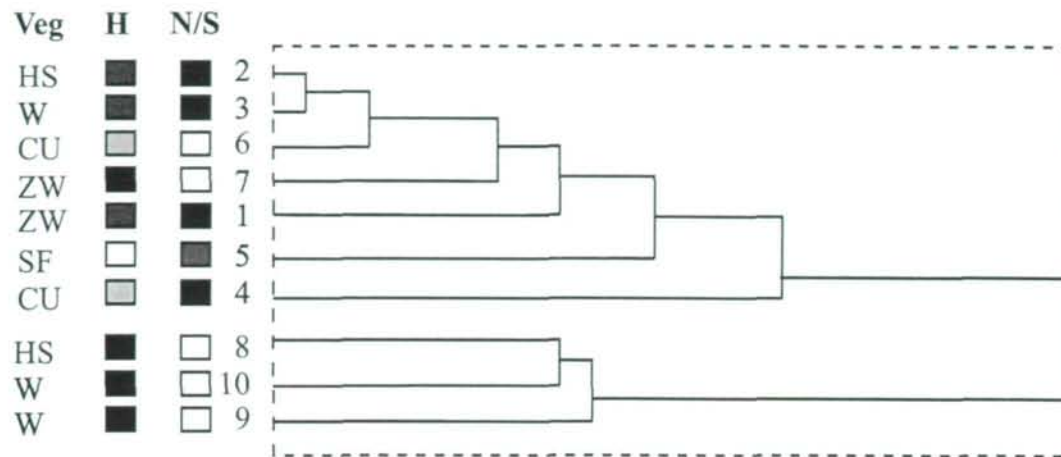
Table 3.2: Bumblebee species and numbers of individuals on the respective study plots. Ind/1000 m² are the overall densities of individuals from 42 (1994) and 48 (1995) rounds of observation.

Untersuchungs- fläche	1994		1995		Arten
	Arten	Ind./1000m ²	Arten	Ind./1000m ²	
1	7	44	5	35	7
2	17	933,75	8	185	7
3	5	9	5	13	9
4	4	20	5	9	7
5	2	8	3	5	3
6	3	23,12	2	4,08	5
7	5	16	11	78	11
8	9	36	8	56	10
9	9	182	10	203,84	11
10	13	126	9	161	14
Mittel	7,30	139,79	6,60	74,99	9,40
Mittel ohne Ufl. 2	6,22	51,57	6,44	62,76	8,56

Die höchsten Hummelabundanzen konnten in beiden Jahren auf den Hochstaudenflächen (Untersuchungsflächen 2 und 9) gefunden werden, gefolgt vom Goldschwingelrasen (Untersuchungsfläche. 10). Artenzahlen und Hummelabundanzen korrelierten signifikant miteinander (1994: $r_s = 0,8$, $n = 10$, $p > 99\%$; 1995: $r_s = 0,8458$, $n = 10$, $p > 99\%$). Keine Korrelation konnte dagegen zwischen Artenzahl und Höhenlage nachgewiesen werden. Obwohl auf den Flächen über 2400 m NN nur mehr acht Arten gefunden werden konnten, wurde die weitaus höchste Artenzahl in der Hochstaudenflur in 2250 m NN Höhe nachgewiesen. Ebenso korrelierten die Abundanz (als Individuenzahl/1000 m²) und die Höhenlage nicht signifikant.

Abb. 3.1 zeigt die Ähnlichkeit der Hummelfauna der einzelnen Untersuchungsflächen. Zwei Gruppen von Untersuchungsflächen ließen sich eindeutig nach ihrem Hummelbestand unterscheiden: Die Untersuchungsflächen 8, 9 und 10 waren die unter 2000 m NN gelegenen Flächen der Tauern-Südseite. Bemerkenswerterweise war die Hummelfauna von Fläche 7, die benachbart zu den Untersuchungsflächen 8 und 9 liegt, deutlich von diesen verschieden. Die

Zwergstrauchbestände (Fl. 7) und der Krummseggenrasen (Fl. 6) der Tauern-Südseite wiesen ein ähnliches Arteninventar auf, wie die Vegetationstypen der Tauern-Nordseite. Das „charakteristische“ Arteninventar der Tauernsüdseite (mit *B. ruderarius*, *B. mesomelas*...) fand sich dagegen nur in den tiefer gelegenen Weiden, Mähdern und Hochstauden.



Veg: Vegetationseinheit

H: Meereshöhe

N/S: Lage im Gebirgsrelief

ZW: Zwergstrauchgesellschaften

W: Wiesen und Weiden (oxyphil u. basiphil)

CU: Krummseggenrasen + Gamsheidespalier

SF: alpine Schuttflur

HS: Hochstaudengesellschaften

■ 1900-2100 m NN

■ 2100-2300 m NN

■ 2300-2500 m NN

□ >2500 m NN

■ Tauern-Nordseite

□ Tauern-Südseite

■ am Tauern-Hauptkamm

Abb. 3.1: Ähnlichkeit der Hummelfauna aller Untersuchungsflächen (Dendrogram using Average Linkage [between Groups]).

Fig. 3.1: Similarity of the bumblebee fauna among all study plots (dendrogram using average linkage [between groups]).

3.3.2. Höhenpräferenz

Abb. 3.2 zeigt die Höhenverteilung der Hummelgemeinschaft. Im Höhenbereich von 2100 bis 2300 m NN nahm die Anzahl der Hummeln stark ab. Über 2500 m NN waren pro Höhenstufe und Zeit nur mehr ca. 6% der Individuen zu finden wie zwischen 1500 m NN und 2100 m NN.

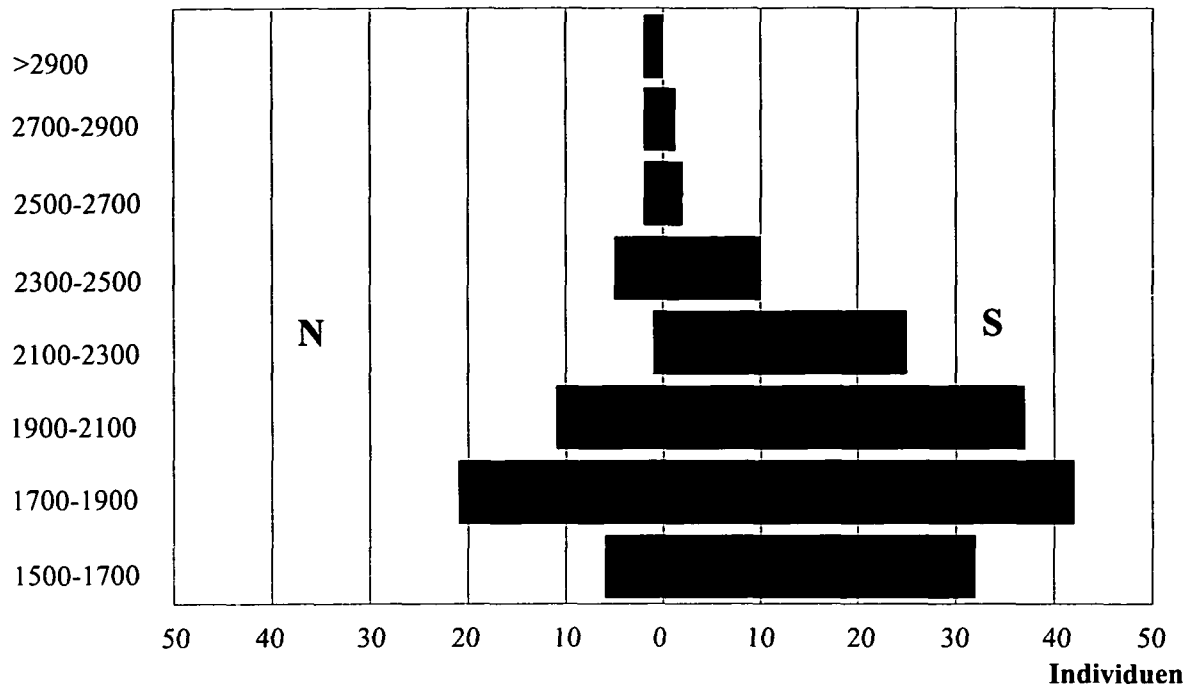


Abb. 3.2: Anzahl der auf den vier Höhentransektgängen (s. Kap. 3.2.1) in verschiedenen Höhenstufen der Tauern-Nord (N)- und Südseite (S) erfaßten Hummelindividuen. Eine Höhenstufe mit 100 Höhenmetern wurden jeweils in 20 Minuten begangen. Bei vier Begehungen entspricht eine Höhenstufe von 200 m also jeweils insgesamt 160 Minuten Gesamtbeobachtungszeit.

Fig. 3.2: Numbers of bumblebee specimens recorded at different altitudes on the northern (N) and southern (S) slopes of the Hohe Tauern on the four transects along elevational gradient (see chapter 3.2.1). Each elevation zone of 100 m was inspected for 20 minutes. Four walks per 200 m elevation zone thus amount to a total of 160 minutes observation time.

Mit dem Höhengradienten änderte sich auch das Artenspektrum der Hummelfauna. Abb. 3.3 zeigt die Anteile der häufigeren Arten an der gesamten Hummelgemeinschaft auf der Tauern-Nord- und Südseite. Dafür wurden die Daten der Untersuchungsflächen zusammen mit denen der Höhentransektbegehungen ausgewertet. Dargestellt sind die Daten der acht häufigsten Hummelarten des Gebietes.

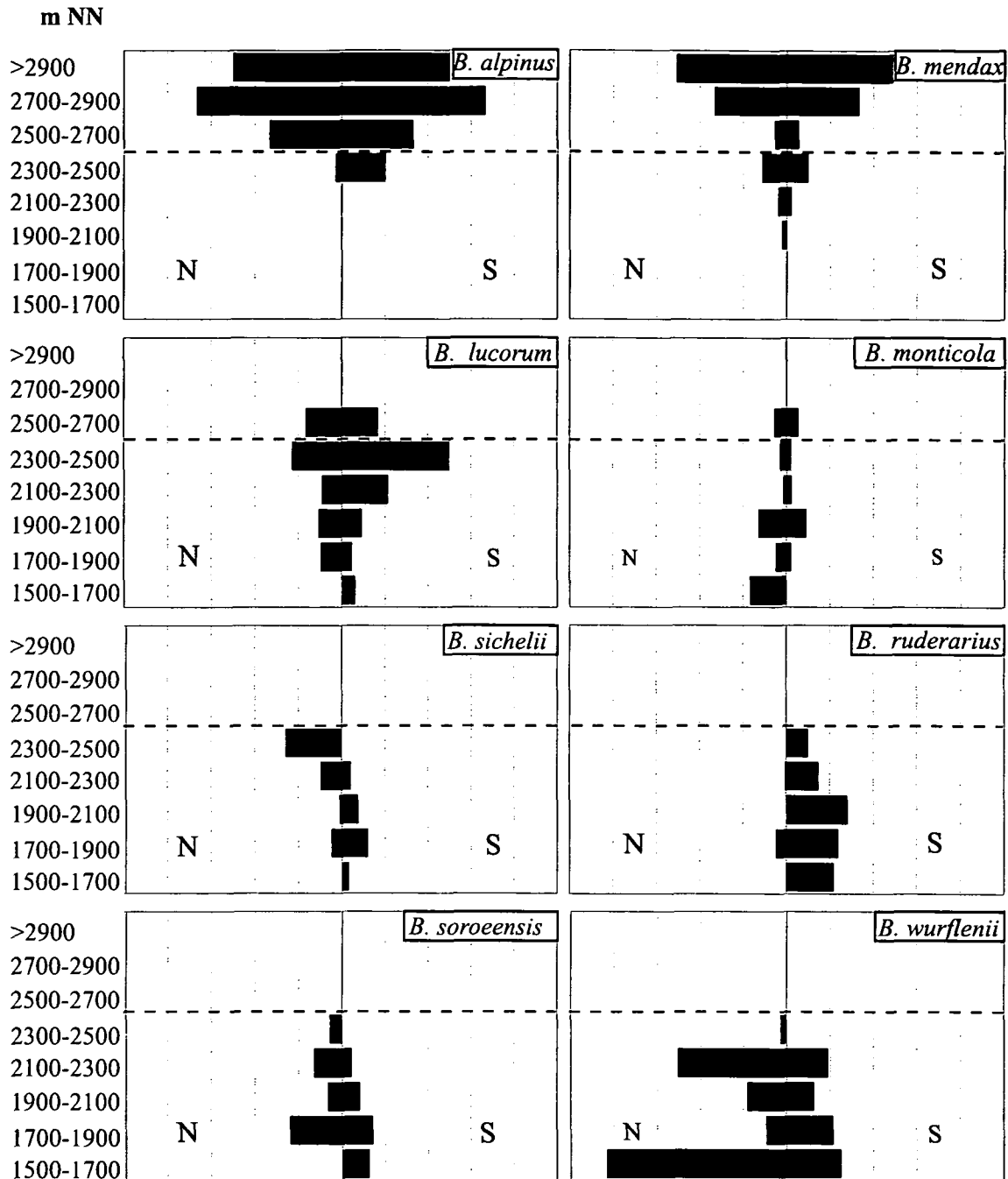


Abb. 3.3: Anteil der häufigeren Hummelarten an der gesamten Hummelgemeinschaft in verschiedenen Höhenstufen der Tauern-Nord (N)- und Südseite (S). In Höhen über 2500 m NN wird wegen zu geringer Individuenzahlen nicht nach der Exposition unterschieden.

Fig. 3.3: Proportion of the more common bumblebee species in the entire community at various elevations on the northern (N) and southern (S) slopes of the Hohe Tauern. At altitudes above 2500 m NN different slope exposures are not differentiated because of low numbers of individuals.

B. mendax und *B. alpinus* kamen bis über 2900 m NN vor und waren in den größten Höhen dominant. Von *B. mendax* konnten 1995 in der Nähe der Fuscher Wegscheid in 2420 m NN

und 1997 beim Mittertörl in 2350 m NN (Fund: Dr. Martin Schwarz) je ein Nest gefunden werden. Auf der Südseite des Brennkogels in ca. 2700 m NN konnte im Juli 1995 außerdem eine Königin beim Einflug in ein Nestloch beobachtet werden. Diese Art legt also mit Sicherheit in diesen Höhen auch Nester an.

B. ruderarius, *B. soroeensis* und *B. wurflenii* kamen von höheren Tallagen bis in die hochalpine Region vor. Die obere Grenze ihrer Höhenverbreitung lag im Gebiet knapp über 2300 m NN. *B. soroeensis* und *B. wurflenii* hatten ihren Verbreitungsschwerpunkt unterhalb 2000 m NN. *B. ruderarius* war im Gebiet südlich des Alpenhauptkammes deutlich häufiger. In geringeren Höhen kam diese Art auch auf der Tauern-Nordseite vor, wenn auch deutlich seltener.

B. lucorum, *B. monticola*, *B. sichelii* und *B. pyrenaicus* schließlich bildeten eine dritte Artengruppe. Diese zeichnete sich ebenfalls durch einen weiten Höhenverbreitungsgradienten aus. Die Obergrenze des Vorkommens dieser Arten lag höher als bei den Arten der zweiten Gruppe. *B. lucorum* stellte im Gebiet zwischen 2300 und 2500 m NN den höchsten Anteil an der Hummelgemeinschaft. Dieses Maximum dürfte auf *B. cryptarum* entfallen (zur Systematik s. Kap. 3.2.2.), die eine typische Hochgebirgsart ist. *B. monticola* war in keinem Höhenbereich ausgesprochen häufig, aber überall anzutreffen. 1994 wurde ein Nest dieser Art bei 2580 m NN am Hochtorn gefunden und 1997 eines beim Mittertörl bei 2350 m NN (Fund: Dr. Martin Schwarz). Auch dies belegt die weite Höhenverbreitung dieser Art, die schon ab 1500 m NN häufig ist (nach eigenen Beobachtungen und Museumsbelegen). *B. sichelii* und *B. pyrenaicus* kamen im Gegensatz zu den beiden ersten Arten dieser Gruppe erst über ca. 1700 m NN häufiger vor.

3.3.3. Präferenz für Flächen südlich bzw. nördlich des Alpenhauptkammes

Auf der Tauern-Südseite wurden signifikant mehr Hummeln beobachtet (t-Test: $t = 2,98$, $n = 9$, $p = 98\%$) als auf der Tauern-Nordseite (vgl. Abb. 3.2). Erst über 2500 m NN waren solche Unterschiede nicht feststellbar. Abb. 3.4 zeigt die Verteilung der einzelnen Hummelarten auf den Flächen nördlich und südlich des Tauernhauptkammes (im Folgenden als „nördliche“ und „südliche“ Flächen bezeichnet). *B. ruderarius* kam fast ausschließlich auf der Südseite vor, *B. mesomelas* war sogar ausschließlich auf diese beschränkt. Auch *B. pratorum* war, obwohl insgesamt recht selten, auf den südlichen Flächen häufiger als auf den nördlichen. Keine Hummelart kam ausschließlich auf der Tauern-Nordseite vor. *B. mendax* erreichte hier jedoch wie *B. wurflenii* höhere Anteile an der Hummelgemeinschaft.

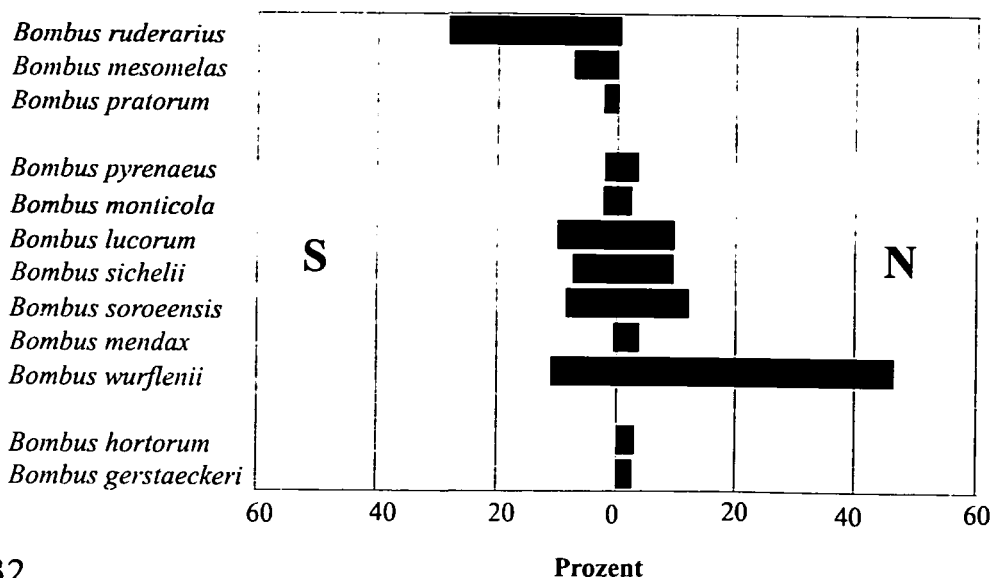


Abb. 3.4: Anteil der einzelnen Hummelarten an der gesamten Hummelgemeinschaft auf den Untersuchungsflächen der Tauern-Nord- (N) und Südseite (S). Berücksichtigt sind alle Hummelarten, auf die mehr als 2% aller Beobachtungen auf den Untersuchungsflächen nördlich oder südlich des Tauern-Hauptkammes entfielen.

Fig. 3.4: Proportion of the various bumblebee species in the entire bumblebee community on the study plots of the northern (N) and the southern (S) slopes of the Hohe Tauern. All species exceeding 2 % of all observations on the study plots either north or south of the Tauern are taken into account.

3.3.4. Nischentrennung nach Höhe und Lage im Gebirgsrelief

Die untersuchte Hummelgemeinschaft läßt sich nach ihren Präferenz für bestimmte Höhenbereiche und für Flächen der Tauern-Nord- bzw. Südseite eindeutig gruppieren (Abb. 3.5). Eine erste Gruppe bilden die fünf Arten *B. wurflenii*, *B. soroeensis*, *B. ruderarius*, *B. sichelii* und *B. pratorum*. Die zweite, allerdings untereinander weniger einheitliche Gruppe bilden *B. monticola*, *B. pyrenaicus* und *B. lucorum*. *B. hortorum* und *B. gerstaeckeri* zeichnen sich als dritte Gruppe aus, sowie *B. alpinus* und *B. mendax* als vierte. *B. mesomelas* steht isoliert.

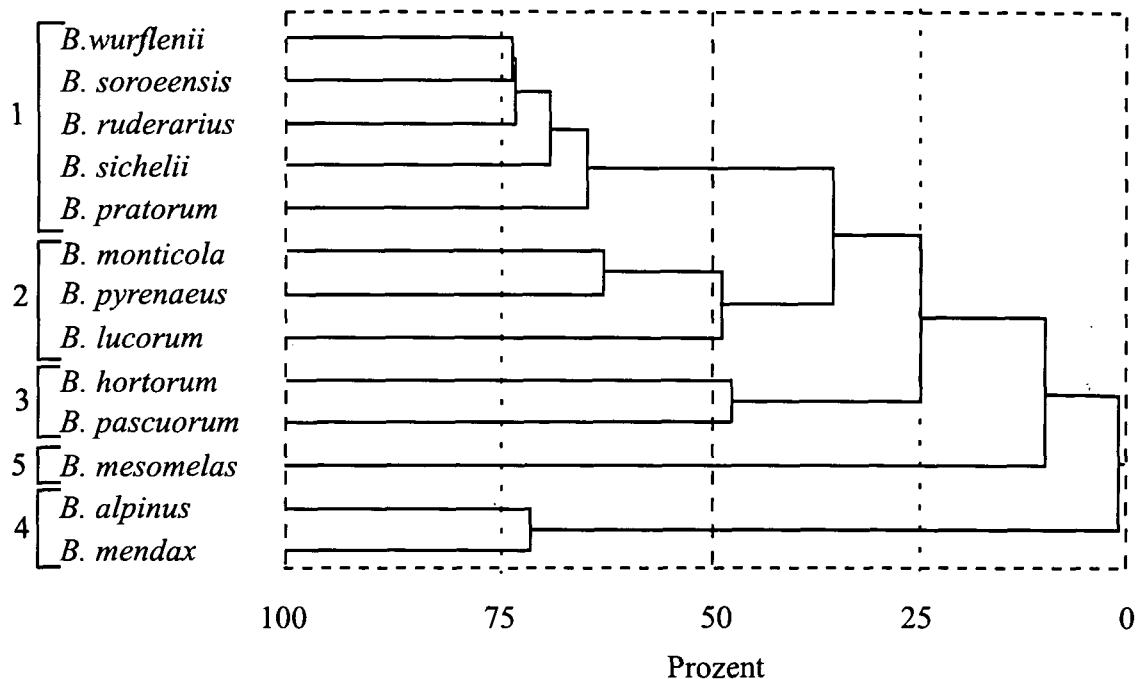


Abb. 3.5: Hummelarten des Untersuchungsgebietes gruppiert (1 - 5) nach der Ähnlichkeiten in den Präferenzen für Höhenstufen und die Lage im Gebirgsrelief.

Fig. 3.5: Bumblebee species of the study area grouped (1 - 5) according to similarities in their preferences for altitudes and location in the mountain relief.

3.3.5. Einfluß des Wetters auf die Aktivität der Hummeln

Hummelarbeiterinnen nutzten weit überproportional Zeiten mit hohen Temperaturen, hoher Lichtintensität und niedriger relativer Luftfeuchtigkeit, wie aus dem Vergleich von Abb. 3.6 und 3.7 mit Abb. 2.6 und 2.7 ersichtlich ist. Dem hohen Peak in Abb. 2.6 und 2.7, der jeweils die „typische Schlechtwettersituation“ darstellt, entspricht in Abb. 3.6 und 3.7 ein nur sehr niedriger Peak der Hummel-Häufigkeit. Ebenso fällt der hohe Peak der Hummel-

Häufigkeit auf die nicht sehr häufigen Schönwetterbedingungen. Bei Temperaturen über 12°C, relativen Luftfeuchtigkeiten unter 80% und Lichtintensitäten über 40000 Lx wurden jeweils signifikant mehr Hummeln beobachtet als nach der Häufigkeit dieser Wettersituation zu erwarten gewesen wäre (Tab. 3.3) (χ^2 -Vierfeldertest: Temperatur: $\chi^2 = 46,36$; Lichtintensität: $\chi^2 = 46,77$; relative Luftfeuchtigkeit: $\chi^2 = 37,39$). Die Dominanz der einzelnen Arten jedoch unterschied sich bei verschiedenen Wetterbedingungen in keinem Fall signifikant.

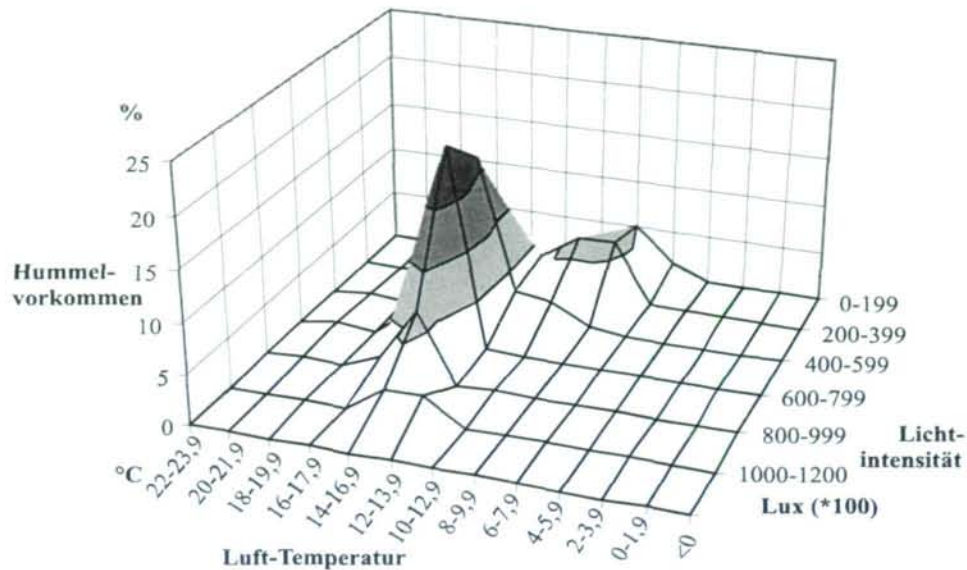


Abb. 3.6: Hummelbeobachtungen bei verschiedenen Lufttemperatur- und Bewölkungsverhältnissen (standardisiert als Lichtintensität). Die Grafik zeigt den Anteil der Hummelbeobachtungen bei verschiedenen Wetterbedingungen. Datengrundlage: Summe aller Daten aller Untersuchungsflächen jeweils vom 1. Juli bis 15. August 1994 und 1995 (n = 455).

Fig. 3.6: Bumblebee observations under different conditions of temperature and cloudiness (standardized as light intensity). The diagram shows the proportion of bumblebee observations in various weather conditions. Data set: All observations of all study plots between July 1 and Aug. 15 1994 and 1995 (n = 455).

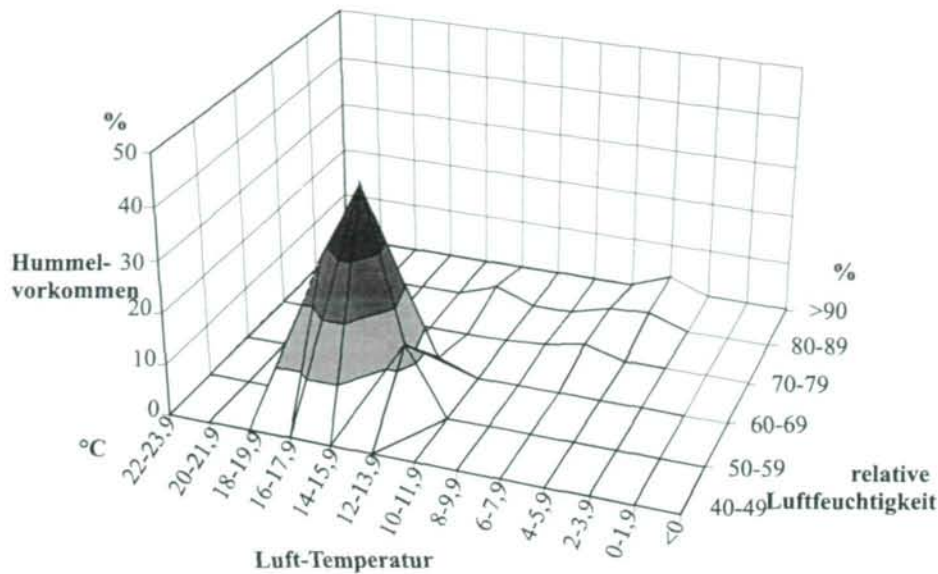


Abb. 3.7: Hummelbeobachtungen bei verschiedenen Lufttemperaturen und unterschiedlichen relativen Luftfeuchtigkeiten. Datengrundlage: Alle Daten der Untersuchungsflächen 2 und 3 jeweils vom 1. Juli bis 15. August 1994 und 1995 ($n = 234$). Da Luftfeuchtigkeitswerte nur von der Wetterstation „Obernaßfeld“ zur Verfügung standen, wurden nur die beiden benachbarten Untersuchungsflächen 2 und 3 berücksichtigt.

Fig. 3.7: Bumblebee observations at different air temperatures and humidities. Data set: All observations of study plots 2 and 3 between July 1 and Aug. 15 1994 and 1995 ($n = 234$). As data of humidity only were available from the weather station "Obernaßfeld", only the adjacent study plots 2 and 3 were taken into account.

Tab. 3.3: Relative Häufigkeit verschiedener Wettersituationen und Hummelvorkommen.

Table 3.3: Relative frequency of various weather situations and bumblebee occurrence.

Wettersituation	% Wetter-situation	% Hummelbeob-achtungen (♂♂)
Temperatur	$n = 243$	$n = 455$
> 16°C	43,08	65,05
> 14°C	50,44	75,82
> 12°C	62,21	86,37
> 10°C	82,93	98,24
relative Luftfeuchtigkeit	$n = 41$	$n = 234$
< 90%	74,70	96,96
< 80%	55,10	89,27
< 70%	38,70	86,23
< 60%	32,20	83,40
Lichtintensität	$n = 243$	$n = 455$
> 20000 Lx	67,27	90,11
> 40000 Lx	36,44	63,52
> 60000 Lx	24,90	38,24

3.3.6. Phänologie der Hummeln

Das Auftreten von Hummeln beschränkte sich in beiden Untersuchungsjahren auf die Zeit von Ende Mai bis Mitte September (Abb. 3.8). Keine Art unterschied sich in ihrer Phänologie signifikant von einer anderen, wenn man die Ergebnisse beider Untersuchungsjahre zusammenfaßt (Abb. 3.9). Die Variabilität der Phänologie vieler Hummelarten zwischen den beiden Untersuchungsjahren war groß. Von vielen Arten wurden allerdings nur zu niedrige Individuenzahlen pro Zeitraum ermittelt, um signifikante phänologische Unterschiede zwischen Arten nachweisen zu können. Allerdings ließen sich die Hummelarten nach der Ähnlichkeit ihrer Phänologie in zwei Gruppen einteilen: Jeweils mehr als 2/3 der ♂♂ von *B. lucorum*, *B. mesomelas*, *B. monticola*, *B. pratorum*, *B. pyrenaeus* und *B. ruderarius* („frühe Arten“) wurden vor dem 10. August beobachtet. Dagegen entfielen jeweils mindestens 50% aller Beobachtungen von ♀♀ der „späten Arten“ *B. soroensis*, *B. mendax*, *B. wurflenii* und *B. hortorum* auf die Zeit nach dem 10. August. *B. sichelii* lag mit 48, 62% aller Beobachtungen nach dem 10. August knapp unter dieser Grenze. Wegen der größeren Ähnlichkeit des phänologischen Auftretens wurde er trotzdem den späten Arten zugezählt. Von *B. gerstaeckeri* wurden keine ♀♀ nachgewiesen. Die beobachteten jungen Königinnen traten alle spät im Jahr auf. Deshalb wurde die Art ebenfalls den „späten Arten“ zugerechnet.

Die Zugehörigkeit zu einer der beiden phänologischen Gruppen spiegelt sich auch im Auftreten der ♂♂: Jeweils mehr als 2/3 der ♂♂ aller „frühen Arten“ wurden vor dem 25. August beobachtet. Dagegen wurden jeweils 2/3 der ♂♂ aller späten Arten ab dem 25. August gezählt. *B. mesomelas*, *B. mendax* und *B. gerstaeckeri* wurden wegen zu geringer Individuenzahlen aus der Analyse der Phänologie der ♂♂ ausgeschlossen.

Faßt man die „früh“ und „spät“ auftretenden Arten zusammen, sind deutliche phänologische Unterschiede nachweisbar (Abb. 3.10). Ab Ende Juli wurden die ♀♀ und ♀♀ der frühen Arten seltener. ♂♂ der frühen Arten stellten Anfang bis Mitte August über 70% aller beobachteten Hummelmännchen. Ab Ende August gehörten dagegen weniger als 10% aller ♂♂ zu dieser Artengruppe. 1995 konnten ab Ende August nur mehr vereinzelt Hummeln beobachtet werden. Deshalb waren auch die dargestellten phänologischen Trends weniger deutlich.

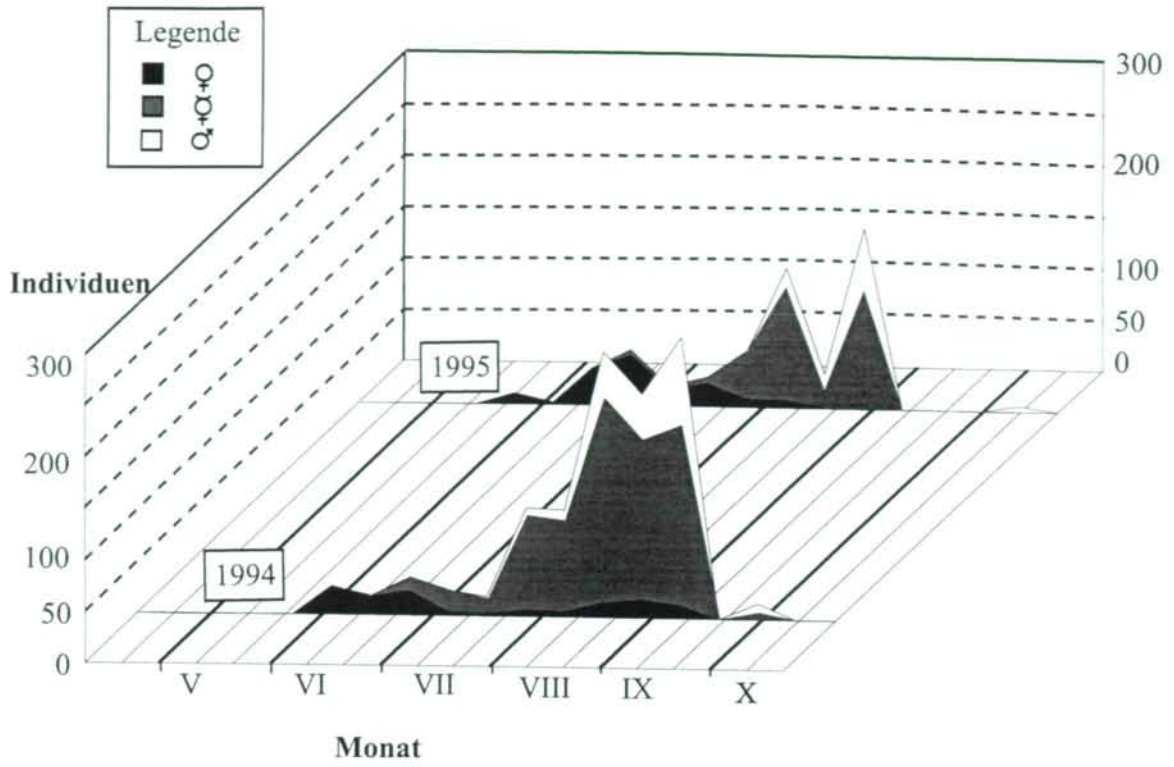


Abb. 3.8: Phänologie der Hummelgemeinschaft 1994 und 1995.

Fig. 3.8: Phenology of the bumblebee community in 1994 and 1995.

Individuen

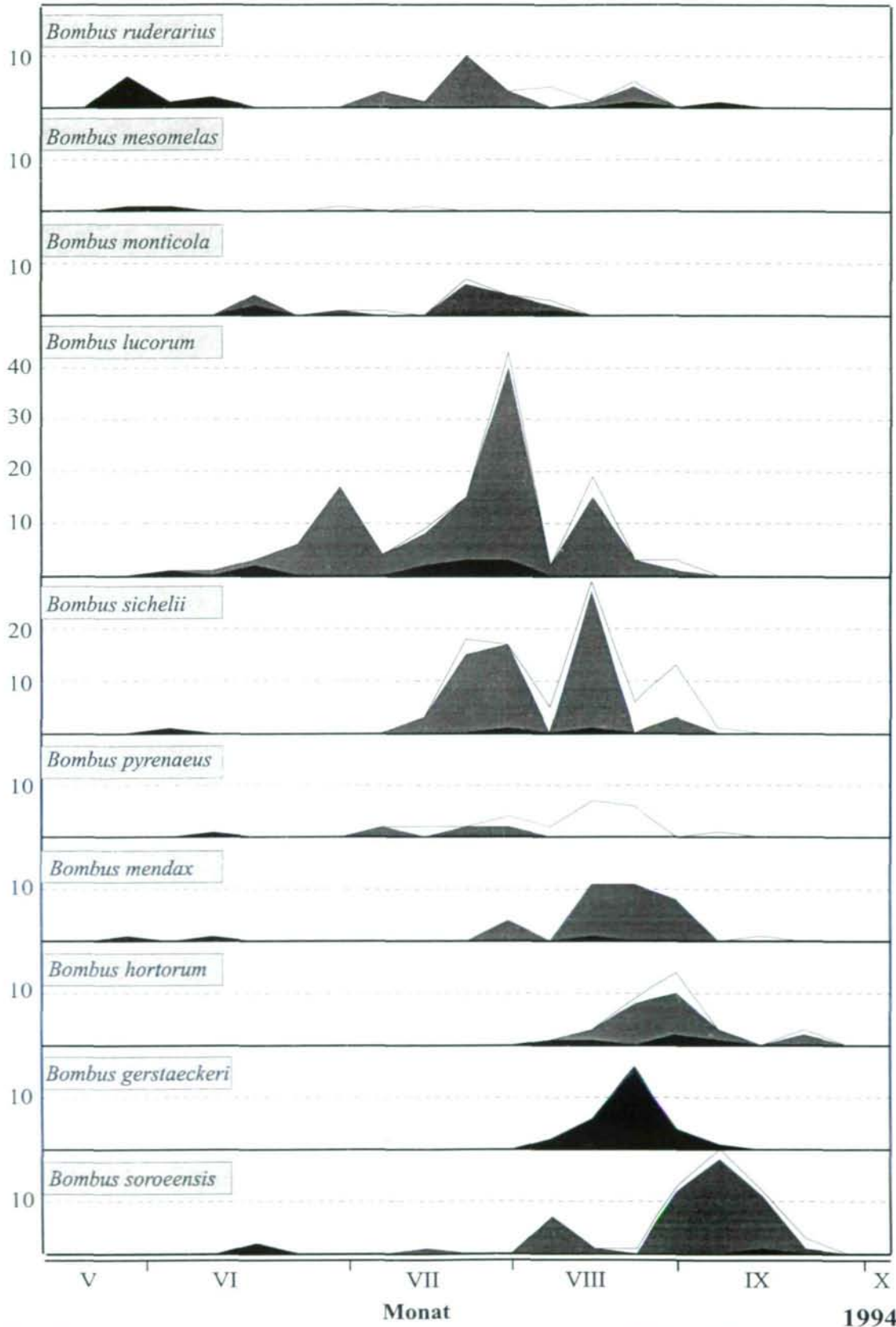
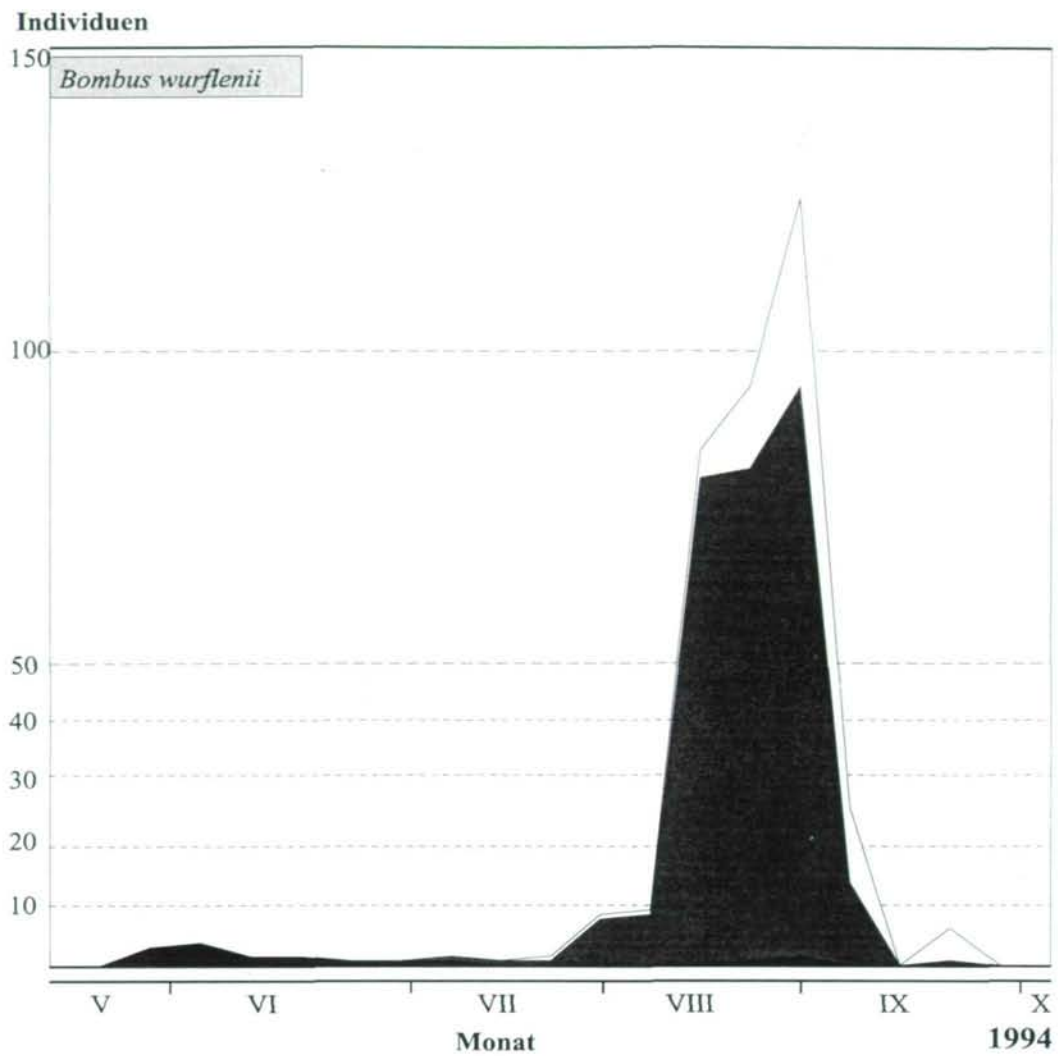


Abb. 3.9.a: Phänologie der häufigeren Hummelarten des Untersuchungsgebietes: 1994.

Fig. 3.9.a: Phenology of common bumblebee species of the study area: 1994.



Individuen

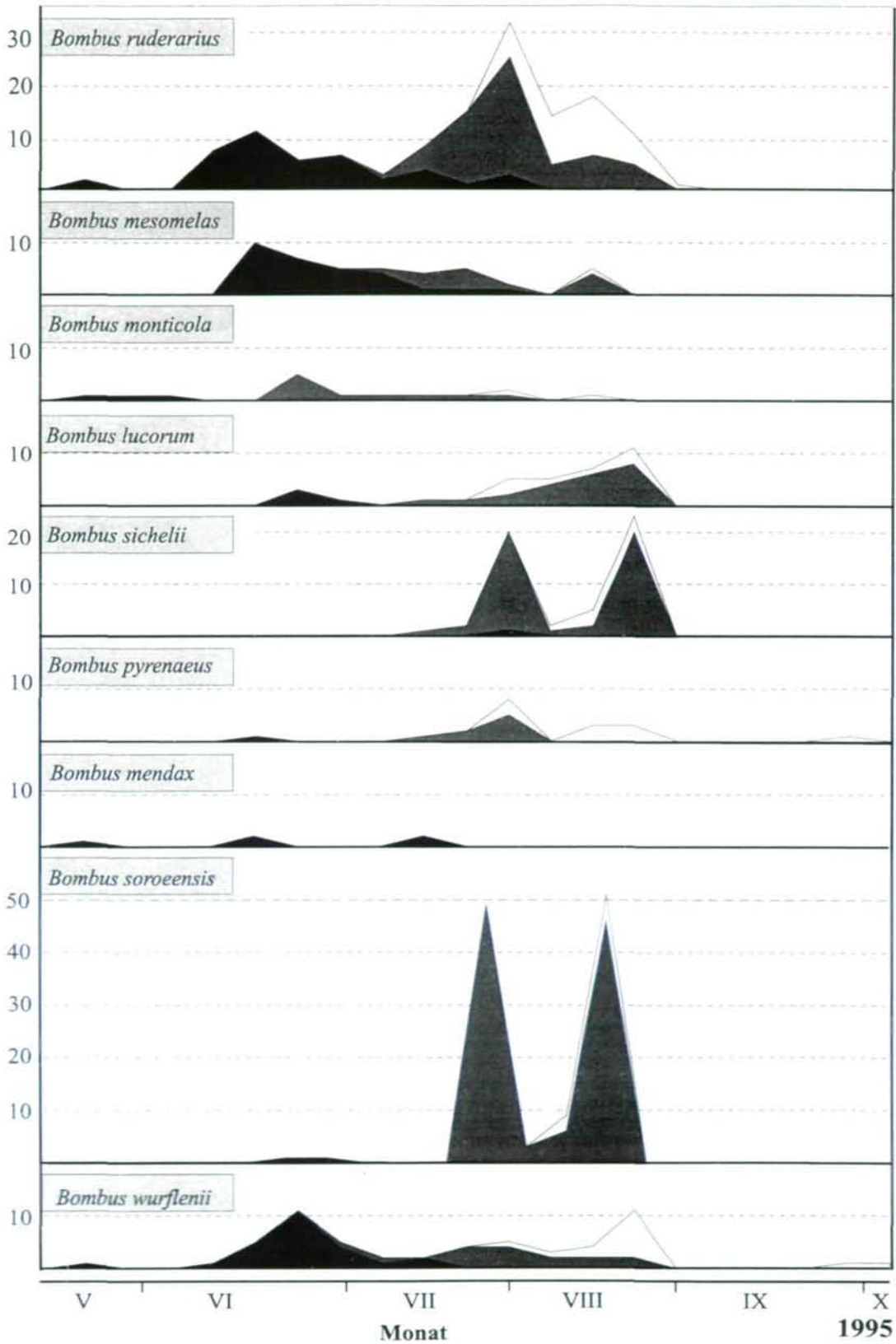


Abb. 3.9.b: Phänologie der häufigeren Hummelarten des Untersuchungsgebietes: 1995.

Fig. 3.9.b: Phenology of common bumblebee species of the study area: 1995.

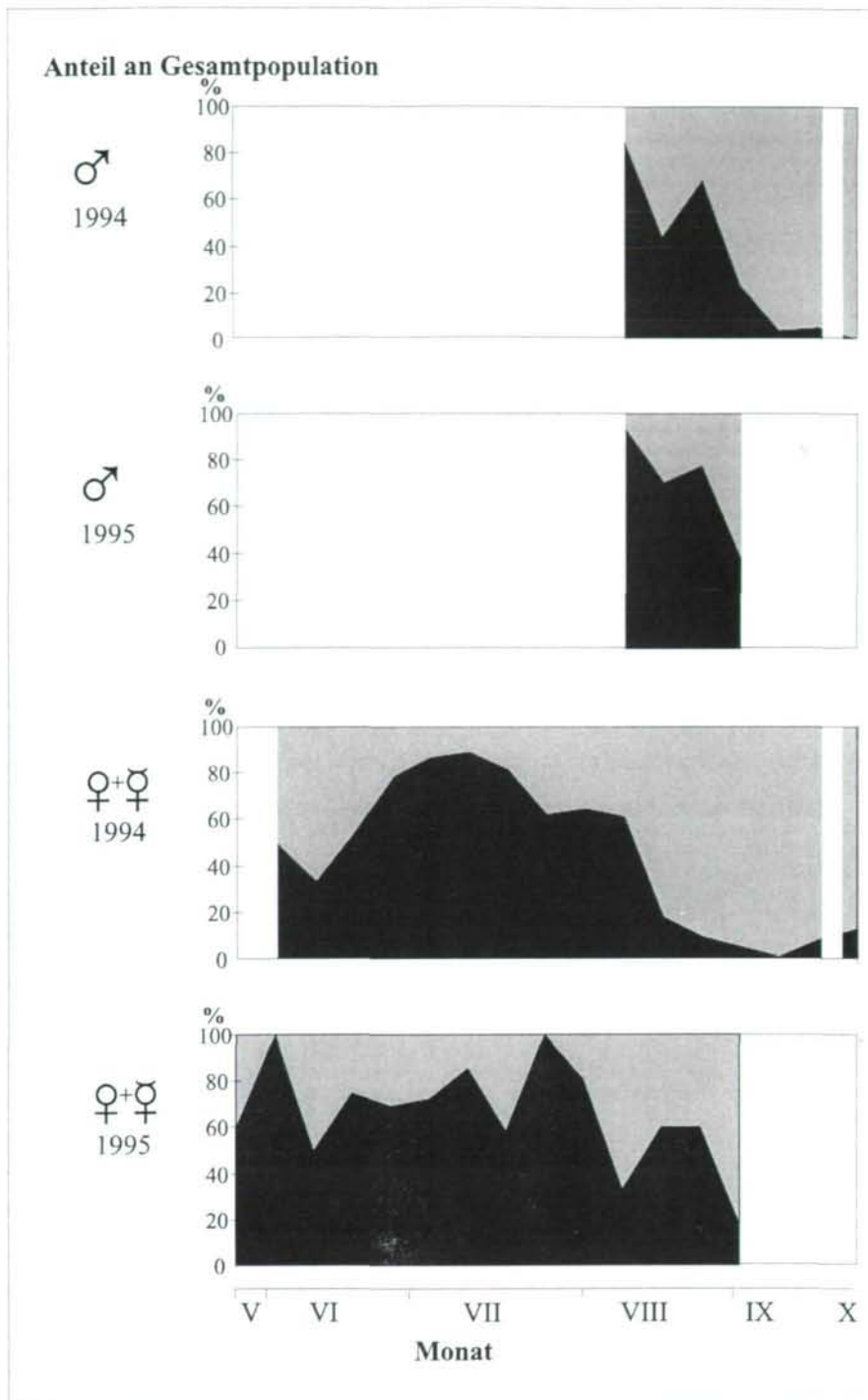


Abb. 3.10: Phänologische Unterschiede der frühen und späten Arten im Untersuchungsgebiet. Nur Untersuchungstage mit insgesamt mindestens fünf Hummelbeobachtungen berücksichtigt.

- : „frühe“ Arten (*B. lucorum*, *B. mesomelas*, *B. monticola*, *B. pratorum*, *B. pyrenaicus*, *B. ruderarius*)
- : „späte“ Arten (*B. gerstaeckeri*, *B. hortorum*, *B. mendax*, *B. sichelii*, *B. soroeensis*, *B. wurflenii*)

Fig. 3.10: Phenological differences of the early and late species in the study area. Only days with more than five bumblebee recordings are taken into account.

- : „early“ species (*B. lucorum*, *B. mesomelas*, *B. monticola*, *B. pratorum*, *B. pyrenaicus*, *B. ruderarius*)
- : „late“ species (*B. gerstaeckeri*, *B. hortorum*, *B. mendax*, *B. sichelii*, *B. soroeensis*, *B. wurflenii*)

3.3.7. Populationsschwankungen

Aus Abb. 3.11 sind die deutlichen Populationsschwankungen bei einigen Hummelarten zwischen den beiden Untersuchungsjahren erkennbar. Bei einer Reihe von Arten waren 1995 z.T. erheblich niedrigere Individuenzahlen festzustellen als 1994 (Abb. 3.11) und auch die Dominanzen einiger Arten variierten zwischen beiden Jahren stark. 1994 war *B. wurflenii* hochdominant (Tab. 3.4). Dagegen wiesen 1995 *B. soroeensis* und *B. ruderarius* die größten Abundanzen auf und die Dominanz von *B. wurflenii* auf der Tauern-Nordseite war deutlich geringer. *B. hortorum*, *B. mendax* und *B. gerstaeckeri* waren nur 1994 häufiger.

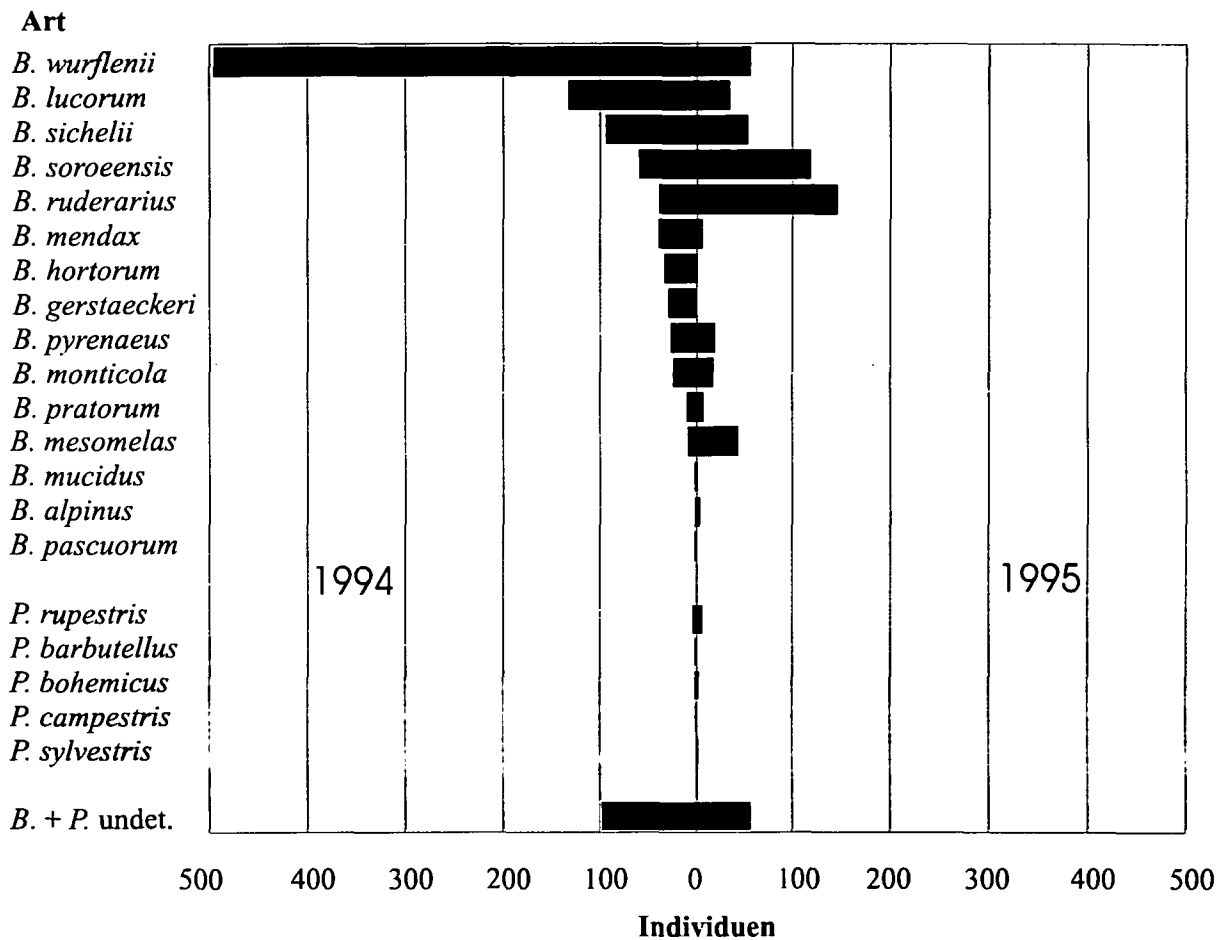


Abb. 3.11: Häufigkeit der Hummelarten 1994 und 1995.

Fig. 3.11: Abundances of the bumblebee species in 1994 and 1995.

Letztere Art konnte 1995 im Untersuchungsgebiet überhaupt nicht nachgewiesen werden. Die starken Bestandesrückgänge dieser Arten entfallen zum Großteil auf den 1995 gegenüber 1994 verminderten Besuch der Untersuchungsfläche 2 aufgrund des frühen Wintereinbruchs. Andere Arten zeigten eine umgekehrte Bestandsentwicklung: 1995 nahmen nicht nur der relative Anteil sondern auch die Individuenzahlen von *B. mesomelas* und *B. ruderarius* auf der Südseite und *B. soroeensis* sowohl auf Nord- wie Südseite um mehr als 100% zu. Relativ gleichbleibende Dominanzwerte wiesen *B. sichelii*, *B. pyrenaeus*, *B. monticola* und *B. pratorum* auf. Kaum eine dieser Arten stellten aber einmal auf einer Fläche zu einem Zeitpunkt 10% der Hummelgemeinschaft. Nur insgesamt 17 Individuen an

Schmarotzerhummeln wurden beobachtet. Das entspricht 1,11% aller Hummelbeobachtungen, bei denen die Art festgestellt werden konnte (n = 1527).

Tab. 3.4: Dominanzen der häufigen Arten in den beiden Untersuchungsjahren.

Table 3.4: Dominance of the common species in both years of investigation.

Art	Nord+Südseite		Südseite		Nordseite		n (Süd)		n (Nord)	
	1994	1995	1994	1995	1994	1995	1994	1995	1994	1995
<i>B. wurflenii</i>	48,91%	10,29%	17,14%	9,89%	57,23%	10,74%	36	27	459	26
<i>B. soroeensis</i>	6,03%	23,11%	6,19%	5,86%	5,99%	42,56%	13	16	48	103
<i>B. ruderarius</i>	3,85%	28,35%	16,67%	52,75%	0,50%	0,83%	35	144	4	2
<i>B. lucorum</i>	13,64%	7,19%	23,81%	2,56%	10,97%	12,40%	50	7	88	30
<i>B. sichelii</i>	9,29%	10,29%	13,33%	3,30%	8,23%	18,18%	28	9	66	44
<i>B. mesomelas</i>	0,40%	8,35%	1,90%	15,75%			4	43		
<i>B. pyrenaicus</i>	2,67%	3,69%	7,14%	1,47%	1,50%	6,20%	15	4	12	15
<i>B. monticola</i>	2,37%	3,30%	2,86%	2,93%	2,24%	3,72%	6	8	18	9
<i>B. mendax</i>	3,66%	1,17%	0,95%	0,37%	4,36%	2,07%	2	1	35	5
<i>B. hortorum</i>	3,26%	0,19%		0,37%	4,11%			1	33	
<i>B. gerstaeckeri</i>	2,87%				3,62%				29	
<i>B. pratorum</i>	0,99%	1,36%	4,29%	2,20%	0,12%	0,41%	9	6	1	1
<i>B. mucidus</i>	0,69%	0,39%	2,86%	0,37%	0,12%	0,41%	6	1	1	1
übrige <i>Bombus</i> spp.	0,59%		0,95%		0,50%	1,24%	2		4	3
Σ Psithyrus spp.	0,79%	1,75%	2,86%	2,20%	0,48%	1,24%	4	6	4	3
<i>Bombus</i> spp. undet.							63	34	35	22
Σ Individuen							273	307	837	264

3.3.8 Zahlenverhältnis von Königinnen, Arbeiterinnen und Männchen

Auch das Verhältnis der Individuenzahlen der drei Kasten zueinander variierte zwischen beiden Untersuchungsjahren und zwischen Flächen der Tauern-Nord- und Südseite stark (Abb. 3.12, Tab. 3.5). Wiederum war Untersuchungsfläche 2 für einen beträchtlichen Teil der Differenz verantwortlich. Doch auch, wenn man die Daten dieser Fläche aus der Analyse herausnimmt, bleibt das Verhältnis von ♀ : ♂ 1994 mehr als doppelt so hoch wie 1995. Bei Ausschluß der Daten von Untersuchungsfläche 2 kamen auf eine beobachtete Königin im Mittel beider Jahre 1,35 ♂♂ und 0,70 ♂♂. Die Zahlenverhältnisse der Kasten auf den Flächen nördlich des Hochtors glichen dann weitgehend denen auf der Tauern-Südseite. Für diese Auswertung wurden nur Königinnen berücksichtigt, die vor dem 10. August beobachtet wurden. Denn Königinnen sind teilweise als Jungtiere im Herbst vor der Überwinterung im Freiland zu finden und dann als potentielle Nestgründerinnen im Frühling wieder. Bei

Zusammenfassung der Frühlings- und Herbstbeobachtungen würde der Anteil der Königinnen überschätzt.

Tab. 3.5: Zahlenverhältnisse der einzelnen Hummelkasten. ♀ ♀ wurden nur berücksichtigt, wenn sie vor dem 10. August beobachtet werden konnten.

Table 3.5: Ratios of the bumblebee castes. ♀ ♀ were only taken into account, if they were observed before Aug. 10.

Untersuchungsflächen				
Jahr	♀	♂	♂	n
1994	1	8,83	2,32	1057
1995	1	1,96	0,65	566
1994+1995	1	4,41	0,99	1623
Lage (Tauern-Nord- [N] bzw. Südseite [S])	♀	♂	♂	n
N	1	13,18	2,89	996
S	1	1,42	0,69	565

Ohne Untersuchungsfläche 2				
Jahr	♀	♂	♂	n
1994	1	2,21	1,20	348
1995	1	0,94	0,45	364
1994+1995	1	1,37	0,71	712
Lage (Tauern-Nord- [N] bzw. Südseite [S])	♀	♂	♂	n
N	1	1,20	0,79	147

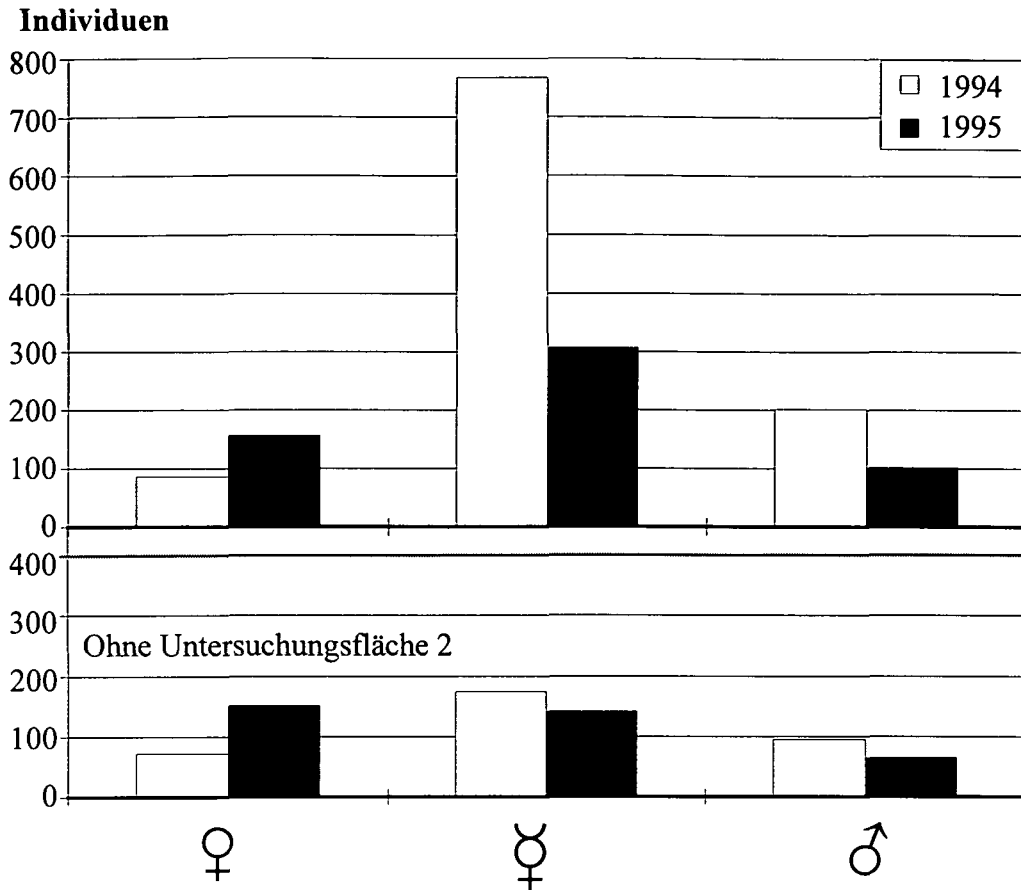


Abb. 3.12: Anzahl der ♀♀, ♀♂ und ♂♂ auf allen Untersuchungsflächen 1994 und 1995.
 Fig. 3.12: Numbers of ♀♀, ♀♂ and ♂♂ on all study plots 1994 and 1995.

3.4. Diskussion

3.4.1. Artenspektrum

Hummeln haben einen Verbreitungsschwerpunkt in kalten und gemäßigten Gebieten. So nimmt im Gegensatz zu anderen Bienengruppen die Artenzahl mit steigender Meereshöhe und mit steigender geographischer Breite über einen weiten Bereich nicht ab (RANTA 1982). Die Alpen sind als reich an Hummelarten bekannt (PITTIONI 1937, AMIET 1996). 17 *Bombus*- und 6 *Psithyrus*-Arten konnten über 1900 m NN im Untersuchungsgebiet mit 6,7 km Abstand zwischen den entferntesten Untersuchungsflächen nachgewiesen werden. Das Gesamtgebiet unter Einbeziehung der angrenzenden Täler beherbergt 28 Hummel- und Schmarotzerhummelarten, das sind 62 Prozent der 45 in Österreich nachgewiesenen Hummelarten (SCHWARZ et al. 1996). Die Artenzahlen aus nahe gelegenen Untersuchungsgebieten (PITTIONI 1937, FRANZ 1943, 1982, SCHEDL 1982, VOITH 1985, KOSIOR 1992) werden in dieser Untersuchung übertroffen (Tab. 3.6). Dabei sind die Daten bei KOSIOR (1992) mit Vorsicht zu beurteilen, da bei einigen Arten die Determination zweifelhaft erscheint.

Tab. 3.6: Artenzahlen regionaler Hummelgemeinschaften in einigen Gebieten Europas und Nordamerikas.

Table 3.6: Species numbers of regional bumblebee communities in some areas of Europe and N-America.

Gebiet	Hummelarten	Quelle
Pulawy (PL)	15	aus RANTA (1983)
Lublin (PL)	15	aus RANTA (1983)
Gdansk - Pomors (PL)	16	aus RANTA (1983)
Erlangen (D)	14	aus RANTA (1983)
Cuxhaven (D)	13	aus RANTA (1983)
Salzburg - Alpenvorland (A)	17	NEUMAYER (1992)
Mekrijärvi (SF)	11	aus RANTA (1983)
Karila (SF)	12	TERÄS (1985)
Lammi (SF)	12	TERÄS (1985)
Beartooth Plateau, Montana (USA)	11	BAUER (1983)
Michigan (USA)	13	aus RANTA (1983)
Crested Butte - Colorado (USA)	12	PYKE (1982)
Gasteinertal (A)	27	KOSIOR (1992)
Ötztaler Alpen (A)	16	SCHEDL (1982)
Berchtesgadener Alpen (D)	21	VOITH (1985)
Hohe Tauern (A)	19 (nur <i>Bombus</i>)	PITTIONI (1937)
Kantabrisches Gebirge (E)	31	OBESO (1992)

Von den alpinen Hummelarten war nur *B. jonellus* nicht im Untersuchungsgebiet zu finden. Diese Art ist in Mitteleuropa allgemein selten und stellt spezielle Habitatsprüche (HAGEN 1988). Sie kommt nur sehr zerstreut vor und wurde bisher fast ausschließlich in Mooren nachgewiesen. Zehn der nachgewiesenen Arten sind als Gebirgs- und Hochgebirgsarten bekannt (*B. alpinus*, *B. cryptarum*, *B. gerstaeckeri*, *B. mendax*, *B. mesomelas*, *B. monticola*, *B. mucidus*, *B. pyrenaeus*, *B. sichelii*, *B. soroensis*, *B. wurflenii*). Die sechs anderen *Bombus*-Arten (*B. hortorum*, *B. hypnorum*, *B. lucorum*, *B. pascuorum*, *B. pratorum* und *B. ruderarius*) sind auch im Flachland weit verbreitet. *B. hortorum*, *B. lucorum*, *B. ruderarius* und *B. pratorum* besitzen eine weite Höhenamplitude ihrer Verbreitung (vgl. VOITH 1985, HAGEN 1988). Die übrigen Arten sind dagegen eher Zufallsgäste, die in den untersuchten Höhenbereichen nur ausnahmsweise vorkommen und alle (!) von den dichten *Aconitum napellus* s.l.- Beständen auf Untersuchungsfläche 2 am Ende der Blühsaison angezogen wurden. In diesen wurden äußerst hohe Hummelabundanzen festgestellt und die Tiere dürften aus weitem Umkreis zugeflogen sein. Von den Schmarotzerhummeln sind nur *P. flavidus* und *P. quadricolor* auf die Gebirgsregionen beschränkt, während die anderen auch im Flachland vorkommen, auch wenn z.B. *P. rupestris* im Gebirge einen Verbreitungsschwerpunkt hat (AMIET 1996). Außerhalb des Untersuchungsgebietes konnten unter 1900 m NN im Fuscher und Seidlwinkltal sowie im Oberen Mölltal durch die Höhentransektbegehungen bzw. durch Museumsbelege folgende weitere Arten nachgewiesen werden: *B. lapidarius* (L.), *B. humilis* (ILL.), *B. sylvarum* (L.), *B. argillaceus* (SCOP.) (FRANZ 1948) und *P. norvegicus* (SP-SCHN.).

Die sechs nachgewiesenen *Psithyrus*-Arten sind auf bestimmte Hummelarten als Wirte angewiesen. Nach Angaben aus der Literatur (LØKEN 1973, 1984, HAGEN 1988, AMIET 1996) sind die in Tab. 3.7 angeführten Beziehungen bekannt. Die Wirtsarten aller nachgewiesenen *Psithyrus*-Arten kamen im Untersuchungsgebiet vor und nisteten auch über der Waldgrenze. Allerdings waren sie mit 1,01% Anteil an der gesamten Hummelgemeinschaft ziemlich selten

Tab. 3.7 Im Untersuchungsgebiet vorkommende *Psithyrus*-Arten und deren Wirte.Table 3.7 *Psithyrus* species occurring in the study area and their bumblebee hosts.

Schmarotzerhummelart	Wirtsart
<i>P. barbutellus</i>	<i>B. hortorum</i>
<i>P. bohemicus</i>	<i>B. lucorum</i>
<i>P. campestris</i>	<i>B. pascuorum</i>
<i>P. flavidus</i> ssp. <i>alpium</i>	<i>B. monticola</i> ssp. <i>hypsophilus</i>
<i>P. quadricolor</i>	<i>B. soroeensis</i> ssp. <i>proteus</i>
<i>P. rupestris</i>	<i>B. sichelii</i> ssp. <i>alticola</i>

Der große Artenreichtum des Gesamtgebietes läßt sich zum einen durch den hohen Bearbeitungsgrad des Glocknergebietes erklären. Zusätzlich zu dieser Untersuchung gibt es relativ umfangreiches aufgearbeitetes Museumsmaterial (Naturhistorisches Museum, Wien; Zoologische Staatssammlung, München; Oberösterreichisches Landesmuseum-Biologiezentrum, Linz; Haus der Natur, Salzburg). Andere Untersuchungen (PITTIONI 1937, FRANZ 1943, 1982, SCHEDL 1982) stützten sich zum Teil auf wesentlich kleineres Datenmaterial. Dazu kommt jedoch, daß das Untersuchungsgebiet außerordentlich vielgestaltig ist:

- Es umfaßt alle Höhenstufen bis zur Nivalregion. In Gebirgen kommen in einem relativ kleinen Gebiet Arten des Flachlandes und Gebirgsarten nebeneinander vor. (PITTIONI 1937, AMIET 1996)
- Es umfaßt Flächen südlich und nördlich des Alpenhauptkammes. Drei Arten (*B. alpinus*, *B. ruderarius*, *B. mesomelas*) waren nördlich des Alpenhauptkammes deutlich seltener oder überhaupt nicht anzutreffen
- Es umfaßt eine anderswo kaum anzutreffende Vielfalt an Biotopen. Flächen mit basischen und sauren Böden und jeweils charakteristischem Blütenpflanzenangebot kommen nebeneinander vor. Neben beweideten Flächen bestehen noch großflächige Bergmähder. Das kleinräumige Mosaik aus Flächen verschiedener Höhenlage und Exposition führt zu komplexen zeitlich-räumlichen Mustern des Ressourcenangebotes. RANTA & VEPSÄLÄINEN (1981) nehmen an, daß alpine Habitate deshalb mehr Hummelarten beherbergen können (vgl. Tab. 3.6), da es wegen der höheren räumlich-zeitlichen Heterogenität des Ressourcenangebotes weniger Konkurrenz um Nektar und Pollen geben sollte.

3.4.2. Präferenzen für Flächen der Tauern-Nord- bzw. Südseite und für verschiedene Höhenlagen

Für mobile Tiere wie Hummeln spielt weniger die kleinräumige Exposition von Flächen eine Rolle als vielmehr die Lage im Gebirgsrelief. Arealgrenzen am Tauernhauptkamm und verschiedene Gemeinschaftsstrukturen nördlich und südlich davon finden sich bei verschiedenen Tiergruppen (ILLICH & WINDING 1998, RYRHOLM & HUEMER 1995). Auch die Flächenanteile der Vegetationseinheiten und damit das Blütenangebot variieren zwischen Gebieten nördlich und südlich des Alpenhauptkammes beträchtlich (GREIF 1989, KÖRNER 1989). Drei Hummelarten erreichten am Tauern-Hauptkamm eine Arealgrenze oder zumindest eine Grenze ihrer geschlossenen Verbreitung:

B. mesomelas ist eine charakteristische Art südexponierter Bergwiesen und nördlich des Tauernhauptkammes sowie in den Gebirgszügen nördlich der Hohen Tauern nicht nachgewiesen (vgl. FRANZ 1982, 1943).

B. ruderarius wurde nur in wenigen Exemplaren nördlich des Tauernhauptkammes gefangen. In tieferen Lagen ist diese wärmeliebende Art weit verbreitet. Allerdings erreicht sie auf der Tauern-Nordseite nirgends Höhen wie auf den südseitigen Flächen. Zwischen 1700 m NN und 2100 m NN war *B. ruderarius* auf der Tauern-Südseite die Art mit der höchsten Dominanz (vgl. LEINER 1990) (Abb. 3.4 und 3.11, Tab. 3.4). Unter und über diesem Bereich wurde *B. ruderarius* auch auf der Tauern-Südseite von *B. wurflenii* bzw. *B. lucorum* s.l. (wohl *B. cryptarum* s. Kap. 3.2.2) als den dominantesten Arten abgelöst.

Als dritte Art erreichte *B. alpinus* im Untersuchungsgebiet eine Arealgrenze. Zwar wurden Exemplare an Graten und Gipfeln auch einige hundert Meter nördlich des Alpenhauptkammes festgestellt. Doch kommt diese Art auf der Tauern-Nordseite in weiterer Entfernung vom Alpenhauptkamm nicht mehr vor (AICHHORN mdl.) und ist nördlich des Alpenhauptkammes insgesamt sehr selten, wenngleich sie z.B. im Dachsteingebiet nachgewiesen ist (KUSDAS 1968, eigene Beobachtungen durch PAULUS im August 1998).

Alle übrigen Arten kamen auf der Tauern-Nord- und Südseite vor. Die Häufigkeitsunterschiede sind wegen der großen Populationsschwankungen zwischen beiden Untersuchungsjahren mit Vorsicht zu interpretieren. Einen großen Einfluß übte sicherlich das Blütenangebot aus. So wurden *B. gerstaeckeri* und *B. hortorum* bevorzugt an *Aconitum napellus* s.l. gefunden, der auf den Untersuchungsflächen südlich des Tauern-Hauptkammes nur spärlich vorkam. Auch *B. mendax* und *B. wurflenii* wurden in hohen Dichten auf dieser Pflanze gefunden. Das könnte die größere Dominanz dieser Arten auf der Tauern-Nordseite erklären. Bei geeignetem Blütenangebot dürften alle Hummelarten außer *B. ruderarius*, *B. mesomelas* und *B. alpinus* regelmäßig nord- und südseits des Tauern-Hauptkammes vorkommen.

Die Höhenpräferenz spielte für die Nischentrennung ebenfalls eine deutliche Rolle (vgl. SCHEDL 1982, KOSIOR 1992, OBESO 1992). Keine Hummelart kam über den ganzen untersuchten Höhengradienten von 1500 m NN bis über 2900 m NN vor (Abb. 3.3). Arten tieferer Lagen erreichen nicht einmal 1500 m NN (VOITH 1985). Sowohl die Lage im Geländere relief wie auch die Höhenlage wirken in erster Linie wohl über kleinklimatische Unterschiede auf Organismen (vgl. DOBESCH 1983). Autökologische Untersuchungen zu Temperatur- und Feuchtepräferenzen könnten hier näheren Aufschluß über die Wirkungsweise dieser Faktoren liefern. Ein möglicher Faktor könnte die Nistplatzwahl sein: *B. ruderarius* und *B. mesomelas*, die bevorzugt bzw. ausschließlich südexponierte Flächen besiedelten, neigen dazu, auch oberirdische Nester zu bauen. Dagegen sind die weitaus meisten Arten im Gebiet obligate Nestbezieher in unterirdischen Mausnestern (AMIET 1996, HAGEN 1988).

Nach den artspezifischen Präferenzen für Flächen in unterschiedlicher Höhe und verschiedener Lage im Geländeprofil lassen sich vier Gruppen an Hummelarten unterscheiden (Abb. 3.5): *B. alpinus* und *B. mendax* stellten als Arten der höchsten Gebirgsregionen eine deutlich abgegrenzte Gruppe dar. Zwar sind von diesen Arten auch tiefere Vorkommen bekanntgeworden, doch liegt der Schwerpunkt ihres Vorkommens eindeutig in der oberen Alpin- und der Subnivalstufe (KUSDAS, 1968, AICHHORN 1972, KOSIOR 1992, RESSL 1995).

Deutlich abgrenzbar war auch die Gruppe mit *B. hortorum* und *B. gerstaeckeri*. Die beiden extrem langrüsseligen Arten wurden fast nur zusammen in den wenigen Eisenhutbeständen

(*Aconitum napellus* s.l.) gefunden. Deshalb entsteht der mit dieser Untersuchung nicht belegbare Eindruck, sie würden auch in ihren Präferenzen für Höhe und Lage im Geländere relief stark übereinstimmen. Eine Auswertung der Daten nur aus den Höhentransektgängen (s. Kap. 3.2.2) könnte diese Verfälschung des Ergebnisses bei spezialisierten Blütenbesuchern verhindern. Allerdings wurden dafür zu geringe Individuenzahlen nachgewiesen. Gerade für die selteneren Arten wären Untersuchungen über längere Zeiten und größere Räume nötig, um genauere Aussagen über ihre Habitatpräferenzen treffen zu können. *B. hortorum* und *B. gerstaeckeri* kommen über einen weiten Höhenbereich vor. Während *B. gerstaeckeri* jedoch auf die Gebirgsregionen beschränkt ist (AMIET 1996, EBMER 1995) und die tiefsten Fundpunkte bei 900 m NN liegen (z.B. Ennstal, eigene Beobachtungen durch Paulus), ist *B. hortorum* auch im Flachland häufig. Beide dürften im Gebiet bei 2300 m NN ihre absolute Obergrenze erreichen und in tieferen Lagen nisten. *B. mesomelas* stand isoliert. Er wurde nur in einem relativ engen Höhenbereich und nur auf der Tauern-Südseite gefunden.

Übrig blieben zwei Gruppen von Hummelarten (Abb. 3.5): Gruppe 1 wies eine hohe Übereinstimmung der untersuchten Präferenzen für Höhe und Lage im Gebirgsrelief auf, in Gruppe 2 war diese Übereinstimmung geringer. Unter den Arten dieser beiden Gruppen waren jeweils mehrere mit ähnlicher Proboscislänge (HAGEN 1988), was auf ähnliche Ressourcennutzung schließen läßt (INOUYE 1980, BARROW & PICKARD 1984). Unter den fünf Arten in Gruppe 1 befand sich eine Art mit einer langen und eine mit einer mittellangen Proboscis. Die drei übrigen Arten wiesen ebenso wie alle drei Arten von Gruppe 2 eine kurze Proboscis auf.

In Abb. 3.5 sind zudem die selteneren Arten nicht berücksichtigt und *B. lucorum* und *B. cryptarum* nicht getrennt (s. Kap. 3.2.2). Wie sich die Koexistenz der vielen kurzrüsseligen Arten mit ähnlichen Habitatpräferenzen in den Gruppen 1 und 2 (Abb. 3.5) gestaltet, bleibt zu klären. Drei Deutungsmöglichkeiten bieten sich an:

1. Es existieren auch im Hochgebirge phänologische Unterschiede. Allerdings waren alle drei Arten aus Gruppe 2 mit kurzer Proboscis „frühe“ Arten (s. Abb. 3.10). In Gruppe 1 zählten *B. pratorum* zu den frühen, die beiden übrigen zu den späten Arten.
2. Es gibt Unterschiede auf der Ebene Blüte-Insekt auch abseits der Proboscis-Corolla-Relation.
3. Es kommt zu keiner nennenswerten interspezifischen Konkurrenz um Nahrungsressourcen.

In welchen Höhenbereich *B. lucorum* von *B. cryptarum* abgelöst wird, ist unklar. Jedenfalls ist ein breiter Übergangsbereich anzunehmen. Das sympatrische Vorkommen ist eine der Schwierigkeiten, die sich bei der taxonomischen Abgrenzung der Arten aus der *B. terrestris*-Gruppe ergeben (vgl. RASMONT 1984).

3.4.3. Einfluß des Wetters auf die Aktivität der Hummeln

Hummeln werden oft bei sehr widrigen Witterungsbedingungen angetroffen. Trotzdem bevorzugten sie Schönwetter für ihre Sammelflüge (Abb. 3.6 und 3.7, Tab. 3.3). Unter 8°C wurden kaum Blütenbesuche beobachtet. Die weitaus häufigeren Schlechtwettersituationen wurden fast vollständig gemieden (vgl. Abb. 2.6 und 2.7).

Als wechselwarme Tiere brauchen Hummeln eine Mindest-Umgebungstemperatur oder eine hohe Einstrahlung, die ihren Körper aufheizt. Diese Mindestanforderungen liegen bei Hummeln im Vergleich zu anderen blütenbesuchenden Insektenarten sehr niedrig (HEINRICH 1979b),

weil sie ihren Körper aktiv aufheizen können. Zum zweiten brauchen Hummeln aber auch nektar- und pollenliefernde Blüten, wobei der Nektarkonsum für den Eigenverbrauch steigt, je mehr sie ihren Körper aufheizen müssen. Ein Großteil der Blüten ist bei Schlechtwetter aber nicht ausbeutbar, weil entweder der Nektar durch Regen verdünnt ist oder die Blüten sich geschlossen haben. Die aktuelle Nektarproduktion ist zudem abhängig von der Umgebungstemperatur (CORBET, UNWIN & PRYS-JONES 1979, CORBET 1987) und fällt bei den meisten Pflanzenarten bei Schlechtwetter dürrig aus. Pollen wird von den meisten Pflanzenarten überhaupt nur bei Trockenheit abgegeben (CORBET 1990).

Aus diesen Gründen sind die häufig beobachteten Aktivitäten von Hummeln bei Schlechtwetter eindrucksvoll aber nicht repräsentativ. CARTAR & DILL (1990a, 1990b) konnten „risk-sensitive foraging“ bei Hummeln nachweisen. Bei schlechter Versorgungslage nehmen Hummeln nach deren These mehr Risiko bei Sammelflügen in Kauf. Untersuchungen dazu, inwieweit Hummelarten bei Mangel an Reserven noch bei schlechteren Wetterbedingungen sammeln, stehen aus, könnten aber einige widersprüchliche Zufallsbeobachtungen klären. Bei Honigbienen war „risk-sensitive-foraging“ allerdings nicht nachzuweisen (BANSCHBACH & WADDINGTON 1994). Zwischen den einzelnen Arten ließ sich kein signifikanter Unterschied im Grad an Toleranz für niedrige Temperaturen, hohe relative Luftfeuchte oder Niederschläge feststellen.

3.4.4. Phänologie

In den drei Monaten zwischen Anfang Juni und Ende August muß ein ganzer Jahreszyklus einer alpinen Hummelart ablaufen. Ungefähr einen bis zwei (1995) Monate lang waren ♀♀ in größerer Zahl beim Blütenbesuch und bei der Suche nach geeigneten Neststandorten zu sehen. Von der Nestgründung an dauert es mindestens dreieinhalb Wochen, bis die ersten ♂♂ auftreten (vgl. ALFORD 1975). Das frühe Auftreten von ♂♂ im Jahr 1994 kann durch Zuflug aus tiefer gelegenen Nestern verursacht sein. Darauf deutet auch die in diesem Jahr anfangs über längere Zeit ziemlich kleine Zahl an ♂♂ hin. Ab Mitte Juli entwickelte sie sich allerdings in beiden Jahren explosiv (Abb. 3.8). ♂♂ traten vereinzelt schon sehr bald auf, in nennenswertem Anteil aber erst ab August. Kennzeichnend war in beiden Jahren der plötzliche Zusammenbruch der Hummelpopulationen im Herbst, verursacht durch Schlechtwettereinbrüche, die jeweils nur wenige Individuen überlebten. Dies unterscheidet sich auffällig von Befunden aus dem Flachland, wo es meist zu einem allmählichen Ausklingen der Hummelaktivität im Herbst kommt (vgl. NEUMAYER 1992).

Phänologische Kurven wie in Abb. 3.8 sind aus drei Gründen ziemlich unsichere Indikatoren der durchschnittlichen Volkentwicklung der beteiligten Hummelarten:

1. Hummeln fliegen nahrungsreiche Plätze aus relativ großer Entfernung an. Das äußert sich oft in einem Mißverhältnis der Zahlen von Königinnen, ♀♀ und ♂♂ (z.B. *B. gerstaeckeri* und *B. wurflenii* 1994, *B. soroensis* 1995). Denn Flächen, die zu einem Zeitpunkt attraktiv waren, sind es kurze Zeit später oft nicht mehr.
2. Unterschiede im Wetterverlauf können gravierende Folgen für die Entwicklung der Hummelpopulationen haben. Sowohl Größe als auch Entwicklungshöhepunkt eines Nestes sind in hohem Maß Nahrungs- und damit wetterabhängig.
3. Unvorhersehbare Schwankungen des Wetterverlaufes haben gravierende Auswirkungen auf das Ressourcenangebot verschiedener Flächen gerade im Gebirge. Das hat einen wesentlich veränderten Hummelanflug zur Folge. So wurden die hohen Individuenzahlen von Königinnen und ♀♀ von *B. lucorum* und *B. wurflenii* im Spätsommer 1994 großteils

vom reichen Blütenangebot auf Untersuchungsfläche 2 verursacht. 1995, als ein Wintereinbruch Ende August die Blühsaison beendete, wurden diese beiden Arten seltener festgestellt.

Obwohl die maximale Entwicklungszeit für ein Hummelvolk mit ca. drei Monaten ab dem Aktivwerden der Königin und maximal zwei Monaten ab dem Schlüpfen der ersten ♂♂ im Hochgebirge sehr kurz ist, waren doch Unterschiede zwischen den Arten nachweisbar. Eine Gruppe von Arten mit sehr kurzer Entwicklungszeit (Abb. 3.10: „frühe Arten“) stellte ab Anfang August einen zunehmend kleiner werdenden Anteil an sammelnden Tieren (vgl. PULLIAINEN & RANTATUPA 1986). Im letzten Augustdrittel nahm auch der Anteil der ♂♂ aus dieser Artengruppe deutlich ab. Frühe Arten können entweder aus tieferen Regionen zufliegen oder einen kurzen Nestzyklus aufweisen.

Gerade Arten aus der Verwandtschaft von *B. pratorum* (*B. pyrenaicus*, *B. monticola*) aber auch *B. lucorum* (+ *B. cryptarum*) gehören eindeutig zu dieser Gruppe. Sie besitzen eine geringe Staatengröße und beginnen sehr bald mit der Produktion von Geschlechtstieren. So beenden Staaten von *B. pratorum* im Flachland ihren Zyklus oft schon Ende Juni (KÜPPER & SCHWAMMBERGER 1994, vgl. NEUMAYER 1992). *B. mesomelas* und *B. ruderarius* könnten als Bewohner der wetterbegünstigten Südseite etwas früher mit der Eiablage beginnen und so einen schnellen Abschluß des Nestzyklus erreichen. Das vorliegende Datenmaterial ist für einen diesbezüglichen Nachweis allerdings zu klein. Jedenfalls zählt *B. ruderarius* zu den frühesten Arten des Subgenus *Thoracobombus* (LEINER 1990).

3.4.5. Populationsschwankungen

Zwischen den beiden Untersuchungsjahren kam es zu massiven Änderungen der Größe der Hummelgemeinschaft und der Populationsstärke mancher Hummelarten. Zu einem großen Teil waren diese Populationsschwankungen bedingt durch den extrem starken Beflug von Untersuchungsfläche 2 im August und September 1994 (Abb. 3.10). Zu dieser Zeit konzentrierten sich die Hummeln in den wenigen Hochstaudenbeständen, die noch ein Blütenangebot aufzuweisen hatten. Viele der dort anzutreffenden Hummeln dürften aus tieferen Lagen zugeflogen sein. 1995 war dieses Phänomen aufgrund des frühen Wintereinbruches nur rudimentär zu beobachten.

Analysiert man die Daten der übrigen Flächen, zeigt sich, daß ♂♂ und ♀♀ 1994 und 1995 ungefähr gleich häufig waren. Königinnen allerdings waren 1994 (n = 82) nur knapp halb so häufig wie 1995 (n = 152). Für eine genauere Analyse der Bestandesentwicklung ist die Kenntnis des Flächenanteiles der einzelnen Vegetationseinheiten am Gesamtgebiet notwendig (vgl. Kap. 8). Einige kleinflächige Biotope wie Hochstaudengesellschaften können offensichtlich in Zeiten von Ressourcenmangel zu beträchtlichen Massierungen von Hummeln führen. Ohne Berücksichtigung der Flächenausdehnung der Vegetationseinheiten werden die Populationszahlen beträchtlich verfälscht.

Um zu verhindern, daß Zuflug aus tiefer gelegenen Gebieten die Zahlen der Populationsentwicklungen verfälscht, sollte ein Gebiet mit möglichst großer Höhenausdehnung untersucht werden, was jedoch schnell an die Grenze der Praktikabilität stößt. Die Untergrenze des hier untersuchten Gebietes bei 1800 m NN fällt in etwa mit der Waldgrenze zusammen. Wie die vereinzeltten Funde von Honigbienen bis 2500 m NN (eigene Beobachtungen) zeigen, ist trotzdem mit Zuflug von Hummeln aus der montanen Zone zu rechnen. Über das Blüten- und Ressourcenangebot der Bergwaldzone mit den freien Almflächen im Jahresverlauf existieren keine detaillierten Untersuchungen. VOITH (1982)

fand ähnliche Abundanzen wie im Flachland und in dieser Untersuchung. Verstärkter Zuflug in alpine Gebiete ist in den Zeiten mit Nahrungsmangel in tieferen Lagen zu vermuten.

Mögliche Faktoren, die außer dem Zu- oder Abflug zu den starken Schwankungen der Populationszahlen von Hummelarten zwischen verschiedenen Jahren führen können, sind:

- unterschiedliches Ressourcenangebot;
- unterschiedliche Wetterbedingungen, insbesondere verschieden frühes Ende der Blühsaison. Dadurch dürften besonders Arten beeinträchtigt werden, die eine lange Nestentwicklungszeit benötigen (*B. soroeensis*, *B. wurflenii*), bei günstigen Witterungsbedingungen aber individuenreiche Völker bilden;
- unterschiedliches Angebot an unter- bzw. oberirdischen Nistgelegenheiten;
- unterschiedliche Anzahl an überwinterten Königinnen als Produkt der letztjährigen Populationsentwicklung;
- unterschiedliche Parasitierung durch die spezifischen Kuckuckshummeln. Die Parasitierungsrate des Vorjahres wirkt sich auf die Anzahl der produzierten Königinnen aus, während die Parasitierungsrate des laufenden Jahres die Population der Wirtsart mit fortschreitender Saison zunehmend beeinträchtigt. Nicht alle Hummelarten werden von Kuckuckshummeln parasitiert. Der Anteil der *Psithyrus*-Arten war mit 1,11% wesentlich niedriger als bei Untersuchungen in nichtgebirgigen Teilen Mitteleuropas (NEUMAYER 1992: 4,98%, FARNBERGER & PAULUS 1996: 31,89%) und Skandinaviens (TERÄS 1985: 1,44 - 9,91%), aber auch gegenüber Gebieten der Alpen unterhalb der Waldgrenze (VOITH 1985: 3,66%);
- unterschiedliche Parasitierung sammelnder Hummeln verschiedener Arten in verschiedenen Höhenlagen durch Conopiden (vgl. MACFARLANE & PENGELLY 1974, SCHMID-HEMPEL et al. 1990, MÜLLER & SCHMID-HEMPEL 1992);
- unterschiedliche Parasitierung der ober- bzw. unterirdischen Hummelnester in verschiedener Meereshöhe (zu den Feinden der Hummeln s. POUVREAU 1974, 1973). Über höhenabhängige Veränderungen der Prädations- und Parasitierungsraten sind kaum Daten bekannt.

Mit Transektdaten wird nicht die absolute Anzahl der Hummelindividuen erfaßt, da nur ein Teil der Populationen im Freiland anzutreffen ist. ♀♀ sind viel länger sammelnd zu beobachten als ♂♂. Deshalb läßt sich aus Freilandbeobachtungen auch nicht auf das reale Verhältnis von ♀♀ zu ♂♂ erschließen. Man kann allerdings mit gutem Grund annehmen, daß Individuen der einzelnen Kasten verschiedener Arten ähnlich lang leben und zu ähnlichen Prozentsätzen im Freiland beobachtet werden können. Unter dieser Annahme sind die erhaltenen Daten gut geeignet, die Populationsentwicklung innerhalb eines Jahres abzuschätzen und Hummelgemeinschaften verschiedener Gebiete zu vergleichen.

Das Verhältnis von im Freiland beobachteten ♀♀ zu ♂♂ unterscheidet sich zwischen Arten mit kurzer und langer Nestentwicklungszeit beträchtlich. In Gebirgen ist wegen der kürzeren Blühsaison, die das Vorkommen von Arten mit langer Nestentwicklungszeit verhindert (vgl. LØKEN 1977, VOITH 1985), anzunehmen, daß proportional mehr ♀♀ beobachtet werden als ♂♂. In einer Untersuchung im Alpenvorland (NEUMAYER 1992) belief sich das Verhältnis von ♀♀ zu ♂♂ auf 1: 2,38. Es variierte zwischen 1,54 bei *B. pratorum* mit kurzer Nestentwicklungszeit und 3,25 bei *B. pascuorum*, die die längste Nestentwicklungszeit aufwies.

Im Untersuchungsgebiet kamen im Mittel beider Jahre auf ein beobachtetes ♀ 3,54 ♂♂ und 0,95 ♂♂. Schließt man allerdings Untersuchungsfläche 2 mit starkem Zuflug im Herbst aus der Analyse aus, kamen auf ein beobachtetes ♀ nur mehr 1,35 ♂♂ und 0,70 ♂♂. Dieser Wert variierte zwischen den Flächen südlich und nördlich des Tauern-Hauptkammes kaum und blieb auch zwischen den Jahren relativ stabil (Tab. 3.5). Er liegt relativ nahe dem im Flachland gemessenen Wert für *B. pratorum* und bestätigt, daß im Gebirge im Durchschnitt kleinere Hummelvölker mit schnellerer Entwicklung vorkommen als in Tallagen.

Aus der Anzahl im Freiland beobachteter ♀♀ und ♂♂ läßt sich beim derzeitigen Kenntnisstand nicht auf die Erfolgsquote der ♀♀ schließen. TERÄS (1983) fand eine Erfolgsrate von 18% pro jungem ♀. Nimmt man an, daß ein Hummelvolk im Mittel 20 im Freiland anzutreffende Sammlerinnen hervorbringt und daß eine Königin durchschnittlich doppelt so oft beobachtet wird wie eine Arbeiterin, würden die vorhandenen Daten eine Erfolgsrate von ca. 13,5% erwarten lassen. Doch ist zu wenig über durchschnittliche ♂♂-Zahlen erfolgreicher (mit Produktion junger Geschlechtstiere) Hummelstaaten verschiedener Arten bekannt, um die Erfolgsraten genauer angeben zu können.

4. Blütenangebot alpiner Pflanzengesellschaften

4.1. Einleitung

Verschiedene Vegetationseinheiten weisen deutliche Unterschiede der Quantität und der Artenzusammensetzung des Blütenangebots im Jahresverlauf auf (MOLDENKE 1975, KRATOCHWIL 1984a, 1989, NEUMAYER 1992, FARNBERGER & PAULUS 1996). Auch der Anteil der Pflanzen, die von Bienen, Schmetterlingen, Fliegen oder anderen Blütenbesuchern bestäubt werden, variiert zwischen einzelnen Vegetationseinheiten beträchtlich (vgl. KRATOCHWIL 1984a). Hummeln benötigen als soziale Bienen eine ausreichende Energie-(Nektar) und Eiweiß- (Pollen) Versorgung über die gesamte Vegetationsperiode (PRYS-JONES & CORBET 1987). Eine einzelne Vegetationseinheit kann kaum über die gesamte Blühsaison ein ausreichendes Blütenangebot zur Verfügung stellen. Hummeln müssen also ein zeitlich variables Mosaik an ertragreichen und ertragsarmen Flächen nutzen. Gesetzmäßigkeiten im Ablauf der Blühwellen der einzelnen Vegetationseinheiten zu finden, ist Ziel dieses Kapitels. Im Einzelnen stellen sich folgende Fragen:

- Wie groß ist das Blütenangebot der flächenmäßig bedeutendsten Vegetationseinheiten im Jahresverlauf?
- Welchen Anteil stellen die regelmäßig von Hummeln genutzten Pflanzenarten am gesamten Blütenangebot der einzelnen Vegetationseinheiten? Wie ändert sich dieser Anteil im Jahresverlauf, mit der Meereshöhe, mit steigender Hummelabundanz oder steigendem Blütenangebot?

4.2. Material und Methoden

4.2.1. Erfassung des Blütenangebots

Auf jeder Untersuchungsfläche (s. Kap. 2.2.1, Tab. 2.1) wurde eine Teilfläche zur Erhebung des Blütenangebots abgesteckt. Für Untersuchungsflächen mit homogenem Bewuchs maßen

diese 25 m² (Untersuchungsflächen 2 und 8). In inhomogeneren Beständen wurden entweder eine größere Blütenerhebungsfläche (Untersuchungsflächen 4, 10) oder zwei kleinere Teilflächen (Untersuchungsfläche 7) abgegrenzt. Auf Untersuchungsflächen, die einen mehr oder weniger kontinuierlichen Übergang der Vegetation zeigten, wurde ein 2 m breiter Transekt durch die Fläche gelegt (Untersuchungsflächen 1, 3, 5 und 9). Auf allen Untersuchungsflächen (s. Kap. 2.1.) wurde das gesamte Blütenangebot der Blütenerhebungsflächen parallel zur Erfassung des Hummelvorkommens einmal wöchentlich gezählt. 1994 erfolgten 21 und 1995 wegen der längeren Blühsaison 24 Erfassungen. Die ermittelten Werte wurden bei Flächen, die aus den oben erwähnten Gründen (s. Kap. 2.2.1.) weniger als 1000 m² maßen, auf Einheitsflächen von jeweils 1000 m² umgerechnet. Große Mengen kleiner Blüten bzw. Blütenstände (z.B. *Galium*, *Alchemilla*) wurden geschätzt. Die folgenden vier vorkommenden Infloreszenztypen wurden als gleichwertig behandelt:

- (1) Einzelblüten, z.B. *Vaccinium myrtillus*;
- (2) Infloreszenzen, z.B. *Campanula barbata*;
- (3) Synfloreszenzen 1. Ordnung, z.B. *Chaerophyllum hirsutum* ssp. *villarsii*;
- (4) Synfloreszenzen 2. Ordnung, z.B. *Alchemilla* sp.

Für die vergleichende Beschreibung der Blühphänologie ist die verwendete Methode gut geeignet (KRATOCHWIL 1984a). Als Infloreszenz wird hier ein Blütenstand mit unverzweigter Achse bezeichnet, während es bei Synfloreszenzen zu Verzweigungen der Blütenstandsachse in erster bzw. zweiter Ordnung kommt (vgl. SCHMEIL & FITSCHEN 1982). Die dichten Blütenstände von Asteraceen (*Carduus*, *Cirsium*), Campanulaceen (*Phyteuma*), und Dipsacaceen (*Scabiosa*, *Knautia*) sowie der Weiden (*Salix*) wurden ebenfalls den Einzelblüten gleich behandelt. Bei diesen Auszählungen wurden alle Blütenpflanzenarten ohne Gräser erfaßt, unabhängig davon, ob Blütenbesuch durch Hummeln anzunehmen war. Die vollständige Erfassung des Blütenangebotes ist unumgänglich, wenn Wechselbeziehungen zwischen der Blütenbesuchergemeinschaft und dem Blütenangebot untersucht werden. Bei jeder Pflanzenart mit Blütenständen wurden bei jeder Blütenzählung von einem Subsample mit mindestens zehn Exemplaren die Blüten pro Blütenstand ausgezählt. Zur pflanzensoziologischen Charakterisierung der Untersuchungsflächen s. Kap. 2.1.1.

In der weiteren Analyse werden die zehn Untersuchungsflächen sechs Haupt-Vegetationseinheiten zugeteilt:

- Weiderasen
- oxyphiler Bürstlingsrasen: (Untersuchungsflächen 3 und 1 [50%])
- ± basiphiler Weiderasen (Untersuchungsfläche 9),
- Krummseggenrasen und Windheidegesellschaften (Untersuchungsflächen 4 und 6),
- Zwergstrauchgesellschaften (Untersuchungsflächen 1 [50%] und 7),
- Hochstaudengesellschaften (Untersuchungsflächen 2 und 8),
- Goldschwingelrasen (Untersuchungsfläche 10),
- alpine Schuttgesellschaften (Untersuchungsfläche 5).

Die Vegetation auf Untersuchungsfläche 1 war inhomogener verteilt als auf den anderen Untersuchungsflächen (Tab. 2.1). Eine Hälfte bestand aus Zwergstrauchgebüsch, die andere aus einem feuchten Bürstlingsrasen mit eingestreuter Windkantenvegetation. Vor Mitte Juli

blühten fast ausschließlich Zwergsträucher, anschließend nur mehr Arten der Bürstlingsrasen. Deshalb wurde das Blütenangebot von Untersuchungsfläche 1 bis Mitte Juli den Zwergstrauchgesellschaften zugeordnet, nachher den sauren Weiderasen. Die ersten vier Vegetationseinheiten waren auf der Tauern-Nord- und Südseite auf je einer Untersuchungsfläche vorhanden. Die Untersuchungsfläche „alpine Schuttgesellschaft“ befand sich genau am Tauern-Hauptkamm, während die Bergmähder mit Goldschwingelrasen nur südlich davon zu finden sind. Eine vergleichende Beobachtung der Blütenbesuche während aller Begehungen des Gebiets zeigte, daß die meisten und wichtigsten Hummel-Nahrungsflanzen oberhalb der Waldgrenze auf diesen zehn Untersuchungsflächen vertreten waren.

4.2.2. Erfassung wesentlicher Blütenparameter

4.2.2.1. Blumentyp

Die in dieser Arbeit verwendete Klassifikation der Blumentypen richtet sich nach KUGLER (1970), wurde aber leicht modifiziert (Tab. 4.1). Die Zuordnung dieser Blumentypen erfolgt nicht auf systematisch-taxonomischer Ebene, da z.B. viele verschiedene Taxa den Typus „Schiffchenblume“ konvergent entwickelt haben. Die Blumentypen nach KUGLER (1970) sind Funktionstypen. Im konkreten Fall wurden unter Blumentyp 7 alle Blüten mit dichter Blütenstellung und verkürzter Blütenstandsachse klassifiziert. Dazu gehören auch die *Phyteuma*-Arten mit köpfchenförmigem Blütenstand. Das Gleiche ergibt sich bei vielen *Trifolium*-Arten, die nicht mehr dem klassischen Schiffchenblumentyp entsprechen, sondern viel eher als köpfchenförmige Blütenstände von Röhrenblüten anzusprechen sind (WESTERKAMP, mdl.).

Tab. 4.1: Blumentypen.

Table 4.1: Flower types.

Blumentyp	Beschreibung
1	Scheiben- Schalenblumen
2	Trichterblumen
3	Glockenblumen
33	Glöckchenblumen ¹
4	Stieltellerblumen
5	Lippenblumen
6	Schiffchenblumen (orig. bei KUGLER (1970): Schmetterlingsblumen)
7	Köpfchen- und Körbchenblumen
8	Kolbenblumen
9	Pinsel- und Bürstenblumen
10	Insektenfallenblumen

¹ Bei diesen muß ein Insekt von der Größe einer Honigbiene im Unterschied zu echten Glockenblumen nicht in der Blüte verschwinden, um zum Nektar zu gelangen. Blüten dieses Typs wirken wie offene Blumen mit engem Eingang). KUGLER (1970) führte sie unter Blumentyp 3.

4.2.2.2. Blütenfarbe

Blütenfarben entstehen wie alle Farben durch Reflexion der auftreffenden Strahlung im sichtbaren Bereich. Verschiedene Wellenlängen werden unterschiedlich stark reflektiert. Daraus resultieren Reflexionskurven, die für jede Blüte charakteristisch sind (BIEDINGER & BARTHLOTT 1993). Der sichtbare Bereich hat für verschiedene Tierarten unterschiedliche Ober- und Untergrenzen. Bienen können kürzerwellige Strahlung wahrnehmen, als sie Menschen sehen können (vgl. PROCTOR, YEO & LACK 1996), weshalb die UV-Reflexion der Blüten zu berücksichtigen ist. Andererseits können Bienen Rot nicht als Farbe sehen (DAUMER 1958). Jene Wellenlängen, für die ein Tier Sensitivitätsmaxima aufweist, bilden die Grundfarben. Für Honigbienen ist trichromatisches Sehen nachgewiesen (FRISCH 1914, HELVERSEN 1972, MENZEL & BACKHAUS 1991, CHITTKA 1992, CHITTKA et al. 1994), was wohl für die meisten anderen Bienenarten ebenfalls zutreffen dürfte und auch für Hummeln anzunehmen ist (CHITTKA & LUNAU 1992).

Tab. 4.2: Blütenfarben im menschlichen Spektrum und im für Bienen sichtbaren Spektrum. Die genaue Lage des Sensitivitätsmaximums in einem Farbbereich hat wenig Auswirkungen (KEVAN 1978), weil von Farbrezeptoren immer größere Wellenlängenbereiche wahrgenommen werden.

Table 4.2: Flower colours in the perceptual spectra of man and bee. The exact position of the maximum sensitivity in a colour region has only small effects (Kevan 1978), as colour receptors always perceive broader wavelength ranges.

Farbkomponenten	Bienenfarben	menschliches Spektrum
UV	UV	/
Blau	Blau	Blau
Blau+Rot	Blau	Purpur
Blau+Rot+UV	Blau+UV	Purpur
Blau+UV	Blau+UV	Blau
Grün	Grün	Grün
Grün+Rot	Grün	Gelb
Grün+UV	Grün+UV	Grün
Grün+Rot+UV	Grün+UV	Gelb
Grün+Blau+UV	Grün+Blau+UV	Türkis
Grün+Blau	Grün+Blau	Türkis
Grün+Blau+Rot+UV	Grün+Blau+UV = Bienenweiß	Weiß
Rot	/	Rot
UV+Rot	UV	Rot

Für andere Blütenbesucher wurde zum Teil eine andere Anzahl an Sensitivitätsmaxima nachgewiesen, bis zum pentachromatischen Sehen mancher Schmetterlinge (ARIKAWA, INOKUMA & EGUCHI 1987). Die Angaben zu den Blütenfarben und zur UV-Reflexion wurden folgender Literatur entnommen: BIEDINGER & BARTHLOTT (1993), BURR & BARTHLOTT (1993), BURR, ROSEN & BARTHLOTT (1995). Diese Arbeiten dokumentieren die Blütenfarben sowie die UV-Reflexion der Blüten einer Vielzahl mitteleuropäischer Pflanzenarten. Letztere wird auf einer siebenteiligen Skala von 1 (vollkommene UV-Absorption) bis 7 (starke UV-Reflexion) quantifiziert. Auch das Auftreten von UV-Mustern und von speziellen Glanzeffekten im UV-Bereich wird in der angeführten Literatur vermerkt. UV-Reflexion wird konstatiert, wenn der Reflexionswert mindestens 3 auf der siebenteiligen Skala beträgt. Auch das Vorhandensein von UV-Mustern wird als UV-Reflexion gewertet. Als Blütenfarbe wird in

dieser Arbeit die Grundfarbe der Blüte verstanden, ohne Berücksichtigung kleinerer andersfarbiger Partien. Arten, die in den oben genannten drei ausführlichen Werken über UV-Reflexion von Angiospermenblüten nicht untersucht wurden, wurden in der Regel nicht in die Auswertung einbezogen. Davon wurden zwei Ausnahmen gemacht.

- Wenn mehrere Arten einer Gattung (z.B. bei *Veronica*, *Androsace*) mit gleicher Blütenfarbe sehr ähnliche UV-Reflexionswerte aufweisen (maximaler Unterschied von 1 auf der siebenteiligen Skala), dann wurde die UV-Reflexion für eine zusätzliche Art als Mittel der Werte der Arten mit bekanntem UV-Reflexionswert berechnet.
- Bei einigen nahe verwandten Arten bzw. Zwillingarten mit übereinstimmender Blütenfarbe im menschlichen Spektrum (z.B. *Cirsium oleraceum* und *C. spinosissimum*, *Leontodon hispidus* und *L. helveticus*), von denen nur von einer der UV-Reflexionswert bekannt ist, wurde der gleiche Wert für die zweite Art angenommen. Ein Überblick über verschiedene Gattungen zeigt, daß bei Arten eines Genus mit gleicher Farbe in den allermeisten Fällen auch die Werte der UV-Reflexion ähnlich sind. Im Anhang 1 sind die Blütencharakteristika und die Datenquellen für die Werte der UV-Reflexion aufgelistet.

4.2.2.3. Corollalänge

Der Corolladurchmesser wurde alle 5 mm, ausgehend von der Blütenbasis gemessen (vgl. Abb. 6.1). Bei im Schnitt nicht runder Corolla wurde der Mittelwert aus Höhe und Breite errechnet, da die Röhre aller Blüten mehr oder weniger dehnbar ist. Hummeln können sich durchaus in enge Blüten zwängen und die Röhre verformen. In Trichter- und Glockenblumen mit starrem Griffel (z.B. *Gentiana* sp., *Campanula* sp.) wurde die effektive Breite als halbe Entfernung von der Wand der Blumenkronröhre bis zum Griffel gemessen, da dieser sich kaum wegdrücken läßt.

Bisherige Messungen der Corollalänge nahmen als Endpunkt der Blumenkronröhre die Stelle, wo die Röhre in den Schauapparat der Blüte übergeht. Der Corolladurchmesser kann an dieser Stelle bei verschiedenen Pflanzenarten jedoch sehr verschieden groß sein. Deshalb wurde die Corollalänge hier objektiv als der Punkt bestimmt, an dem der Durchmesser der Blumenkronröhre 2 mm erreicht. Bei Blüten, deren Öffnung kleiner als 2 mm ist oder deren Röhre durchgehend einen größeren Durchmesser als 2 mm hat (*Aconitum* sp.), wurde die Länge vom Beginn der Röhre weg gemessen. Dieser unvermeidliche Kompromiß bei einigen wenigen Pflanzenarten beeinträchtigt die Objektivität der Messung. Denn die Corollalänge von Blüten, die Hummeln schon bei den Mandibeln zurückhalten (z.B. *Myosotis* sp.) lassen sich funktional nicht mit Corollalängen vergleichen, die Hummeln am Kopf oder erst am Thorax zurückhalten (z.B. *Aconitum* sp.). Für die Bestimmung der für jede Hummelart nutzbaren Blüten müssen deshalb Kopf- und Corolladurchmesser auf der ganzen Länge verglichen werden (s. Kap. 6.2.2). Zum Vergleich für einige nicht gemessene Blüten wurden Literaturdaten der Corollalängen herangezogen (BRIAN 1957, TERÄS 1985, WERTH 1941), doch lagen für alle häufig von Hummeln besuchten Pflanzenarten Meßdaten vor.

4.2.3. Statistik

Zum Mittelwertsvergleich wurden nach vorherigen F-Test t-Tests für gleiche und ungleiche Varianzen ausgeführt. Für die Errechnung von Korrelationen wurde der Pearson'sche Korrelationskoeffizient verwendet.

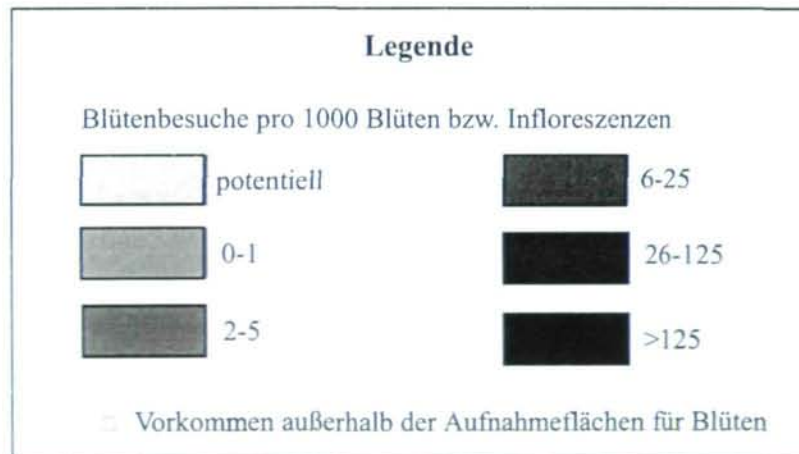
4.3. Ergebnisse

4.3.1. Artenspektrum und Phänologie

Auf den Untersuchungsflächen konnten insgesamt 161 Blütenpflanzenarten (s. Anhang 4.1) nachgewiesen werden. Von diesen wurden 67 Arten (41,61%) zumindest ein Mal von Hummeln besucht. 30 Arten (18,63%) erhielten insgesamt mindestens drei Hummelbesuche. Abb. 4.1 zeigt die Phänologie sämtlicher im Untersuchungsgebiet festgestellter Blütenpflanzenarten in beiden Untersuchungsjahren. Die meisten Arten zeigten nur einen Blühgipfel. Nur Arten, die über einen weiten Höhenbereich vorkamen oder auf Untersuchungsflächen nördlich und südlich des Tauern-Hauptkammes blühten, wiesen manchmal zwei Blühgipfel auf. Die Reihenfolge der Blühzeit änderte sich zwischen den beiden Untersuchungsjahren zum Teil deutlich. Der Monat mit den meisten Blühmaxima war in beiden Untersuchungsjahren der Juli (1994: 88 Arten, 1995: 45 Arten). Der Anteil von Pflanzenarten mit Hummelbesuch war über die Vegetationsperiode relativ geringen Schwankungen unterworfen: Pflanzenarten, an denen Hummeln beobachtet wurden, stellten zwischen 32,95% (Juli 1994) und 52,94% (August 1995) der Blühmaxima (Abb. 4.1).

Abb. 4.1: Phänologie sämtlicher auf den zehn Untersuchungsflächen festgestellter Blütenpflanzenarten.

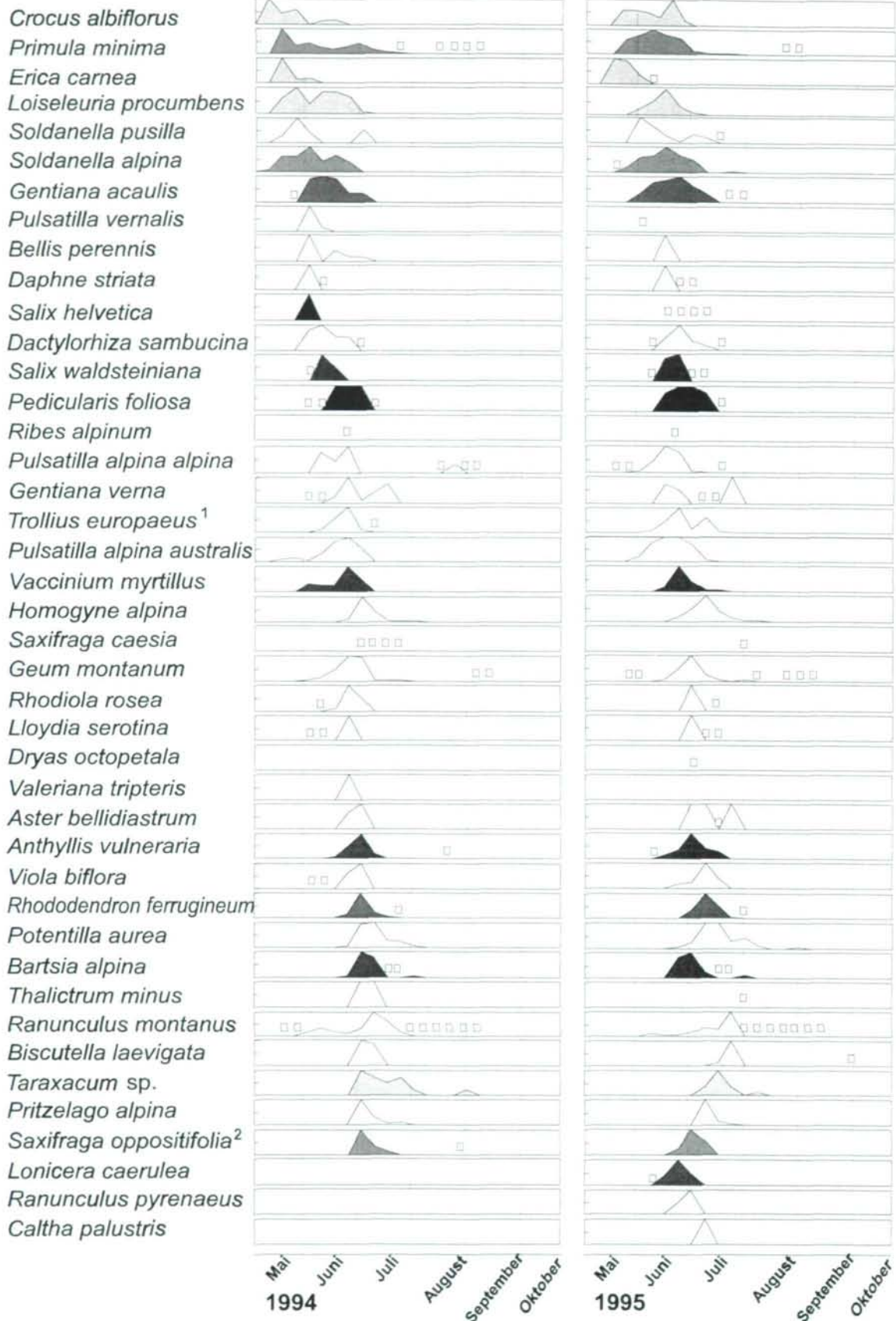
Fig. 4.1: Phenology of all flowering plant species, found on the ten study plots.

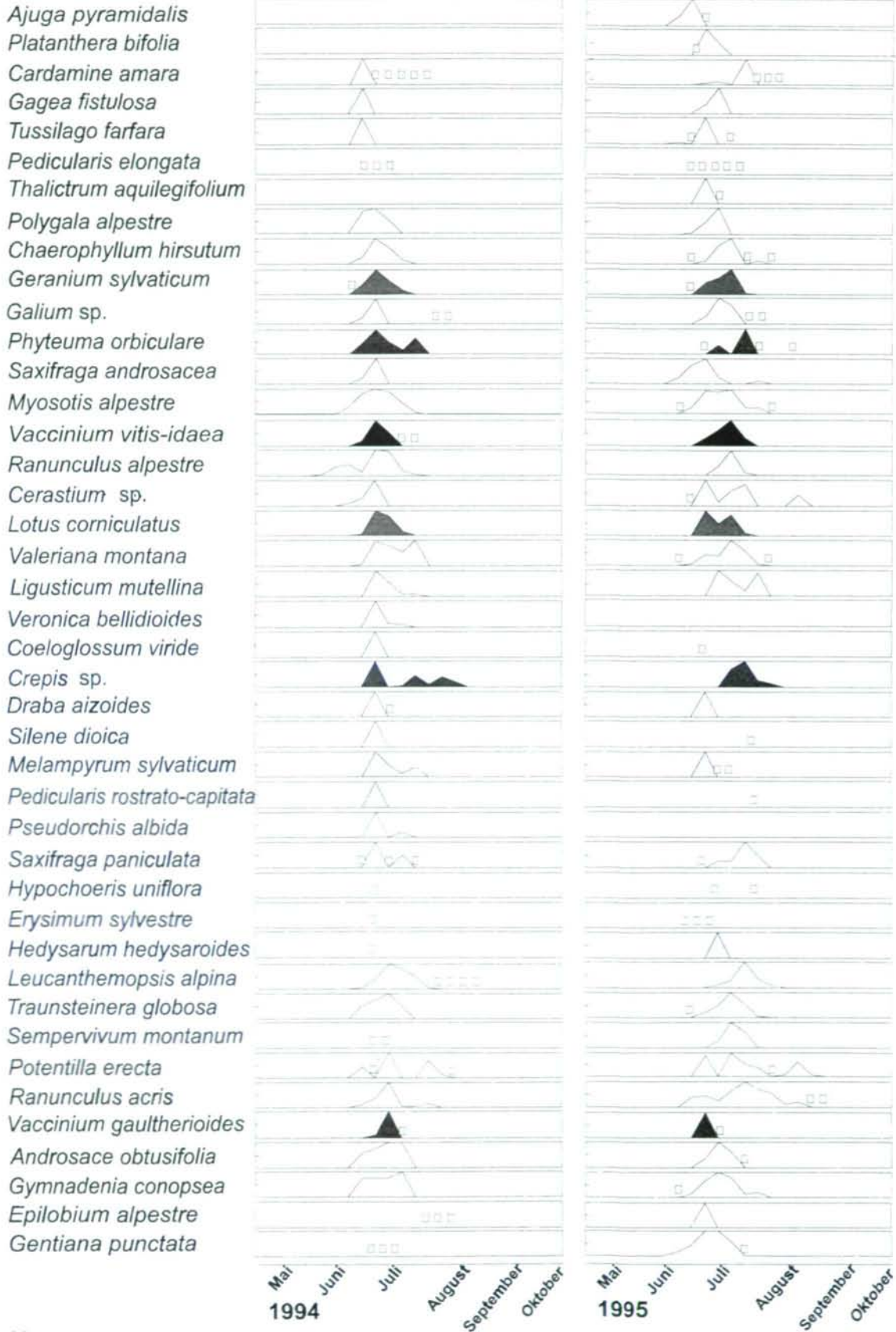


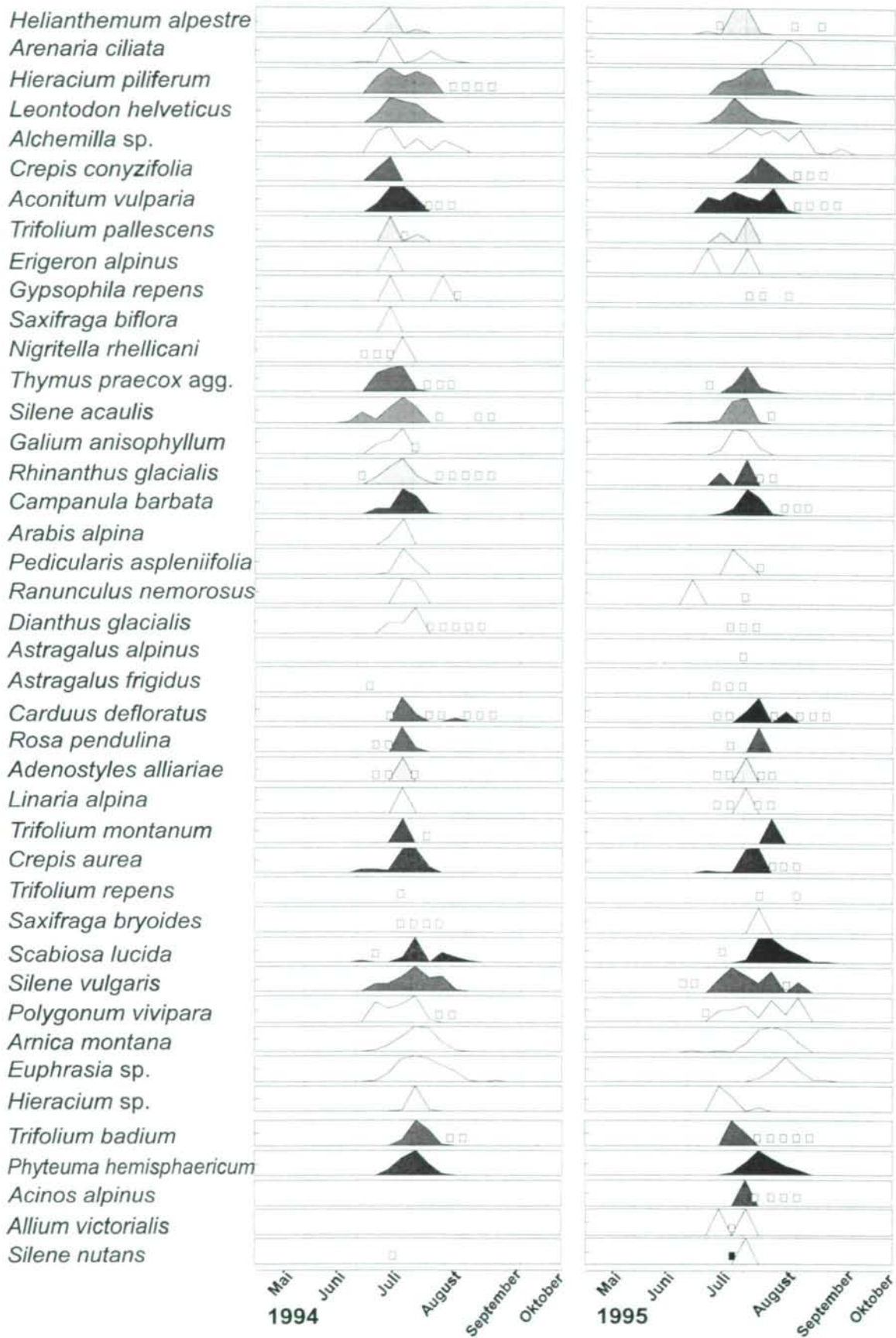
¹an *Trollius europaeus* konnte ein erfolgloser aber sehr energischer Versuch eines Blütenbesuchs einer offenbar unerfahrenen Arbeiterin von *B. lucorum* beobachtet werden.

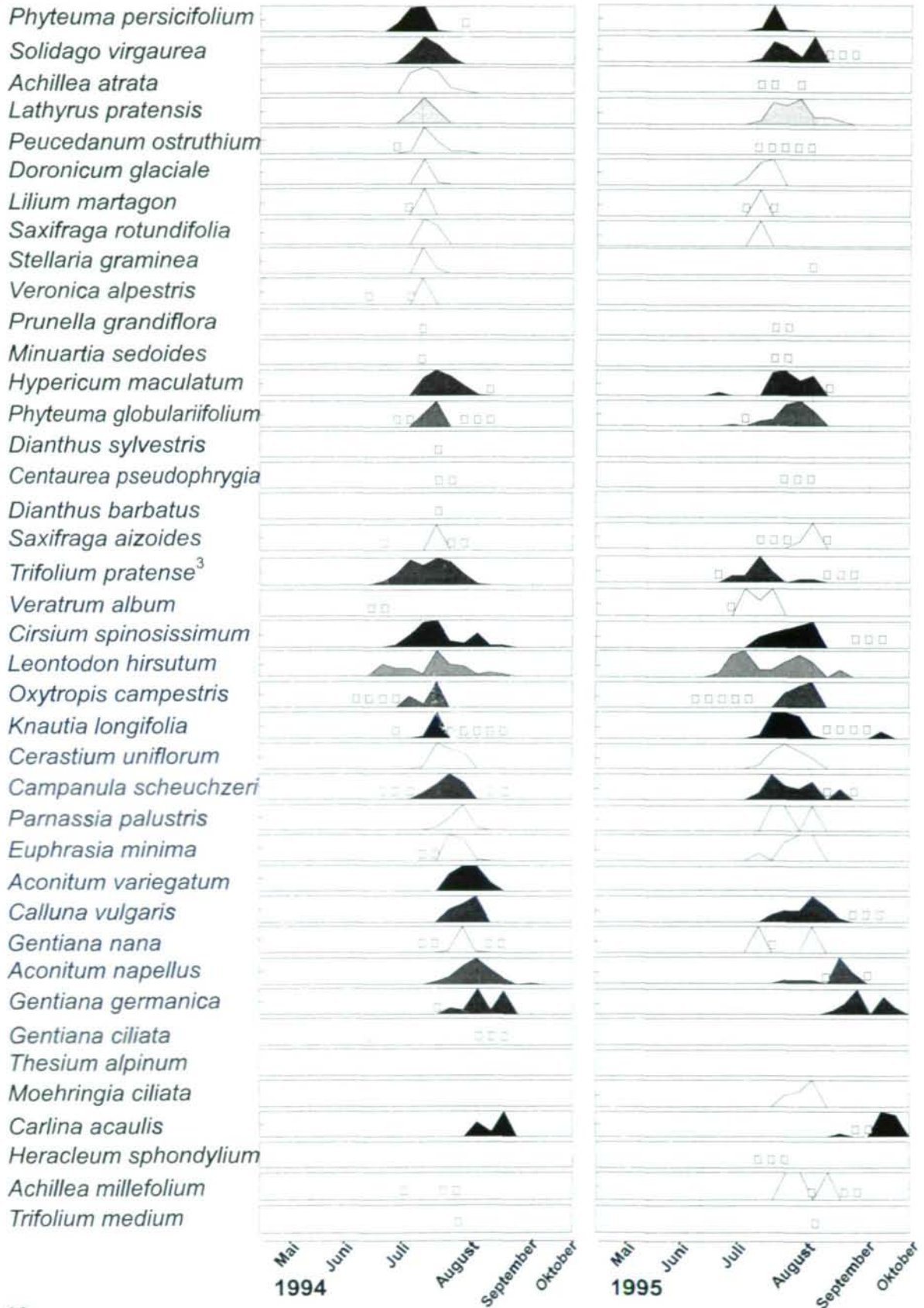
²*Saxifraga oppositifolia* beinhaltet in dieser Untersuchung auch *S. rudolphiana*. Beide Arten unterscheiden sich in ihrer Blütenbiologie kaum (KREISCH 1996, 1993).

³*Trifolium pratense* trat im Gebiet nur in der weißen ssp. *nivale* auf.









4.3.2. Blütenangebot der einzelnen Untersuchungsflächen im Jahresverlauf

Pflanzen mit insgesamt mindestens einem Hummelbesuch stellten 49,51%, Arten mit mindestens drei Hummelbesuchen 29,5% des gesamten Blütenangebots (s. Anhang 4.2). Abb. 4.2 zeigt das Gesamtblütenangebot und den Anteil der von Hummeln intensiver genutzten Blüten für jede Untersuchungsfläche im Jahresverlauf. Die Zwergstrauchbestände auf den Flächen 1 und 7 wiesen gleich zu Saisonbeginn einen hohen Anteil von Pflanzenarten mit Hummelbesuch auf. Im weiteren Jahresverlauf wurde dieser Anteil zusehends kleiner, unabhängig davon, ob die Blütendichte insgesamt hoch blieb oder ebenfalls abnahm. Die Rasenflächen 3, 4 und 6 (Nardeten, Curvuleten und Loiseleurieten) zeigten untereinander eine große Ähnlichkeit. Erst gegen Ende der Blühsaison wiesen sie für Hummeln attraktive Blüten in nennenswerter Anzahl auf. Obgleich das Gesamtblütenangebot zum Teil schon vorher bedeutend war, waren diese Flächen für Hummeln erst ab Ende Juli attraktiv. Die Hochstaudenflächen 2 und 8 zeichnen sich durch ein äußerst reiches Blütenangebot für Hummeln aus. Es schloß sich nahtlos (südliche Flächen) oder mit einer phänologischen Lücke (nördliche Flächen) an die Zwergstrauchblüte an. Die Flächen 9 (basiphiler Weiderasen) und 10 (Goldschwingelrasen) wiesen besonders von Juni bis Ende Juli ein hohes Blütenangebot auf. Diese Flächen spielten auf den Hängen südlich des Hochtors eine größere Rolle für die Hummelgemeinschaft als die dort selteneren Zwergsträucher (vgl. Abb. 8.4). In der alpinen Schuttgesellschaft auf Untersuchungsfläche 5 stellten die von Hummeln befliegenen Arten *Saxifraga oppositifolia* und *S. rudolphiana* sowie die kleinen *Phyteuma*-Arten einen bedeutenden Anteil des Blütenangebots. Wegen der geringen Hummelabundanz auf diesen Flächen erhielten einige Pflanzenarten, die durchaus für Hummeln attraktiv sind, nur vereinzelte Blütenbesuche und sind deshalb hier nicht berücksichtigt.

Abb. 4.3 zeigt das von Hummeln intensiv genutzte Blütenangebot der einzelnen Flächen im Jahresverlauf. Die zeitliche Abfolge der „Blühwellen“ wird deutlich: Zuerst waren die Zwergstrauchflächen (und südlich des Tauern-Hauptkamms die artenreichen Goldschwingelrasen) attraktiv für Hummeln. Nach einem kurzen und nicht sehr intensiven Zwischenspiel der alpinen Rasen wiesen gegen Jahresende die Hochstauden das größte Angebot an für Hummeln attraktiven Blüten auf.

Abb. 4.4 setzt den Anteil der von Hummeln genutzten Pflanzenarten am Gesamtblütenangebot in Bezug zu Höhe und Jahreszeit. Die von Hummeln besuchten Pflanzenarten stellten in tieferen Lagen den höchsten Anteil. Ein erster Peak in Höhen bis 2200 m NN ist auf die Blüte der Zwergsträucher (besonders *Vaccinium myrtillus* und *Rhododendron ferrugineum*) zurückzuführen. Im weiteren Jahresverlauf stieg der Anteil der für Hummeln attraktiven Arten zunehmend auch in höheren Lagen an. Der Anteil der von Hummeln genutzten Pflanzenarten am Gesamtblütenangebot stieg 1994 und 1995 signifikant mit dem Jahresverlauf ($r = 0,8993$, $n = 26$, $p < 0,001$; 1995: $r = 0,5707$, $n = 26$, $p < 0,01$). 1995 ergab sich eine signifikant negative Korrelation mit der Meereshöhe ($r = -0,6508$, $n = 10$; $p < 0,05$). 1994 war diese Korrelation ebenfalls negativ, aber nicht signifikant ($r = -0,3197$, $n = 10$, n.s.).

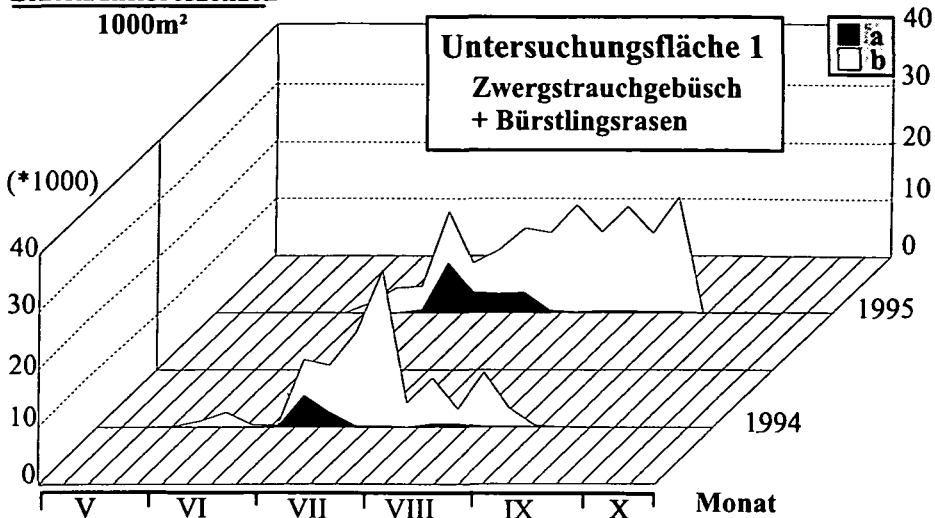
Die von Hummeln genutzten Pflanzenarten stellten in den einzelnen Vegetationseinheiten im Jahresverlauf verschieden hohe Anteile am Gesamtblütenangebot (Abb. 4.5). In beiden Jahren ergab sich keine signifikante Korrelation mit der Höhe des Gesamtblütenangebots (1994: $r = 0,198$, $n = 77$; 1995: $r = -0,167$, $n = 97$). Dagegen war der Zusammenhang mit der Hummelabundanz signifikant (1994: $r = 0,372$, $n = 77$, ***; 1995: $p = 0,252$, $n = 97$, *). Der Anteil der von Hummeln genutzten Pflanzenarten am Gesamtblütenangebot korrelierte also mit der jeweiligen Hummelabundanz, sodaß Abb. 4.5 eine ähnliche Abfolge im Jahresverlauf zeigt wie der Hummelbeflug der einzelnen Vegetationseinheiten (Abb. 8.4). In der alpinen

Schuttflur, den Krummseggenrasen und Gemesheidespaliereu sowie den Weiderasen stellten die von Hummeln genutzten Pflanzenarten nur kurzzeitig über 40% des Blütenangebots. In den Zwergstrauchgesellschaften hatten besonders zu Beginn der Vegetationsperiode Pflanzen mit Hummelbesuch einen hohen Anteil am Gesamtblütenangebot. In den Hochstaudengesellschaften war dies gegen Ende der Vegetationsperiode der Fall. In den Goldschwingelrasen der Bergmäher waren die für Hummeln attraktiven Pflanzenarten dagegen über eine Großteil der Vegetationsperiode zu einem hohen Anteil am Gesamtblütenangebot beteiligt. Die Anteile variierten im Jahresverlauf kaum zwischen beiden Untersuchungsjahren. Lediglich in der zeitlichen Abfolge der Maxima ergaben sich leichte Schwankungen.

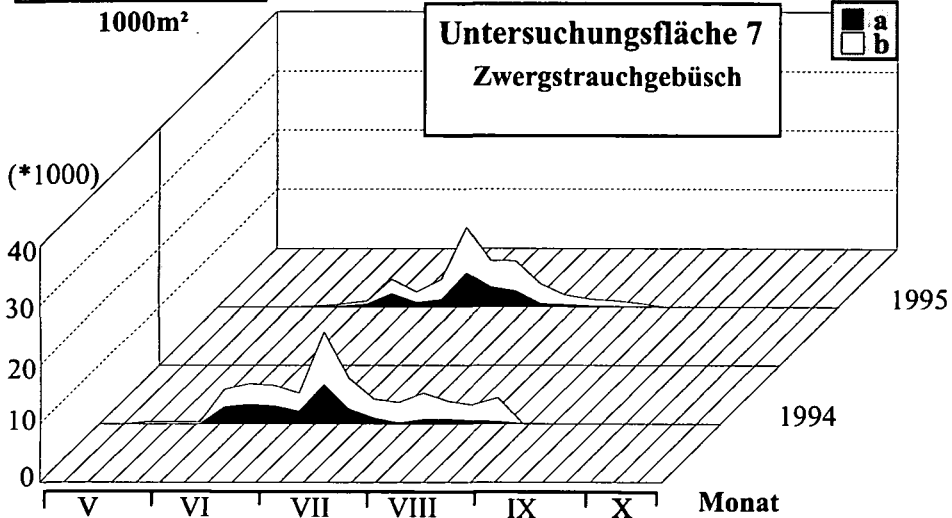
Abb. 4.2: Jahreszeitliches Blütenangebot der einzelnen Untersuchungsflächen;
a: von Hummeln genutztes Blütenangebot (> 3 Hummelbesuche insgesamt);
b: gesamtes Blütenangebot.

Fig. 4.2 Seasonal flower supply on the various study plots;
a: flower supply used by bumblebees (> 3 bumblebee visits altogether);
b: entire flower supply.

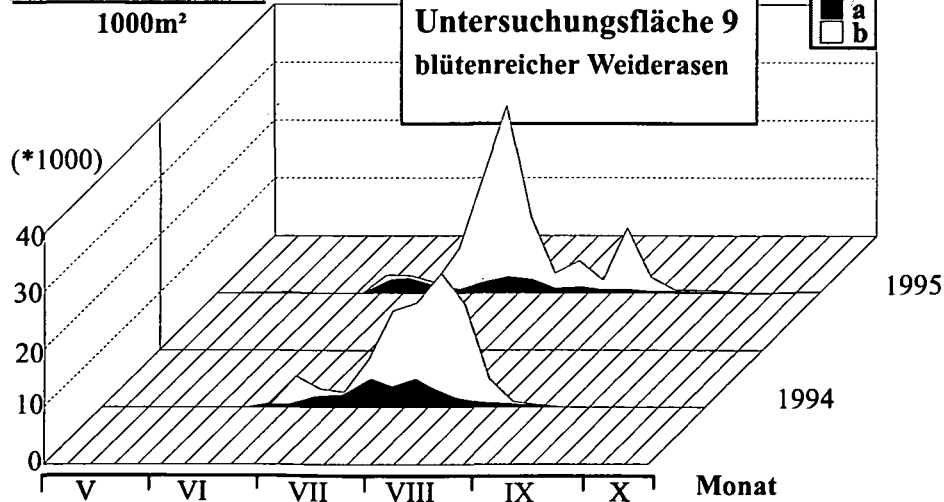
Blüten/Infloreszenzen

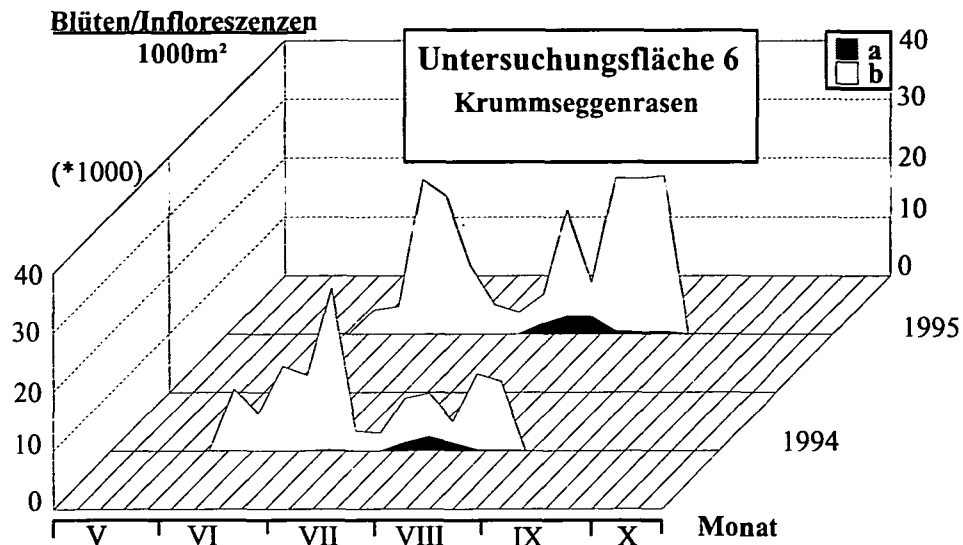
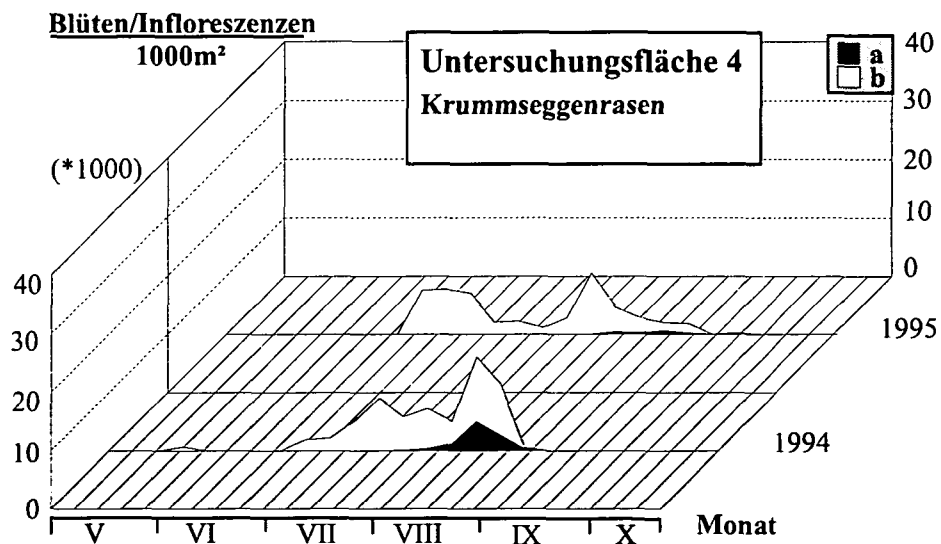
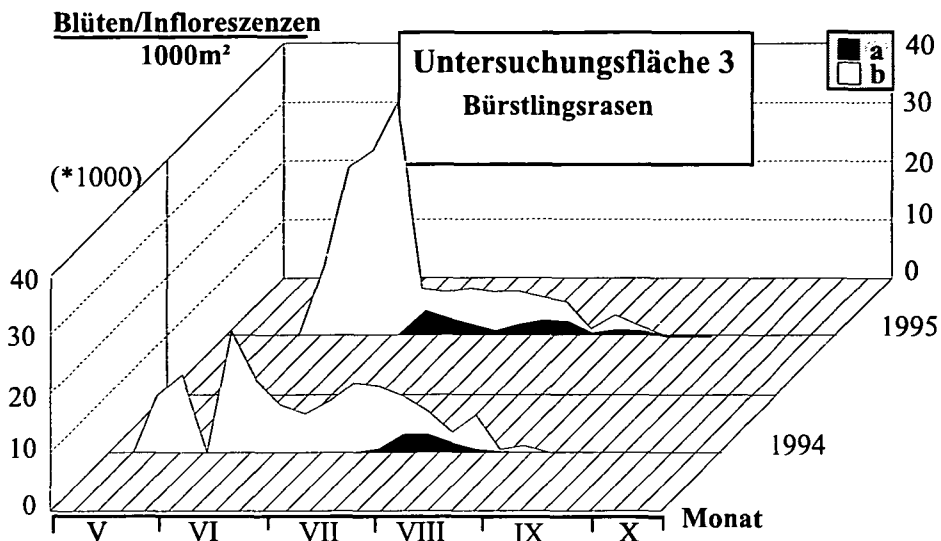


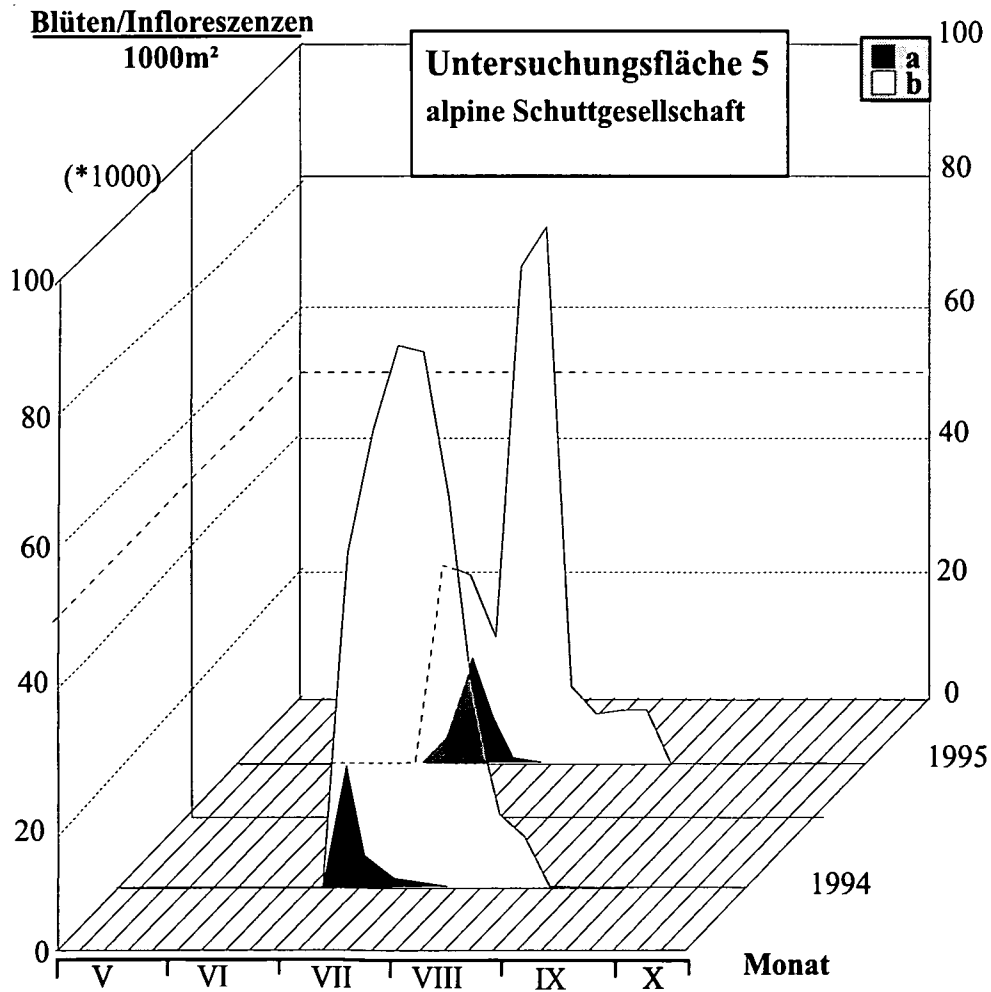
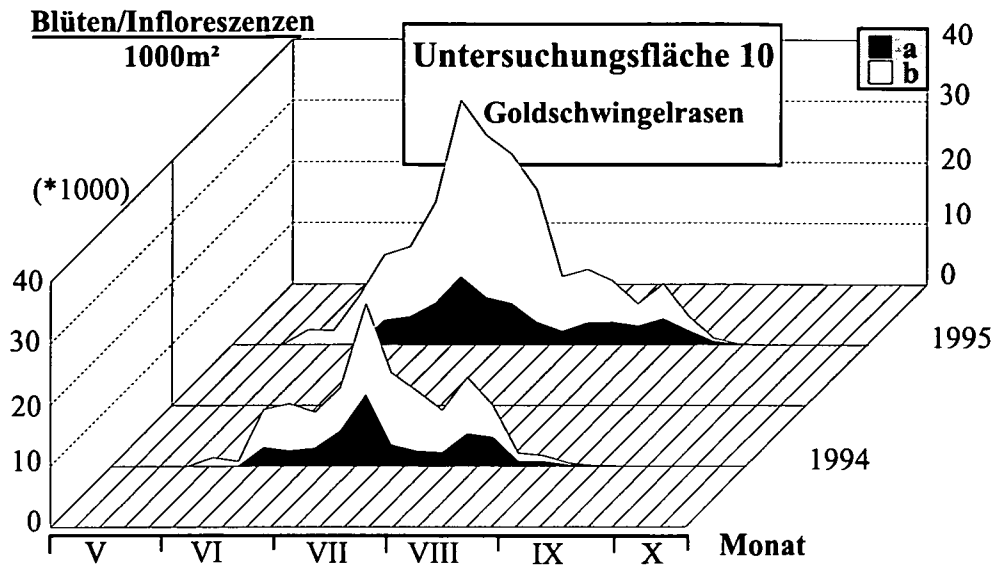
Blüten/Infloreszenzen

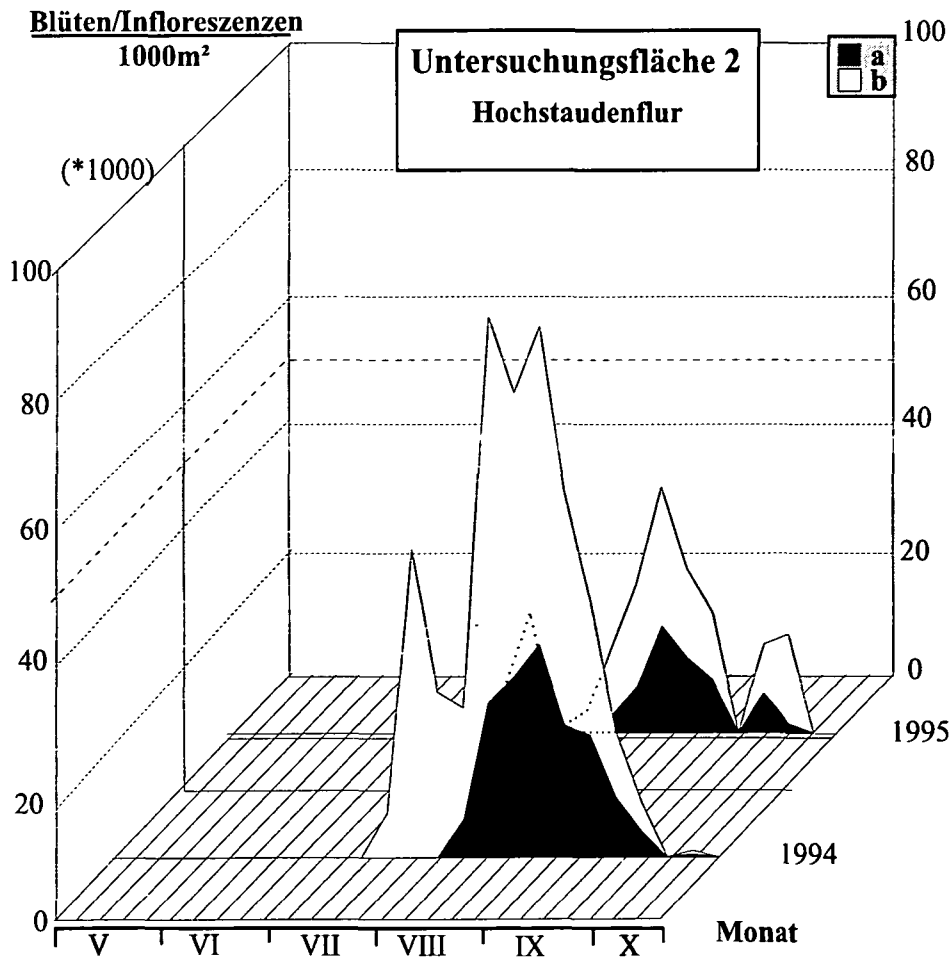
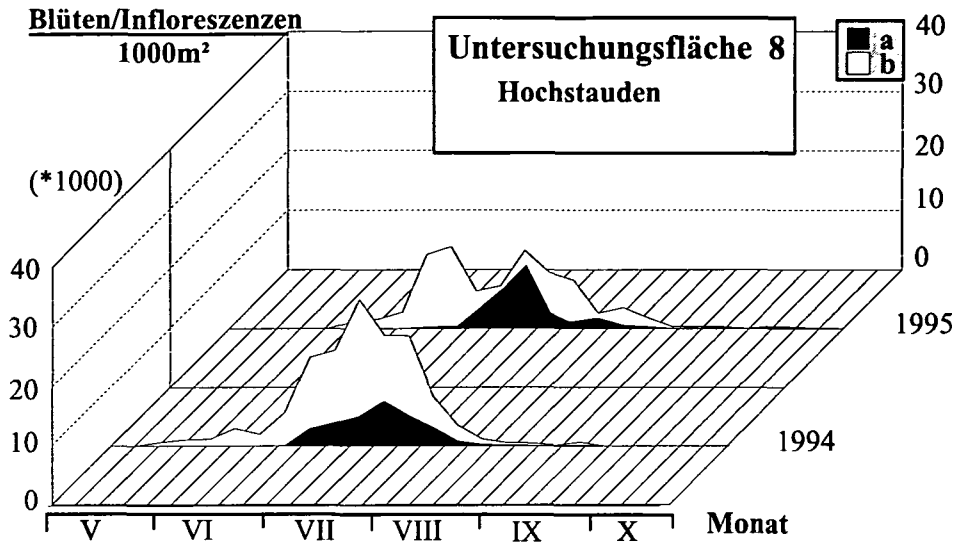


Blüten/Infloreszenzen









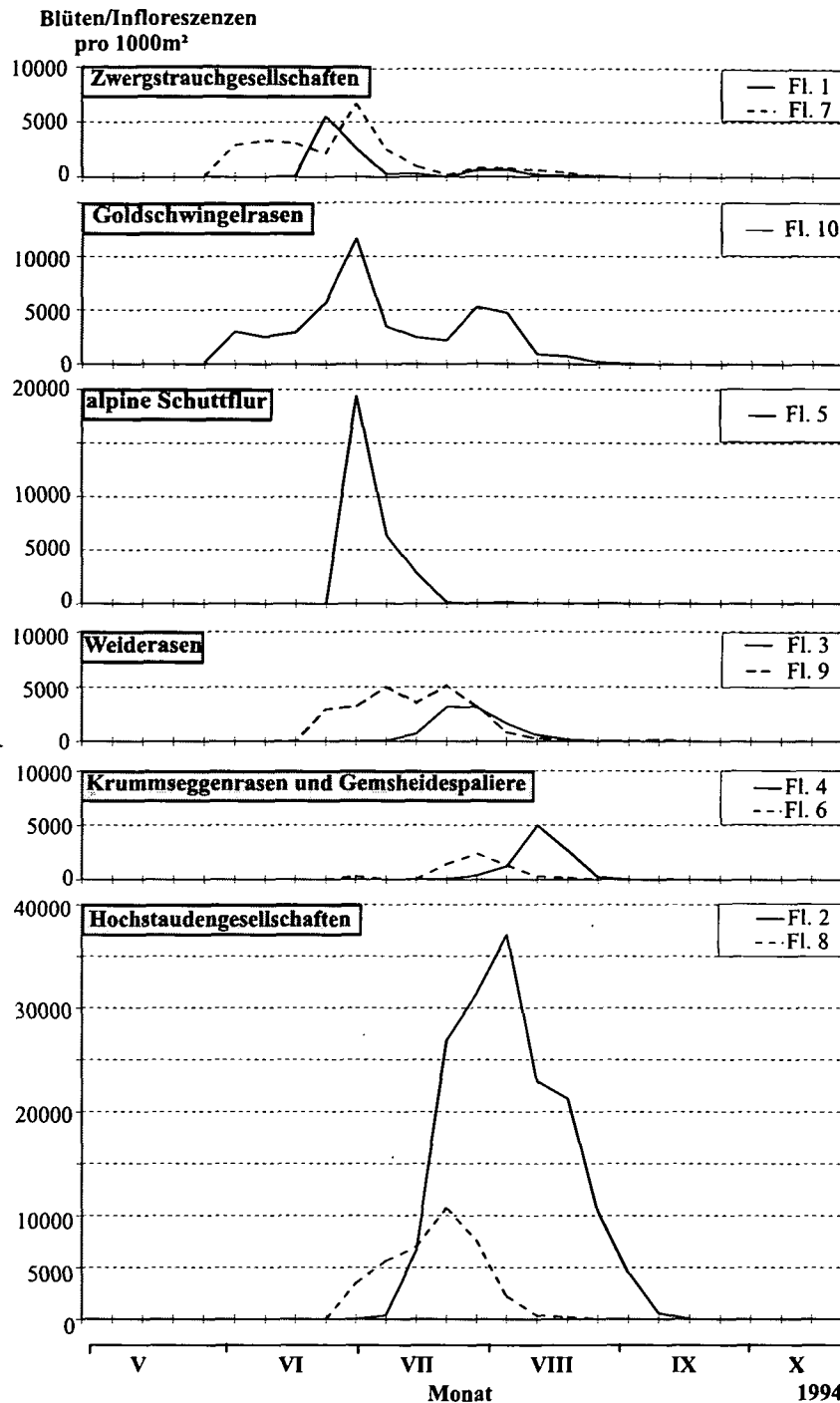


Abb. 4.3: Von Hummeln genutztes Blütenangebot der einzelnen Vegetationstypen. Ausgewertet wurden alle Pflanzenarten, die insgesamt mehr als drei Hummelbesuche erhielten. Das für Hummeln attraktive Blütenangebot zeigt eine deutliche saisonale Abfolge von den Zwergsträuchern bis zu den Hochstauden. Diese saisonale Abfolge war beim Gesamtblütenangebot nicht nachweisbar (Abb. 4.2).

Fig. 4.3: Flower supply of the various vegetation types utilized by bumblebees. All plant species with a total of more than three bumblebee visits were included. The flower supply attractive to bumblebees shows a distinct seasonal succession from the shrubs to the tall herbs. This seasonal succession was not evident for the total flower supply (fig. 4.2).

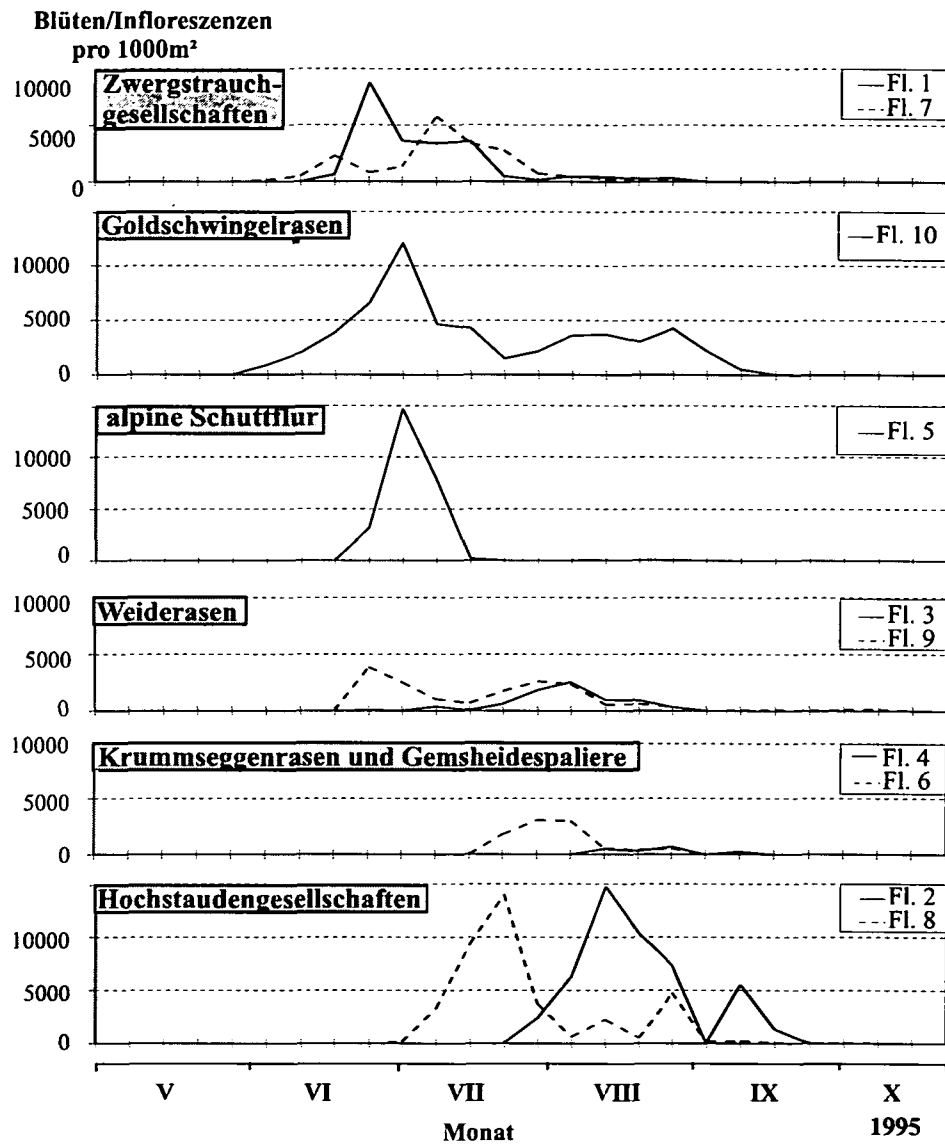


Abb. 4.3: Fortsetzung.

Fig. 4.3: continued.

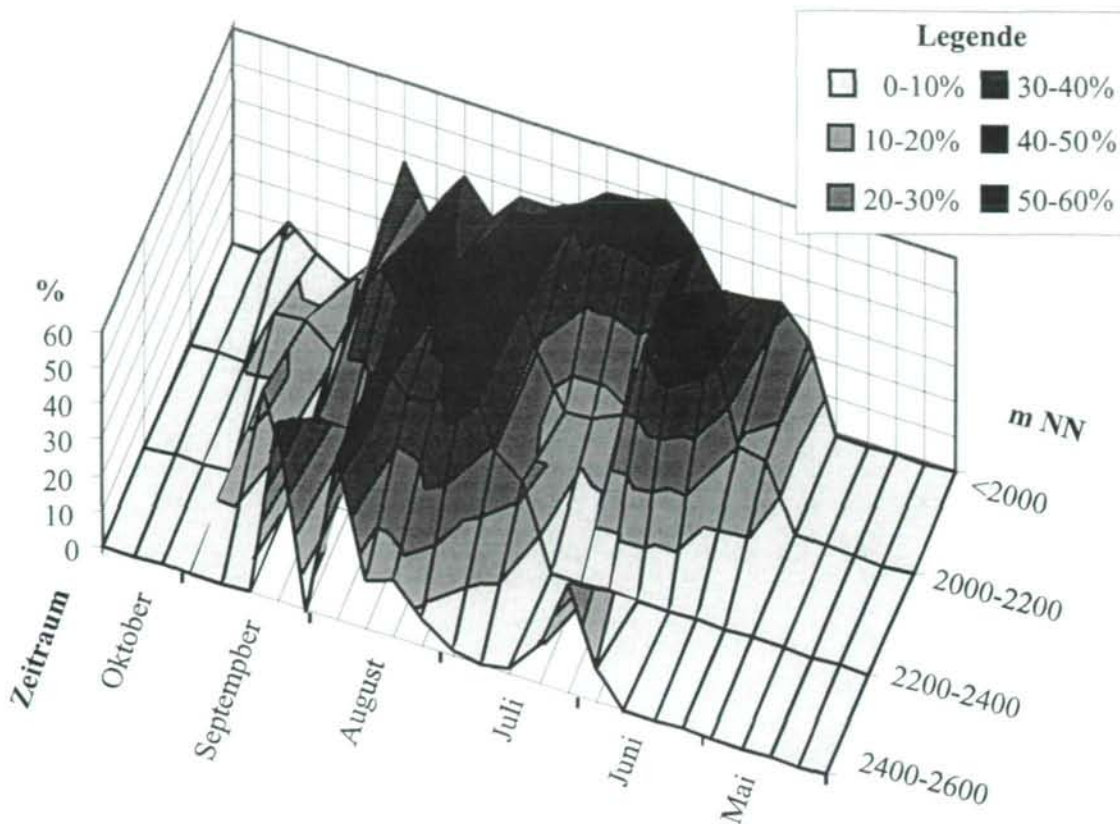


Abb. 4.4: Anteil der Pflanzenarten mit insgesamt mehr als drei Hummelbesuchen am gesamten Blütenangebot im Jahresverlauf und in verschiedenen Höhenstufen.

Fig. 4.4: Proportion of plant species with a total of more than three bumblebee visits to the total flower supply throughout the year and in various elevation zones.

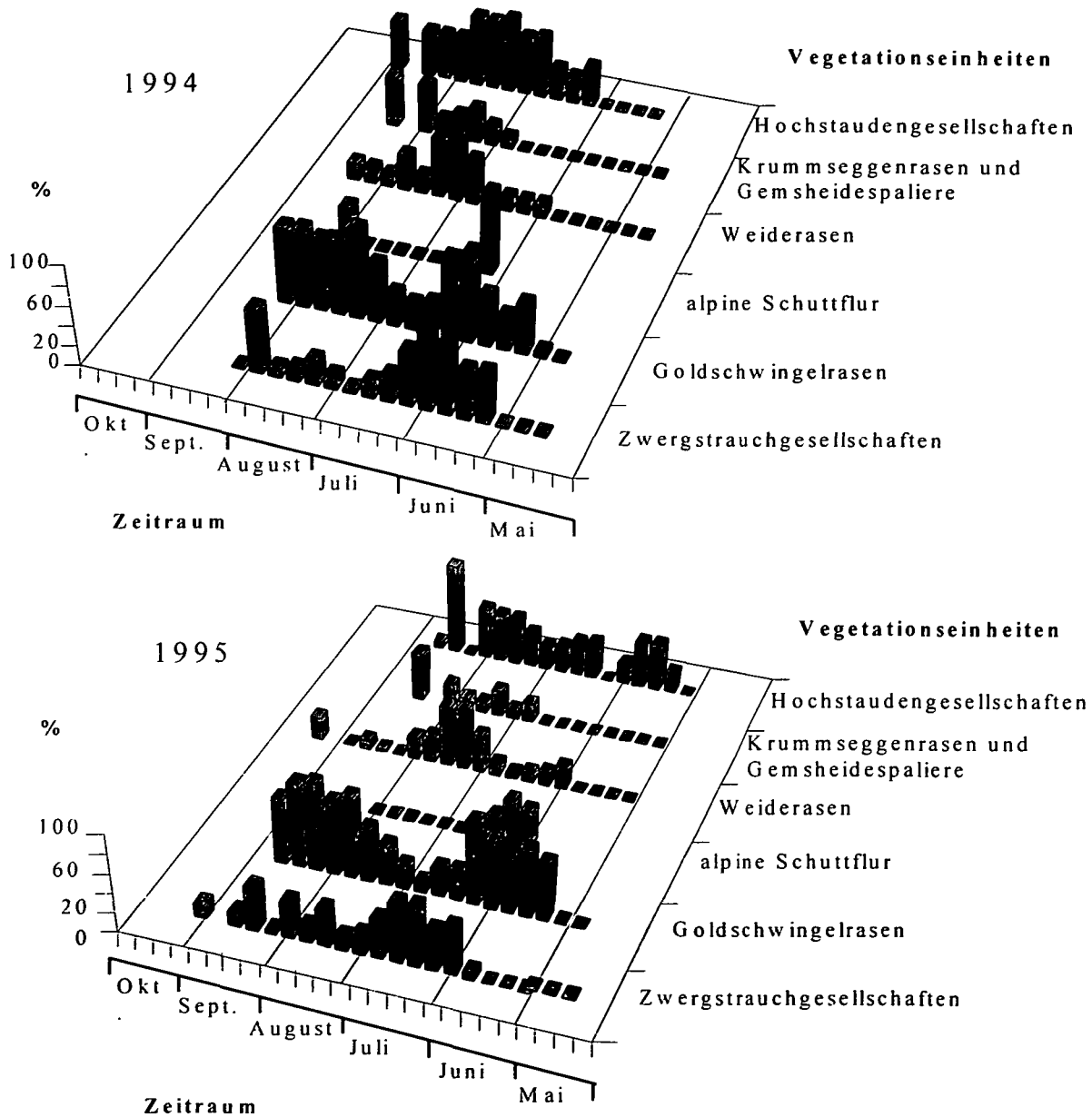


Abb. 4.5: Anteil der Pflanzenarten mit insgesamt mehr als drei Hummelbesuchen am Gesamt-Blütenangebot der Vegetationseinheiten im Jahresverlauf 1994 und 1995. Die Vegetationseinheiten sind nach der zeitlichen Abfolge der Maxima im Jahr 1994 geordnet. Der Anteil der von Hummeln genutzten Pflanzenarten am Gesamtblütenangebot zeigte keine Beziehung zum Gesamtblütenangebot, korrelierte aber mit der Hummelabundanz in den einzelnen Vegetationseinheiten (s. Abb. 8.4).

Fig. 4.5: Proportion of plant species with a total of more than three bumblebee visits to the total flower supply of the vegetation units throughout the years 1994 and 1995. The vegetation units are ordered by the seasonal sequence of maxima in 1994. The proportion of plant species, utilized by bumblebees (more than three bumblebee visits altogether) to total flower supply showed no correlation with the total flower supply, but with bumblebee abundance in the single vegetation units (see fig. 8.4)

4.4. Diskussion

Sowohl die Anzahl der Blütenpflanzenarten als auch die Anzahl der von Hummeln genutzten Arten bewegten sich im Bereich der bei ähnlichen Untersuchungen gefundenen Werte (Tab. 4.2). Am reichsten an Blütenpflanzenarten waren die Bergmäher der Pockhorner Wiesen.

Tab. 4.3: Anteil der Pflanzenarten mit Hummelbesuch am gesamten Artenspektrum. Vergleich verschiedener blütenökologischer Parameter.

Table 4.3: Proportion of plant species with bumblebee visits to the total flower supply. Comparison of various anthecological parameters.

	Hohe Tauern (A)	Alpenvorland (A)	Eichkogel (A)	Berchtesgaden (D)
Autor	NEUMAYER (1998)	NEUMAYER (1992)	FARNBERGER & PAULUS (1996)	VOITH (1985)
Blütenpflanzenarten	161	179	56	102
Σ Beobachtungszeit (h)	153,5	130,5	?	70 ¹
Σ Blütenbesuche	1421	1311	2267	5726
Pflanzenarten				
mit Hummelbesuch	67 (= 41,61%)	81 (= 45,25%)	36 (= 64,29%)	84 (= 82,35%)
mit mehr als 1% aller Hummelbesuche	11 (= 6,83%)	19 (= 10,16%)	12 (= 21,43%)	23 (= 22,55%)

	Abisko (S)	Puumala (SF)	Lammi (SF)	Karila (SF)	Colorado (USA)
Autor	RANTA & LUNDBERG (1981)		TERÄS (1985)		PYKE (1982)
Blütenpflanzenarten	?	?	97	107	?
			Σ 132		
Σ Blütenbesuche	1669	?	16640	12061	? ²
Pflanzenarten					
mit Hummelbesuch	50	59	80 (=82,47%)	88 (=82,24%)	34
mit mehr als 1% aller Hummelbesuche	?	?	80 (= 82,47%)		88 (= 82,24%)
			22 (= 16,66%)		

¹: Schätzung nach Angaben des Autors

²: insgesamt 13132 Hummelbeobachtungen

Die meisten Pflanzenarten zeigten nur eine einmalige Blühphase (Abb. 4.1), verfolgten also die „big bang“- bzw. einige wenige die „cornucopia“-Strategie, während eine „steady state“-Blühstrategie (SCHWERDTFEGER 1991) nicht beobachtet werden konnte. Nur Pflanzenarten mit

kurzer Blühzeit, die in verschiedenen Höhenlagen oder auf nord- und südexponierten Flächen vorkamen, zeigten zwei Maxima der Blütendichte. Mehrere Blühphasen im Jahr, wie sie bei Pflanzen des Flachlandes, zumal des Wirtschaftsgrünlandes häufig sind (vgl. NEUMAYER 1992, KRATOCHWIL 1984), kamen im Hochgebirge nicht vor. Die Zeit für eine zweite Blüte nach dem häufigen Abweiden ist offensichtlich zu kurz. Auch die Mahd der Bergwiesen erfolgte erst ab Mitte August, sodaß nachher keine neuerliche Blüte festzustellen war.

Großräumig scheinen über das ganze Jahr recht stabile Verhältnisse der Bestäubungssysteme vorzuliegen. Durchgehend wurden 30 bis über 50% der Pflanzenarten zumindest fallweise von Hummeln genutzt. Rund ein Viertel aller Blütenpflanzenarten wurden intensiver von Hummeln genutzt. Im Jahresverlauf zeigten sich gravierende Unterschiede zwischen den einzelnen Vegetationseinheiten (Abb. 4.2). Das höchste Gesamtblütenangebot wiesen Untersuchungsfläche 2 (Hochstauden) und 5 (alpine Schuttflur) auf. Die Unterschiede zwischen Flächen, die einer Vegetationseinheit angehören, waren beträchtlich. Bezüglich des von Hummeln genutzten Blütenangebotes waren die Schwankungen geringer (Abb. 4.2 und 4.3): Die Goldschwingelrasen, die alpine Schuttflur und besonders die Hochstaudenflächen stellten das höchste Blütenangebot. Dagegen waren die Rasenflächen auf saurem Grund (Untersuchungsflächen 3, 4, 6) nur von geringerer Bedeutung.

Die für Hummeln attraktiven Pflanzenarten blühten in den einzelnen Vegetationseinheiten deutlich phänologisch gestaffelt: Zwergsträucher, Goldschwingelrasen und die alpine Schuttflur wiesen ein deutlich früheres Blütenangebot auf als die Hochstaudenflächen. Die Rasenflächen hatten ihr Blühmaximum an Arten, die von Hummeln besucht wurden, dazwischen. Diese phänologische Staffelung ergab sich auf Ebene des Gesamtblütenangebotes nicht (Abb. 4.2). Bei der Hälfte aller Untersuchungsflächen war das Blühmaximum des für Hummeln attraktiven Blütenangebots deutlich vom Maximum des Gesamtblütenangebots verschoben. Insbesondere waren dies Bürstlingsrasen, Krummseggenrasen und die alpine Schuttflur. In Untersuchungsfläche 1, die aus Zwergsträuchern und einem Bürstlingsrasen bestand, war es ebenfalls der Rasenanteil, der das späte Blühmaximum stellte, während nur das Maximum der Zwergstrauchblüte für Hummeln Bedeutung hatte. In den Bürstlingsrasen, Krummseggenrasen und Gensheidespalieren sowie der alpinen Schuttflur waren jeweils nur eine oder wenige Pflanzenarten für Hummeln attraktiv (*Campanula barbata*, *C. scheuchzeri*, *Phyteuma hemisphaericum* in den Rasenflächen, *Saxifraga oppositifolia* + *rudolphiana* und *Phyteuma globulariifolium* in der alpinen Schuttflur). Oft erhielt nur eine einzige Art auf einer Fläche zu einem bestimmten Zeitpunkt Hummelbesuch. In den Zwergstrauchgesellschaften und Hochstaudenfluren fielen zwar die Maxima des gesamten und des von Hummeln genutzten Blütenangebotes zusammen. Allerdings war das Blütenangebot in ihnen nur relativ kurzzeitig vorhanden. Einzig die basiphilen Rasen und insbesondere der Goldschwingelrasen wiesen dagegen fast zu jeder Jahreszeit ein kontinuierliches Blütenangebot aus mehr als einer von Hummeln beflogenen Art auf. Auf diesen beiden Flächentypen könnten Hummeln theoretisch während der ganzen Vegetationsperiode die nötigen Ressourcen finden, während die übrigen Vegetationseinheiten nur zeitweise eine - dann oft große - Bedeutung haben. Dabei war das von Hummeln genutzte Blütenangebot zumeist geklumpt und nicht über die Saison verteilt (insbesondere bei den Rasenflächen und der Hochstaudenflur [s. Abb. 4.2]). Eine solche Klumpung der Blütezeit hat zwei Vorteile:

- Wenn im Jahresmittel nur ein niedriges Blütenangebot vorhanden ist, führt die Beschränkung der auf Hummeln angewiesenen Pflanzen auf eine kurze Blütezeit dazu, daß in diesem Zeitraum die Hummeldichte ausreichend hoch wird, um den Bestäubungserfolg sicherzustellen.

- Das hohe Angebot an adäquaten Blüten in der beschränkten Blütezeit erspart den Hummeln Fehlbesuche und steigert den Gewinn und die Attraktivität (MOSQUIN 1971, DE JONG, KLINKHAMMER & VAN STAALDUINEN 1992).

In Zeiten maximaler Hummelabundanz (vgl. Abb. 4.3. und Abb. 7.2) stellten die von Hummeln genutzten Pflanzenarten durchwegs einen hohen Anteil des Gesamt-Blütenangebots. Dieser Anteil korrelierte nicht mit dem Blütenangebot, sehr wohl aber mit der Hummelabundanz. Dies kann zweierlei Ursachen haben: Entweder werden in Zeiten hoher Hummeldichte¹¹ mehr (und ressourcenärmere) Pflanzenarten intensiver genutzt. Oder aber die „lohnenden“ Blüten nehmen tatsächlich einen höheren Anteil am Gesamt-Blütenangebot ein. Eine Antwort auf diese Frage ist nur durch Analyse des Ressourcenangebots zu klären. Ein Ausweichen der Hummeln auf weniger ertragreiche Nektarquellen in Zeiten von Nahrungsmangel ist nachgewiesen (HEINRICH 1979b) und mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen. Dies schließt allerdings nicht aus, daß nicht auch die Hummelabundanz zunimmt, wenn eine Fläche ein hohes Ressourcenangebot bietet.

In den höchsten Lagen war der Anteil der von Hummeln genutzten Pflanzenarten am Gesamtblütenangebot während der ganzen Vegetationsperiode niedriger (Abb. 4.4) als in tieferen Lagen. Allerdings stieg bis zum August der Anteil von Blüten mit Hummelbesuch auch in höheren Lagen. Eine Zunahme der Bestäuberrolle der Dipteren auf Kosten der Hymenopteren mit steigender Höhe und in polaren Gegenden fand schon HOCKING (1968). Parallel dazu nimmt die Anzahl von Pflanzenarten ab, die bezüglich ihrer Bestäubung auf eine Insektengruppe spezialisiert sind, (TOTLAND 1993, KREISCH 1996). Ebenso kommen mit steigender Höhe in der Regel generalistischere Blütenbesucher vor. Allerdings nimmt innerhalb hochalpiner Pflanzenarten (*Saxifraga oppositifolia* agg.) die Inzuchttoleranz nicht unbedingt mit der Höhe zu, wie das bei geringer werdendem Blütenbesuch zu erwarten wäre (GUGERLI 1998). Zwar wird der Anteil von Arten, die auf Selbst- oder Windbestäubung ausweichen, mit der Höhe größer, doch gibt es bis in große Höhen offensichtlich für einige Arten genügend Bestäuber, sodaß sie obligatorisch auf Fremdbestäubung angewiesen sein können. So war trotz der Abnahme spezialisierter Blüten-Bestäuber-Beziehungen das Blütenangebot der alpinen Schuttfluren hoch (Abb. 4.2). Mit *B. alpinus* und *B. mendax* wurden zwei Hummelarten der Alpen sogar überwiegend über 2300 m NN angetroffen (Abb. 3.3).

5. Blüteneigenschaften und Ressourcenangebot der einzelnen Pflanzenarten

5.1. Einleitung

Für Untersuchungen der Interaktion von Blütenangebot und Blütenbesuchergemeinschaften ist es unerlässlich, die ökonomischen Grundlagen, d.h. das Nektar- und Pollenangebot zu kennen. Einer detaillierten Kenntnis der Ressourcenverteilung steht freilich die Komplexität der

¹¹Während „Abundanz“ die Individuenzahl pro Flächenausmaß bezeichnet, bezieht sich „Dichte“ in dieser Arbeit auf die Individuenzahl pro Blütenangebot.

Verteilungsmuster im Wege. Schon die jahreszeitliche Verteilung des Blütenangebotes einer Vegetationseinheit (s. Kap. 4) ist wie die Verteilung der Vegetationseinheiten im Raum äußerst komplex. Diese Komplexität erhöht sich weiter, wenn man die von den Blüten zur Verfügung gestellten Ressourcen betrachtet. Das Nektarangebot ist in seiner Menge wie in seiner Konzentration neben artspezifischen Produktionscharakteristika auch von einigen Standorts- (Bodentemperatur, Wassersättigung, Stickstoffversorgung...) und Wetterfaktoren (Lufttemperatur, relative Luftfeuchtigkeit) abhängig (HOCKING 1968, SOUTHWICK et al. 1981, CORBET, UNWIN & PRYS-JONES 1987). Nektar wird während des Blühens laufend nacherzeugt und die Pflanze reagiert schnell auf Änderungen der oben genannten Faktoren. Im Unterschied zum Nektar ist Pollen dagegen in den Staubbeuteln schon vorproduziert und wird nach anderen Gesetzmäßigkeiten in verschiedenen Raten abgegeben.

Abgesehen von den Charakteristika der Nektarproduktion und Pollenfreisetzung können auch Blütenbesucher die Verteilung der Ressourcen deutlich beeinflussen. Deshalb ist die Erfassung der Unterschiede des Ressourcenangebotes von Blüten mit und ohne Blütenbesuch wichtig. Ein gerade von einem Insekt abgeerntetes Blütenfeld weist zudem eine chaotischere Verteilung von ressourcenreichen und leeren Blüten auf als ein unbeeinflusstes Feld (BERTSCH 1987).

Die angeführten Faktoren führen zu im Detail unüberschaubaren Mustern der Ressourcenverteilung. Deshalb müssen Hummeln in irgendeiner Weise mitteln (REAL 1991), wenn sie den Ertrag bei Besammlung eines Blütenfeldes abschätzen wollen. Für eine Erhebung des Ressourcenvorrates von Pflanzen und von Vegetationseinheiten ist es ebenfalls nötig, zu mitteln. Während bei sammelnden Bienen offensichtlich die Komplexität des Gehirns enge Grenzen für die mathematische Verarbeitung setzt (REAL 1991, BELISLE & CRESSWILL 1997), ist es für die Untersuchung der Blütenressourcen die Praktikabilität der Methode.

Viele Untersuchungen haben sich mit der Mikroverteilung der Ressourcen (besonders des Nektars) innerhalb einer Infloreszenz oder eines Blütenfeldes beschäftigt. Die Ressourcenverteilung innerhalb von Vegetationseinheiten mit verschiedenen Arten blühender Pflanzen wurde dagegen bisher nur ausschnittsweise studiert. Euryanthe Blütenbesucher stehen jedoch nicht nur vor der Frage, ob sie in einem Blütenfeld weitersammeln oder abfliegen sollten (PYKE 1982, CIBULA & ZIMMERMANN 1984, HODGES 1985A, 1985B), sondern auch vor der Frage, welche Pflanzenarten sie momentan nutzen sollten. Zur Beantwortung dieser Frage ist die Kenntnis der Ressourcenangebote der verschiedenen Arten unerlässlich, auch wenn zu diesem Zweck Informationen der Mikroverteilung von Nektar und Pollen in Infloreszenzen und Blütenfeldern durch Mittelwertbildung vernachlässigt werden müssen.

Die Beantwortung folgender Einzelfragen ist Ziel dieses Kapitels:

- Wie verändert sich das Angebot an Nektar (Menge und Konzentration) und Pollen der für Hummelarten attraktiven Pflanzenarten im Tages- und Jahresverlauf?
- Beeinflusst Blütenbesuch das Nektarzucker- und Pollenangebot signifikant und wenn ja, verändert sich dieser Einfluß im Jahresverlauf, mit dem Wetter und bei verschiedenen Blumentypen?
- Wie unterscheidet sich das Nektar- und Pollenangebot von Einzelblüten und Blüten in Infloreszenzen pro Blüte, pro Infloreszenz und pro verbrauchter Zeit?

- Treten bestimmte Blütencharakteristika (Blumentyp, Blütenfarbe, Corollalänge) gehäuft miteinander auf, und gibt es Zusammenhänge mit dem Nektar- und Pollenangebot?
- Wie groß ist der Energieaufwand der Ausbeutung von verschiedenen Pflanzenarten?
 - für die Zeit der Blütenbearbeitung;
 - für die Flugzeiten.

5.2. Material und Methoden

5.2.1. Nektar

5.2.1.1. Erfassung des Nektarangebotes

Der Nektargehalt (s. Anhang 5.1) wurde von allen Pflanzenarten gemessen, die regelmäßig von Hummeln besucht wurden und einen nennenswerten Anteil am Blütenangebot im Untersuchungsgebiet ausmachten. Nektarextraktion und Mengenbestimmung erfolgten mittels Mikrokapillaren zu 5 (Fa. Assistent, D), 1, 0,5 und 0,2 Mikrolitern (Fa. Drummond, GB). Die Millimeter der Flüssigkeitssäule konnten dabei direkt in die Nektarmenge umgerechnet werden. Die Konzentrationsmessung erfolgte anschließend refraktometrisch. Dabei wurde ein speziell auf kleine Flüssigkeitsmengen abgestimmtes Handrefraktometer der Firma Bellingham & Stanley, GB verwendet. Damit konnte mit einiger Übung schon ab Mengen von 0,1 Mikrolitern die Konzentration bestimmt werden. Die Skala dieses Refraktometers war auf 0-50% geeicht. Bei Verdacht auf höhere Konzentrationen oder bei zu geringen Nektarmengen wurde zusätzlich Aqua dest. in dieselbe Kapillare aufgesaugt, die Menge des dazugegebenen Wassers notiert und anschließend die Zuckerkonzentration der aus der Kapillare ausgeblasenen Flüssigkeit wieder refraktometrisch bestimmt. Bei Blüten mit sehr kleinen Nektarmengen (bes. einige Asteraceen...) wurde manchmal der Nektar mehrerer Blüten hintereinander mit derselben Kapillare aufgesaugt. Die erhaltenen Werte wurden nachher gemittelt. Diese Vorgangsweise ist legitim, da die größten Schwankungen des Nektarangebots zwischen verschiedenen Populationen einer Pflanzenart und die geringsten zwischen verschiedenen Blüten einer Infloreszenz und verschiedenen Infloreszenzen eines Pflanzenindividuums gemessen wurden (LANZA et al. 1995).

Die Nektarmessungen erfolgten in fünf zweistündigen Intervallen von 9.00 h - 19.00 h MEZ (8.00 h - 18.00 h Sommerzeit) (9.00 h - 11.00 h, 11.00 h - 13.00 h, 13.00 h - 15.00 h, 15.00 h - 17.00 h, 17.00 h - 19.00 h). Dabei wurden innerhalb eines zweistündigen Intervalls (= 1 Meßgang) jeweils zehn Blüten einer Pflanzenart (bei seltenen Arten nur fünf) auf Menge und Konzentration des Nektars untersucht. Es wurde darauf geachtet, daß die Blüten verschieden alt waren und verschiedene Positionen auf Blütenständen hatten, um nicht z.B. nur frisch aufgeblühte Terminalblüten zu untersuchen. Auch wurden höchstens drei Blüten von einer Pflanze entnommen. An einem Tag konnten in fünf Meßgängen im Regelfall 50 Blüten einer Art untersucht werden. Um einen Vergleich von aktuellem Nektarangebot der Blüten im Tagesverlauf und dem potentiellen Angebot ohne Insektenbesuch zu erhalten, wurde für die meisten Pflanzenarten pro Meßperiode mindestens eine Messung mit abgedeckten Blüten durchgeführt. Dafür wurden die Blüten bzw. Blütenstände für einen Tagesgang mittels eines weißen Plastiknetzes (Maschenweite ca. 1,5 mm) abgedeckt. Durch die weiße Farbe sollte die unvermeidliche Beeinflussung des Mikroklimas der Blüte durch absorbierte Sonnenein-

strahlung reduziert werden (vgl. SCHIFFKORN 1990, KEARNS & INOUE 1993). Die relativ große Maschenweite sollte den Durchzug von Luft ermöglichen, sodaß die relative Luftfeuchtigkeit in der engeren Umgebung der Blüte nicht allzusehr zunahm. Die Auswirkungen gerade der Humidität auf Nektarmenge und -konzentration (CORBET, UNWIN & PRYS-JONES 1979) sind bekannt. Außer wenigen kleinen Käfern und Mücken wurden durch Netze dieser Maschenweite alle größeren Blütenbesucher erfolgreich abgewehrt. Noch feinere Netze wurden wegen der stärkeren Beeinflussung des Mikroklimas der Blüten nicht verwendet.

Um eine massive Tauabsetzung auf dem Netz mit langdauernder Erhöhung der Luftfeuchtigkeit zu verhindern, wurden die Netze morgens erst ab 7.00 Uhr MEZ ausgebracht. Hummeln und andere Blütenbesucher waren zu diesem Zeitpunkt - gerade bei reichlicher Tauablagerung auf den Blüten - noch kaum unterwegs, so daß eine vorherige Leerung des Nektarvorrates der Blüten vor Untersuchungsbeginn äußerst unwahrscheinlich war. Eine Messung des Nektarangebots-Tagesganges mit abgeschirmten Blüten wurde im Regelfall parallel zu einer Messung mit frei zugänglichen Blüten durchgeführt. Dadurch ließ sich ein Vergleich von Messungen unter denselben Wetterbedingungen anstellen. Von den meisten relevanten Pflanzenarten wurden drei Nektar-Tagesgänge à 5 Meßgänge gemessen, zwei ohne und einer mit abgedeckten Blüten. Die Basis für die Messung der Nektardurchschnittsmengen sind also meist 100 frei zugängliche bzw. 50 abgeschirmte Blüten. Bei Arten, die über einen langen Zeitraum blühten, für Hummeln sehr attraktiv waren oder die eine sehr starke Variation des Nektarangebots aufwiesen, wurden mehr als diese drei Standard-Tagesgänge gemessen. Insgesamt erfolgten 1994 bis 1997 706 Meßdurchgänge von 6715 Einzelblüten. Von 46 Pflanzenarten wurden Nektartagesgänge gemessen, zusätzlich von acht Arten Stichproben genommen. Die Häufigkeitsverteilung der Nektarmessungen zeigt Tab. 5.1. Für die genaue Detailergebnisse der Tagesgang-Messungen s. Anhang 5.1.

Messungen erfolgten im Regelfall bei Schönwetter. Dieses wurde definiert durch Niederschlagsfreiheit (außer Tau) und eine mittlere relative Luftfeuchte von weniger als 80% im Zeitraum von 11.00 Uhr bis 15.00 Uhr MEZ (s. Kap. 2.1.2). Temperaturmäßig konnte „Schönwetter“ nicht näher definiert werden, da es gerade am Morgen in Höhen über 2000 m NN nach klarer Nacht sehr kalt sein kann (vgl. Kap. 2.1.1). Weil Hummeln in ihrer Aktivität besonders bei Sonneneinstrahlung bekanntlich relativ unabhängig von der Umgebungstemperatur sind (HEINRICH 1979b), wurde darauf verzichtet, eine Mindesttemperatur für Nektarmessungen festzulegen.

Nicht selten wurden Tagesgangmessungen des Nektarangebots durch Schlechtwettereinbrüche unterbrochen. So blieben einige Tagesgänge nur fragmentarisch. Von einigen wenigen Pflanzenarten, die auch bei Regen für Blütenbesucher zugänglich sind, wurden auch Stichproben bei Schlechtwetter genommen.

Tab. 5.1: Häufigkeitsverteilung der Nektarmessungen.

Table 5.1: Frequency distribution of nectar measurements.

n (Nektar-Tagesgangmessungen)	n (Pflanzenarten)	
	Messungen an frei zugänglichen Blüten	Messungen an abgeschirmten Blüten
Pflanzenart		
4	4 sp.	0 sp.
3	13 sp.	3 sp.
2	22 sp.	10 sp.
1	7 sp.	28 sp.
Stichproben	8 sp.	0 sp.

5.2.1.2. Korrektur der Meßungenauigkeit bei kleinen Nektarmengen

Mit einer Kapillare kann nicht die gesamte Nektarmenge einer Blüte aufgesaugt werden. Ein Bienenrüssel dürfte dagegen mittels der feinen Behaarung den Nektarvorrat wesentlich vollständiger aufnehmen können. Mit sinkender Nektarmenge steigt dieser Fehler (MCKENNA & THOMSON 1983). Für eine Versuchsreihe wurden verschiedene Mengen an Wasser mit jeweils gut geeigneten Kapillaren (0,2 Mikroliter, 1 Mikroliter, 5 Mikroliter) aufgesaugt, vollständig als Tropfen ausgeblasen und nochmals aufgesaugt. Die Differenz zwischen der ersten und zweiten Aufsaugmenge entspricht dem Verlust an Flüssigkeit, die nicht mittels Kapillare aufgesaugt werden konnte (Abb. 5.1). Die in Abb. 5.1 dargestellte, durch Kurvenanpassung an die vorhandenen Meßwerte erhaltene Formel wurde zur Korrektur der gemessenen Nektardaten verwendet. In Blüten, mit 0,1 µl Nektarertrag dürften ca. 65% des vorhandenen Nektars aufgesaugt worden sein, in Blüten mit 0,2 µl ca. 75%. Die erhöhte Viskosität von Zuckerlösungen gegenüber Wasser bedingt bei den hier relevanten Werten zum Teil längere Aufsaugzeiten, aber keine Veränderungen der Aufsaugmenge. Falls die Rückhaltung hochkonzentrierten Nektars durch die hohe Viskosität stärker wäre als die Aufsaugkraft durch die Meßkapillare, wäre er auch für Blütenbesucher mit langem Rüssel kaum mehr aufzunehmen.

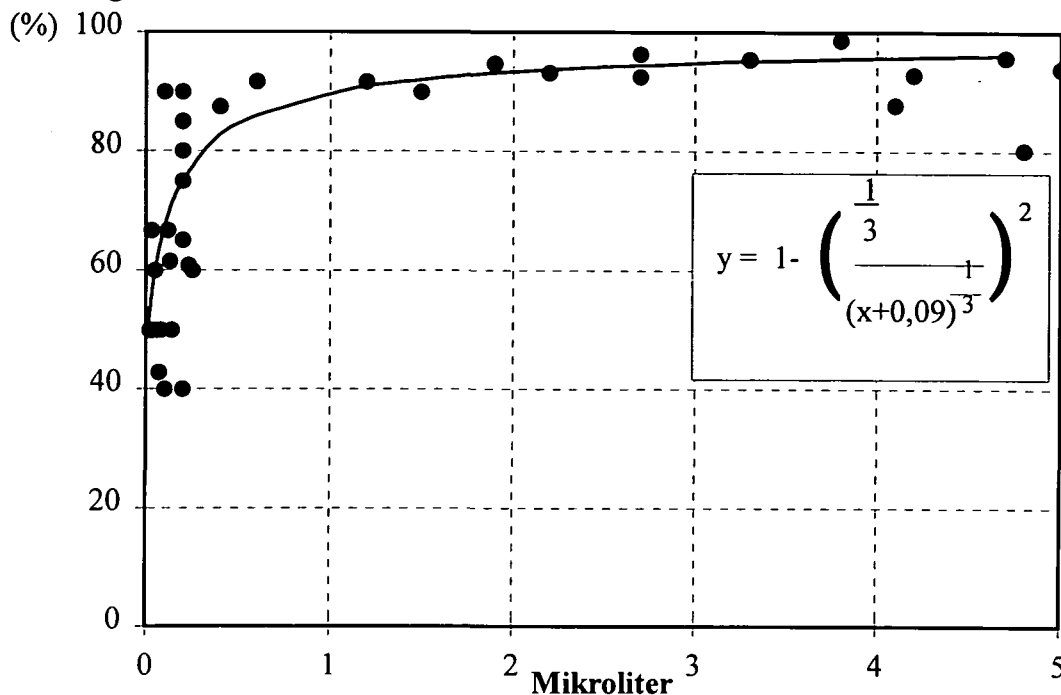
Aufsaugrate

Abb. 5.1: Aufsaugrate von Wasser mittels Mikrokapillaren. Dargestellt ist der aufgesaugte Anteil bei verschieden großer Flüssigkeitsmenge.

Fig. 5.1: Extraction rate of water by microcapillaries. The plot shows proportions drawn up for different quantities of liquid.

5.2.1.3. Weiterverarbeitung der refraktometrischen Daten

Die refraktometrisch gewonnenen Konzentrationsdaten können nicht ohne Weiteres in Energieäquivalente umgerechnet werden. Mittels Refraktometer werden Werte von Gramm Zucker pro Gramm Lösung gemessen. Diese Daten müssen auf Gramm pro Mikroliter umgerechnet werden. Mit steigender Konzentration weichen diese Relationen immer mehr vom Verhältnis 1:1 ab. Mittels einer Eichkurve (SCHIFFKORN 1990, KEARNS & INOUE 1993) bzw. mittels der Regressionsgleichung $y = 0,0046 * C + 0,9946$ (CRUDEN & HERMANN 1983) wurden die Daten korrigiert. Am Ende der Umrechnung steht nach Multiplikation mit der Nektarmenge (μl) die Zuckermenge (mg) pro Blüte.

Auch Unterschiede in der Zuckerzusammensetzung haben Folgen für die optische Aktivität des Gemischs. Die Anteile der einzelnen Zucker im Nektar der verschiedenen Pflanzen wurden wegen des zu hohen Aufwands ebenso wie die Eiweißbestandteile und Lipide nicht analysiert. Wie KEARNS & INOUE (1993) ausführen, entsprechen die optischen Aktivitäten recht gut dem Energiegehalt der einzelnen relevanten Zucker. Deshalb ist im Folgenden immer die Rede von mg Rohrzuckeräquivalent. Peptide und Lipide sind regelmäßige, aber in Nektaren von Blütenpflanzen nur in Ausnahmefällen essentielle Nektarbestandteile (BAKER & BAKER 1982). Sie können durch in das Nektarreservoir hineingefallenen Pollen, durch Gewebeerletzungen beim Blütenbesuch oder durch Speichelbestandteile der Blütenbesucher in den Nektar kommen (BAUER 1983, WILLMER 1980). In vielen der oft recht komplexen Blüten, die von Hummeln genutzt werden, ist der verborgene Nektar recht gut vor dem Hineinfallen von Pollen geschützt. Die Zuckermenge pro Blüte läßt sich ohne Schwierigkeit

in Energiegehalt pro Blüte umrechnen. 1 mg Zucker entspricht dabei ca. 16,2 Joule (PROCTER, YEO & LACK 1996, SOWIG 1988).

5.2.1.4. Errechnung des Nektar-Energiegehaltes pro Blütenstand und pro Fläche

Infloreszenzen, Synfloreszenzen und Blütenkörbchen im weitesten Sinn wurden bei der Blütenzählung den Einzelblüten gleich behandelt (s. Kap. 4.2.1). Um den Energiegehalt des Nektars dieser Blütenstände zu errechnen, wurden die Energiegehalte (Joule pro Blüte) mit der Anzahl der Blüten pro Infloreszenz multipliziert. Die Anzahl der Blüten pro Blütenstand wurde zusammen mit der Blütenerfassung an einem subsample von jeweils mindestens zehn Blüten durchgeführt (Kap. 4.2.1). Bei Pflanzenarten mit körbchen- oder köpfchenförmigen Blütenständen wurde pro Art von mindestens zehn Blütenständen die Anzahl der offenen Blüten ausgezählt (Anhang 5.6). Um die im Nektar verfügbaren Energiemengen pro Fläche zu errechnen, wurden die erhaltenen Werte zusätzlich mit den Blüten- bzw. Infloreszenzzahlen pro 1000 m² dieser Fläche multipliziert.

5.2.2. Pollen

5.2.2.1. Sammlung der Proben

Versuche, verfügbare Pollenmengen von Blüten zu quantifizieren, wurden bisher noch selten in größerem Umfang unternommen. Zwei Methoden wurden dazu in dieser Arbeit auf ihre Praktikabilität getestet:

Methode 1: Mit einem Zahnstocher wurden sämtliche Staubgefäße einer Blüte ausgeschüttelt bzw. ausgestrichen (vgl. KEARNS & INOUE 1993). Die Staubgefäße müssen dazu frei stehen oder hängen und dürfen nicht gegen einen festen Teil (z.B. die Blumenkrone) gedrückt werden. Nur so kann sichergestellt werden, daß nicht mehr Pollen aus den Staubgefäßen gedrückt wird, als im Moment bei einem Blütenbesuch abgegeben würde. Zwar können Hummeln die Staubgefäße kräftig gegen die Blumenkrone drücken, doch kann ihr Körper keinen annähernd so hohen Flächendruck erzeugen wie ein spitzer und harter Gegenstand. Hummeln wurden im Untersuchungsgebiet nicht dabei beobachtet, daß sie die Staubgefäße von Nahrungspflanzen mit den Mandibeln bearbeiteten, um zu mehr Pollen zu kommen, wie das andere Bienen durchaus tun (WESTERKAMP 1996). Bei Blüten mit sekundärer Pollenpräsentation an Griffelhaaren, die einen wesentlichen Teil des Nahrungsspektrums der Hummeln ausmachen (Campanulaceen, Asteraceen) ist der Griffel oft sehr kräftig. Hier wurde aller Pollen abgestreift, der mit Streichbewegungen des Zahnstochers zu entfernen war. Beim Abstreifen des Pollens wurden die Staubgefäße und oft die ganze Blüte in kleine Plastikgefäße gehalten. Diese wurden nach erfolgter Pollenentnahme sofort verschlossen und möglichst bald tiefgefroren

Methode 2: Ein Objektträger wurde mit einem geeigneten, klebrigen Mittel (z.B. Glycerin-Gelatine) in nicht zu flüssiger Konsistenz bestrichen. Die Staubgefäße wurden nachher leicht auf diesen Objektträger gestoßen. Bei Arten mit sekundärer Pollenpräsentation (s.o.) wurde der Griffel mit dem anhaftendem Pollen auf dem Objektträger gedreht. Anschließend wurde mittels eines weiteren Tropfens Glycerin-Gelatine ein Deckgläschen befestigt. Die Proben wurden nach einer leichten Antrocknung ebenfalls tiefgefroren. Selbstverständlich lassen sich mit beiden Methoden nur Annäherungswerte an die tatsächliche Pollenabgabe erzielen. Doch dürften die mit beiden Methoden erhaltenen Pollenmengen größenordnungsmäßig durchaus den Mengen entsprechen, die eine Hummel in der Realität aus der Blüte streift.

Das aktuelle Pollenangebot einer Blüte wird im Gegensatz zum Nektar nicht vollständig von der Hummel abtransportiert. Teile des Pollens gehen beim Kontakt Staubgefäß (oder sekundärer Pollenpräsentationsapparat) - Biene verloren. Weiterer Pollen geht verloren, wenn er vom Haarkleid in die Sammeleinrichtung gebürstet wird. Ein Teil des Pollens schließlich gelangt an Körperpartien, von denen er nicht weggebürstet werden kann (vgl. WESTERKAMP 1995). Durch die verwendete Methodik läßt sich allein das Pollenangebot einer Blüte errechnen, nicht aber der echte Pollengewinn eines Blütenbesuchers pro Zeit. Deshalb ist in dieser Arbeit im Folgenden vom „aktuellen Pollenangebot“ der Pflanze und vom „potentiellen Pollengewinn“ die Rede. Der reale Pollengewinn für die Sammlerin dürfte ein mehr oder weniger konstanter Bruchteil dieses potentiellen Pollengewinnes sein.

Einige Hummelarten schüttelten Pollen durch Vibration der Thoraxmuskulatur aus den Staubgefäßen („buzzing“ - vgl. BUCHMANN 1983). Diese Methode, bei der auch die Frequenz der Vibration eine Rolle spielt, konnte im Feld nicht adäquat nachgeahmt werden. Möglichst vollständiges Ausschütteln der Staubgefäße ohne Zerstörung der Staubbeutel dürfte allerdings ebenfalls den Großteil des verfügbaren Pollens der so besammelten Pflanzenarten zutage befördern. Blüten mit klassischer Streueinrichtung (z.B. Solanaceen, Boraginaceen) (CORBET, CHAPMAN & SAVILLE 1988) kamen im Gebiet nur selten vor (z.B. *Vaccinium* sp.). Gerade bei Arten dieser Gattung konnte allerdings der gesamte verfügbare Pollen zweifelsfrei herausgeschüttelt werden. Zur Zeit maximaler Pollenabgabe ist größte Vorsicht im Hantieren mit den Staubgefäßen angebracht. Gerade bei Blüten, die schon länger nicht mehr besucht worden sind, reicht schon eine leichte Erschütterung aus, um eine Pollenwolke davonschweben zu lassen. Allerdings dürften auch Anflug und Landung einer Hummel zu Pollenverlusten führen.

Pollenproben wurden wie die Nektarproben in Tagesgängen zu den gleichen Zeiten genommen (s. Kap. 5.2.1.1). In jedem Zeitraum wurde der Pollen von 10 Blüten verschiedener Altersstadien und verschiedener Position an einem Blütenstand abgesammelt. Im Jahr 1994 wurden im Regelfall fünf Proben mittels Methode 1 gesammelt und fünf mittels Methode 2. Wegen Schwierigkeiten mit der Auswertung von Methode 2 wurden ab 1995 nur mehr Proben mit Methode 1 genommen.

Um den Einfluß der Blütenbesucher auf das aktuelle Pollenangebot festzustellen, wurden ebenfalls Pollenproben an frei zugänglichen und an abgeschirmten Blüten genommen (Methode s. Kap. 5.2.1.1). Im Regelfall sollten von jeder Pflanzenart, die öfters von Hummeln besucht wurde, mindestens ein Tagesgang von frei zugänglichen und ein Tagesgang von abgeschirmten Blüten ausgewertet werden. In den gleichen Fällen wie bei den Nektarproben angeführt (Kap. 5.2.1.1) wurden mehr Proben pro Pflanzenart genommen. Insgesamt wurden in den Jahren 1994 bis 1997 2846 Pollenproben von 35 Pflanzenarten genommen und ausgezählt. Tab. 5.2 zeigt die Häufigkeitsverteilung der Pollenprobenentnahme

Tab. 5.2: Häufigkeitsverteilung der Pollenzählungen.

Table 5.2: Frequency distribution of pollen-counts.

n (Pollen-Tagesgangzählungen)	n (Pflanzenarten)	
	Zählungen an frei zugänglichen Blüten	Zählungen an abgeschirmten Blüten
Pflanzenart		
2	8 sp.	1 sp.
1	25 sp.	28 sp.
Stichproben	2 sp.	0 sp.

5.2.2.2. Auszählen der Pollenproben

Die Auszählung der Pollenproben, die mit Methode 1 gesammelt wurden, erfolgte mittels eines Hämatocytometers (Typ Fuchs-Rosenthal) unter dem Mikroskop. Die Gefäße mit den Pollenproben wurden aufgetaut, in jedes Gefäß wurde 1 ml 95% Alkohol gegeben und die Probe gut geschüttelt. Aus jeder Probe wurden 10 Teilmengen entnommen, wobei vorher jedesmal kräftig geschüttelt wurde, um ein Absetzen der Pollenkörner zu vermeiden. Diese wurden dann unter dem Hämatocytometer ausgezählt und die erhaltenen Pollenzahlen addiert. Die Anzahl der real in der Probe vorhandenen Pollenkörner wurde folgendermaßen aus den vorliegenden Pollenzahlen errechnet:

$$\text{Inhalt einer Fuchs-Rosenthal-Zählkammer} = 3,2 \text{ mm}^3 * 10 \text{ Messungen} = 32 \text{ mm}^3$$

$$\text{Anteil der ausgezählten Proben} = 32 \text{ mm}^3 / 1000 \text{ mm}^3 (=1 \text{ ml}) = 3,2\%$$

$$\text{gezählte Pollenanzahl } x = 3,2\%$$

$$\text{reale Pollenanzahl } y = 100\%$$

$$y = x * 31,25$$

Die Auswertung der mit Methode 2 erhaltenen Pollenproben erfolgte durch Auszählen eines Teils der Probe. Mittels eines Okularrasters konnten Felder abgegrenzt werden. Jedes 7. Feld wurde ausgezählt und die Pollenzahlen anschließend mit 7 multipliziert.

Beide Methoden haben Nachteile: Der Hauptnachteil von Methode 1 ist der größere Zeitaufwand. Er betrug für eine Probe á 10 Teilmengen ca. 8 Minuten, für eine Gesamtpollenprobe á 5 Blüten 40 Minuten und für einen Tagesgang des Pollenangebots á 5 Messungen 200 Minuten = ca. 3½ Stunden. Der Zeitaufwand ließe sich mit einem elektronischen Zählgerät deutlich verringern. Allerdings können Fremdkörper, die oft sehr zahlreich mit dem Pollen in die Gefäße kommen (Härchen, Sporen und Pollen benachbarter Windbestäuber) wohl nur optisch sicher ausgeschieden werden. Ein zweiter Nachteil von Methode 1 ist, daß zu wenig intensives Schütteln des Gefäßes vor der Probenentnahme leicht zu Fehlern führen kann, da sich die Pollenkörner relativ rasch absetzen. Dies könnte eventuell durch ein anderes Lösungsmittel, in dem sich Pollen weniger schnell absetzt, vermieden werden.

Methode 2 hat zwei gravierende Nachteile: Bei unvorsichtigem Hantieren und Wind gelangt leicht Pollen neben den Objektträger. Die realen Pollenmengen werden somit unterschätzt. Ein zweiter, gravierenderer Nachteil ist, daß sich Pollen von Pflanzen, die diesen sehr reichlich (z.B. *Campanula*) abgeben, in mehrschichtigen Lagen ansammelt und nicht ausgezählt werden kann. Auszählungen unterschätzen die realen Pollenmengen, wie aus Vergleichen mit Pollenzahlen hervorgeht, die durch Methode 1 ermittelt wurden. Ähnliche Verfälschungen treten bei Blüten auf, die den Pollen sehr gezielt auf kleinem Raum abgeben (z.B. manche Papilionaceen und *Vaccinium*).

5.2.2.3. Messung der Größe und Berechnung des Volumens eines Pollenkorns

Das Volumen ist gegenwärtig wohl das einzige brauchbare Maß, um Pollenangebote verschiedener Pflanzenarten miteinander zu vergleichen. Die verschiedene Qualität einzelner Pollensorten, was Nährwert und Attraktivität für Bienen betrifft (vgl. MAURIZIO & GRAFL 1982, REGALI & RASMONT 1995), muß notgedrungen außer acht bleiben, obwohl blütenbesuchende Hummeln neben der Menge auch die Qualität des dargebotenen Pollens einschätzen können (BUCHMANN & CANE 1989, HARDER 1990).

Von jeder Pflanzenart, deren Pollenangebot im Lauf dieser Untersuchung erhoben wurde, wurde mindestens eine Probe gesammelt und tiefgefroren. Zehn Pollenkörner davon wurden später trocken unter dem Mikroskop vermessen (s. Anhang 5.5). Da Pollen in einer Flüssigkeit stark quillt, war die Messung im Trockenen unabdingbar, um zu vergleichbaren Volumensangaben zu kommen. Bei kugeligen Pollenkörnern wurde der Durchmesser erhoben; dies allerdings in drei verschiedene Richtungen, um Täuschungen zu vermeiden. Bei allen anderen wurden die drei Raumachsen vermessen. Das Volumen der Pollenkörner wurde geschätzt. Dazu wird ein langgestrecktes Pollenkorn als aus einem Zylinder und zwei Halbkugeln zusammengesetzt gedacht. (Abb. 5.2). Runde oder annähernd runde Körner bestehen nur aus zwei Kugelhälften (Abb. 5.2: $l = 2d$). Viele Pollenkörner sind annähernd tetraederförmig mit meist etwas konvexen Oberflächen. Ihr Volumen wurde wie eine Kugel berechnet, mit $d = (a+b+c)/3$, wie in Abb. 5.2.1.d.

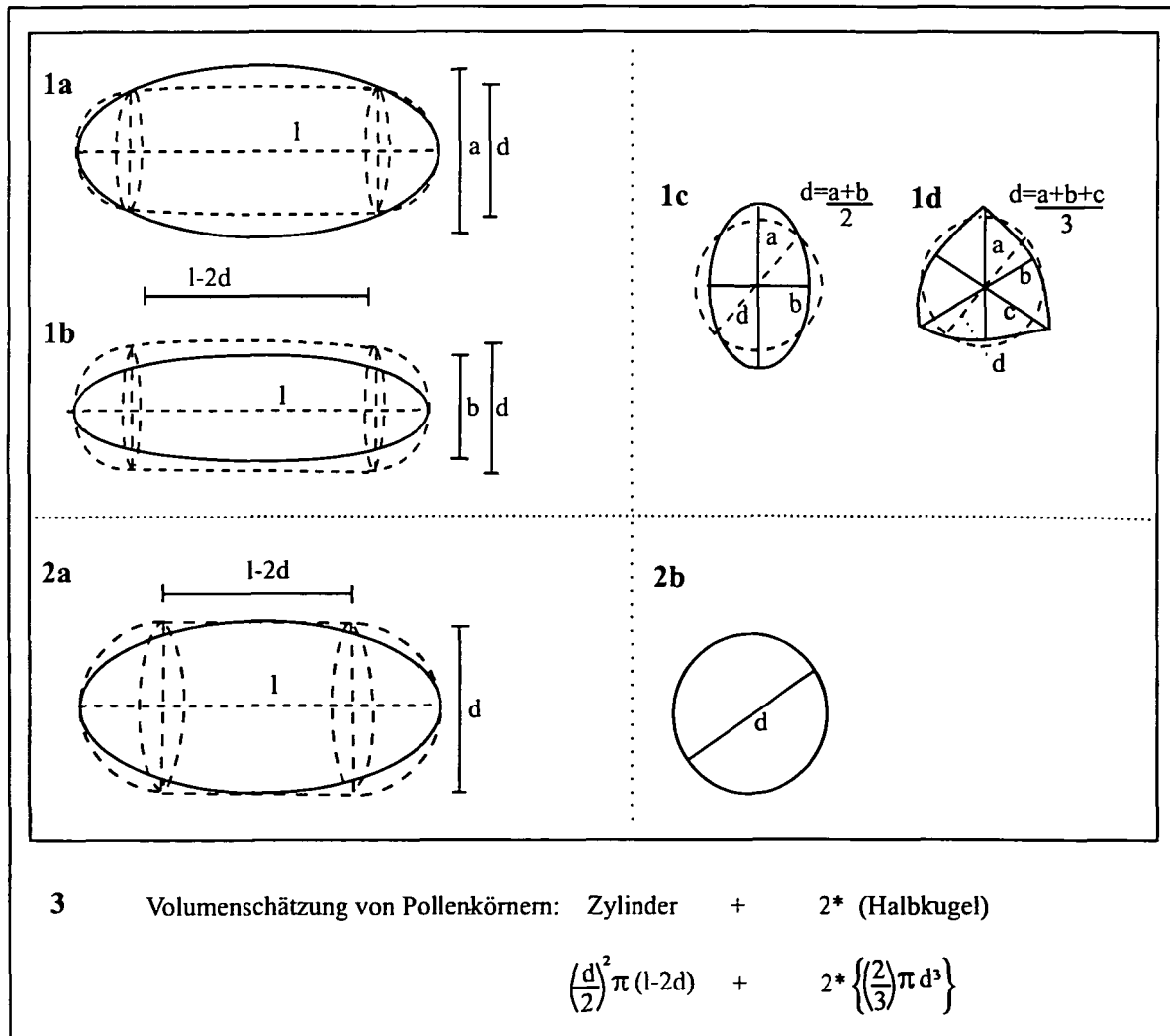


Abb. 5.2: Messung des Volumens eines Pollenkornes

1. bei einem Pollenkorn mit drei verschieden langen Achsen;
 - 1.a.: Seitenansicht: Breitseite;
 - 1.b.: Seitenansicht: Schmalseite;
 - 1.c.: Aufsicht: elliptischer Querschnitt;
 - 1.d.: Aufsicht: \pm dreieckiger Querschnitt;
2. bei einem drehrunden, längsgestreckten Pollenkorn;
 - 2.a.: Seitenansicht;
 - 2.b.: Aufsicht;
3. Volumenberechnung.

Fig. 5.2: Volume measurement of a pollen grain

1. for a pollen grain with three axes of different length:
 - 1.a.: side view: broad side;
 - 1.b.: side view: narrow side;
 - 1.c.: top view: elliptic cross-section;
 - 1.d.: top view: \pm triangular cross-section;
2. for a circular, elongated pollen grain;
 - 2.a.: side view;
 - 2.b.: top view;
3. calculation of volume.

5.2.2.4. Volumen des aktuellen Pollenangebotes einer Blüte

Das Volumen des aktuellen Pollenangebotes wurde durch Multiplikation des Durchschnittsvolumens eines Pollenkornes mit der Anzahl der Pollenkörner in einer Probe errechnet. Die verschieden enge Packung diverser Pollensorten konnte dabei nicht berücksichtigt werden. Da die Pollenproben in definierten Zeitabständen gesammelt wurden, konnten allerdings genaue Angaben über das Pollenvolumen gemacht werden, das zu verschiedenen Tageszeiten zur Verfügung stand. Die Errechnung des aktuellen Pollenangebotes pro Infloreszenz oder pro Fläche erfolgte wie die Errechnung des Nektarangebotes (Kap. 5.2.1.4).

5.2.3. Blüteneigenschaften

Zur Erfassung von Corollalänge, Blumentyp und Blütenfarbe s. Kap. 4.2.2.

5.2.4. Zeitaufwand beim Blütenbesuch

5.2.4.1. Datenaufnahme

Zwei Methoden kamen zur Anwendung.

1. Blütenbesuchende Hummeln wurden mit einer Videokamera gefilmt und die Filme dann in Zeitlupe mit dem Computerprogramm „The Observer“, Version 3.0. der Firma Noldus Information Technologie b.v., NL analysiert.

2. Mittels eines „Hand Held Computers“ der Firma „Psion“, auf dem die Aufnahmesoftware des Programmes „The Observer“ installiert war, wurden die Aktivitäten blütenbesuchender Hummeln in Echtzeit aufgenommen. Dies gelang mit einiger Übung zufriedenstellend, war jedoch - wie auch die Durchführung der Videoaufnahmen - manchmal in abschüssigem Gelände nicht einfach. Die Daten wurden vom Kleincomputer auf einen PC überspielt und dort wie die Daten aus den Video-Aufnahmen analysiert.

Videoaufnahmen bewährten sich besonders bei Hummeln, die an Blütenständen saugten. Die schnellen Bewegungen von Kopf und Proboscis ließen sich kaum in Echtzeit aufnehmen. Andererseits waren die mehr oder weniger still sitzenden Hummeln ein leicht zu filmendes Objekt. Blütenbesuche an Einzelblüten mit ausgedehnteren Flugstrecken dazwischen waren dagegen mit dem Mikrocomputer besser aufzunehmen, da bei dieser Methode nach Automatisierung der Tastenbedienung das Objekt nicht so leicht aus dem Blick gerät.

5.2.4.2. Auswertung

Die Auswertung der Felddaten erfolgte mit Hilfe der Komponenten des Computerprogrammes „The Observer“. Statistische Tests wurden mittels „Excel“ und „SPSS“ durchgeführt.

Ausgewertet wurden

- die durchschnittliche Flugdauer pro Blüte,
- die durchschnittliche Blütenbesuchszeit (= Bearbeitungszeit + Saugzeit).

Mit diesen Daten konnten folgende Parameter errechnet werden:

- der durchschnittliche Energiegewinn pro Zeiteinheit für jede Pflanzenart (der Energiegewinn pro Blüte ist bekannt: s. Kap. 5.3.1);
- der durchschnittliche Energieverbrauch pro Zeiteinheit für jede Pflanzenart (vgl. Kap. 7). Dieser setzt sich zusammen aus dem Aufwand für Flug und dem für „nichtfliegende Aktivitäten“ (= Blütenbesuchszeit + Krabbeln, Putzen...). Der Energieaufwand für Flug und Thermoregulation wurde nach SOWIG (1988) berechnet. Folgende Gleichungen wurden verwendet:

$$(1) \quad C_{\text{ges}} = C_{\text{sitz}} + C_{\text{th}} + C_{\text{fl}}$$

C_{ges} : Gesamtenergieverbrauch
 C_{sitz} : Energieverbrauch beim Sitzen
 C_{th} : Energieverlust über den aufgeheizten Thorax
 C_{fl} : Energieverbrauch während des Fliegens

$$(2) \quad C_{\text{sitz}} = c \cdot m_h \cdot (1 - p)$$

c : relativer Energieverbrauch des Thorax einer Hummel = 122,4 J (zur Herleitung s. SOWIG (1988), wobei die Kalorienwerte in Joule umgerechnet wurden)

m_h : Leergewicht einer Hummel in Gramm

$1 - p$: Anteil der Zeit, den die Hummel sitzend verbringt

$$(3) \quad C_{\text{th}} = \max (C_p - C_{\text{hflieg}} - C_{\text{hsitz}}, 0)$$

C_p : passiver Energieverlust
 C_{hflieg} : Aufheizung des Thorax während des Fliegens
 C_{hsitz} : Aufheizung des Thorax während des Sitzens

$$(4) \quad C_p = k' (T_{\text{Th}} - T_a)$$

k' = 22,3 ($m_h / 2,95$)^{0,45}

T_{Th} : Thoraxtemperatur (als 37°C angenommen)

T_a : Außentemperatur

$$(5) \quad C_{\text{hflieg}} = 811,6 * m_g * p$$

m_g : Gesamtmasse, wurde mangels Meßwerten mit $1,2 * m_h$ angenommen
 p : Anteil der Zeit, den die Hummel fliegend verbringt

$$(6) \quad C_{\text{hsitz}} = 0,67 * c * m_h$$

$$(7) \quad C_{\text{fl}} = 1593,5 * m_g * p$$

Für detailliertere Hinweise dazu s. Kap. 7.2.1). Als Außentemperatur wurde das Mittel der bei allen Hummelbesuchen an der betreffenden Pflanzenart gemessenen Werte genommen (s. Kap. 2.1.2). Die Körpermasse m_h wurde einheitlich mit 170 mg angenommen. Dies entspricht ungefähr der mittleren Körpermasse einer Arbeiterin (eigene Messungen). Der Energieaufwand für nichtfliegende Aktivitäten wurde dem Aufwand für Thermoregulation gleichgesetzt, da der Aufwand für Muskelbewegungen in Beinen und Saugmuskulatur demgegenüber zu vernachlässigen ist (HEINRICH 1979b).

- Aus durchschnittlichem Energiegewinn und -verbrauch ließ sich die mittlere Energiebilanz pro Zeiteinheit bei Ausbeutung jeder Pflanzenart ermitteln.

5.2.5. Statistik

Die Nektarmengen der mit Netzen abgedeckten und der offenen Blüten wurden mittels t-Test für gepaarte Stichproben auf signifikante Abweichung gegeneinander getestet. Diese wurden ebenso wie Korrelationen mittels des „SPSS“-Programm Pakets errechnet.

Die Pollenzahlen pro Messung, die mit beiden in Kap. 5.2.2.1 angeführten Methoden gewonnen wurden, wurden ebenfalls mittels t-Test auf gleiche Mittelwerte getestet. Ein Test über alle Mittelwerte ergab mit 99,69% Sicherheit eine Verschiedenheit der mit Methode 1 und 2 erzielten Ergebnisse ($n = 223$), worauf die Verhältnisse bei den einzelnen Arten genauer untersucht wurden. Bei elf Arten konnte mit mindestens 95% Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß sich die Mittelwerte der Pollenzahlen unterschieden, die mit Methode 1 bzw. Methode 2 erhoben wurden. Für diese Arten wurden die Ergebnisse aus Methode 2 ausgeschieden. Diese elf Arten - *Bartsia alpina*, *Calluna vulgaris*, *Campanula barbata*, *Erica carnea*, *Gentiana acaulis*, *Phyteuma persicifolium*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Saxifraga oppositifolia*, *Salix* sp., *Vaccinium myrtillus* - zeichneten sich alle außer *Saxifraga oppositifolia* durch hohe Pollenzahlen oder sehr punktgenaue Pollenabgabe auf einen kleinen Raum aus. Durch dichte Überlagerung mehrerer Pollenschichten wurde bei Auszählungsversuchen mittels Methode 2 wohl die reale Pollenzahl erheblich unterschätzt. Nach Ausscheiden besagter Arten konnte eine Gleichheit der Mittelwerte angenommen werden, die mit beiden Methoden errechnet wurden (t-Test für Differenzen (CLAUSS, FINZE & PARTZSCH 1994), $p = 92,86\%$).

Das Verhältnis des Zucker- und Pollenangebots abgeschirmter und offener Blüten im Jahresverlauf wurde mittels Oneway-ANOVA auf Gleichheit der Mittelwerte getestet. Im Falle nicht gleicher Mittelwerte und Varianzen wurde der Test nach Tamhane angewandt, um die einzelnen Meßwerte zu vergleichen.

5.3. Ergebnisse

5.3.1. Ressourcenangebot der einzelnen Pflanzenarten

5.3.1.1. Nektar

Tab. 5.3 zeigt die Tagesmittel der Zuckermengen (in mg Rohrzucker-Äquivalent). Für weitere Berechnungen wurden die Zuckermengen in Joule pro Blüte als Maß des Brutto-Energiegewinnes pro Blüte umgerechnet.

Tab. 5.3: Tagesmittel der Zuckermengen (mg Rohrzucker-Äquivalent)

a: Zuckermenge in zugänglichen Blüten;

b: Zuckermenge in abgeschirmten Blüten;

n_a , n_b = Anzahl der Tagesgang-Messungen, die zur Ermittlung von a und b herangezogen wurden. Jede vollständige Tagesgang-Messung beinhaltet 50 Einzelmessungen (s. Kap. 5.2.1.1).

Table 5.3: Daily means of sugar amounts (mg sucrose-equivalent).

a: sugar amount in accessible flowers;

b: sugar amount in bagged flowers;

n_a , n_b = number of all-day measurements, used for determining a and b. Complete all-day measurements include 50 single measurements (see chapter 5.2.1.1).

Art	a		b		b/a	n_a	n_b
<i>Aconitum napellus</i>	100,25	75,95	356,67	101,26	3,5578	2	1
<i>Aconitum variegatum</i>	134,22	55,78	269,13	120,98	2,0051	2	1
<i>Aconitum vulparia</i>	746,71	539,49	351,86	199,25	0,4712	2	1
<i>Anthyllis vulneraria</i>	84,82	72,97	146,67	78,77	1,7292	3	1
<i>Astragalus frigidus</i>	11,86	2,67				0,4	
<i>Bartsia alpina</i>	16,18	18,16	18,33	18,48	1,13329	2	1
<i>Calluna vulgaris</i>	0,67	1,22	0,70	0,45	1,0448	3	2
<i>Campanula barbata</i>	278,00	275,46	59,50	43,23	0,2140	2,5	1
<i>Campanula scheuchzeri</i>	127,86	96,91	253,71	84,51	1,9843	4	1
<i>Carlina acaulis</i>	0,54	1,60	2,95	3,11	5,4630	2	2
<i>Carduus defloratus</i>	8,23	8,97	25,70	20,45	3,1227	3	2
<i>Cirsium spinosissimum</i>	24,23	25,26	37,53	27,92	1,5489	4	3
<i>Crocus albiflorus</i>	160,71	224,04	141,31	72,22	0,87893	2	1
<i>Dactylorhiza sambucina</i>	0,00					0,2	
<i>Daphne striata</i>	13,55	27,20				2	
<i>Dentaria enneaphyllos</i>	150,89	23,18				1	
<i>Epilobum angustifolium</i>	9,50	8,90				1	
<i>Erica carnea</i>	20,80	16,15	21,59	21,16	1,0380	3	1
<i>Gentiana acaulis</i>	576,55	272,27	697,05	349,83	1,2090	3	2
<i>Gentiana germanica</i>	17,80	11,79	11,39	16,11	0,6399	2	0,4
<i>Geranium sylvaticum</i>	19,33	11,44	55,43	27,20	2,8676	2	1
<i>Knautia longifolia</i>	2,60	2,26	15,47	3,81	5,9500	3	1
<i>Loiseleuria procumbens</i>	3,84	7,72	8,53	19,24	2,2214	3	2
<i>Lotus corniculatus</i>	41,74	47,03	19,70	16,25	0,4720	2	1
<i>Oxytropis campestris</i>	70,50	78,09	43,86	14,09	0,6221	3	1
<i>Pedicularis elongata</i>	4,99					0,2	
<i>Pedicularis foliosa</i>	43,26	38,72	52,34	19,39	1,2099	2	1
<i>Pedicularis rostrato-capitata</i>	3,68	3,30				0,6	
<i>Phyteuma globulariifolium</i>	24,86	30,25	65,71	59,00	2,6432	2	1
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	6,73	8,48	16,16	5,79	2,4012	2	1

Art	a		b		b/a	n _a	n _b
<i>Phyteuma persicifolium</i>	6,63	5,23	27,92	27,08	4,2112	2	1
<i>Phyteuma orbiculare</i>	81,30	80,23	69,27	30,73	0,8520	3	1
<i>Primula minima</i>	50,34	24,43	52,39	22,35	1,0407	2	1
<i>Rhinanthus glacialis</i>	43,37	55,72	22,21	9,45	0,5121	3	1,6
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	165,46	143,13	316,70	74,48	1,9141	2	1
<i>Salix helvetica</i> ♂	2,17	1,95	1,35	1,39	0,6221	1	1
<i>Salix</i> sp. ♂	0,60	0,66	0,84	1,42	1,4000	2	1,2
<i>Salix</i> sp. ♀	1,29	2,23	1,26	1,89	0,9767	1,4	1,4
<i>Saxifraga androsacea</i>	0,38	0,85				1	
<i>Saxifraga oppositifolia</i> ¹	12,38	6,09	13,82	6,36	1,1163	1,4	1,4
<i>Scabiosa lucida</i>	1,17	1,29	3,42	2,77	2,9231	2	1
<i>Silene acaulis</i>	38,43	43,15				1	
<i>Silene vulgaris</i>	27,81	61,09	61,93	31,11	2,2269	3	0,6
<i>Soldanella alpina</i>	77,74	66,05	95,83	75,46	1,2327	2	2
<i>Soldanella pusilla</i>	18,28	19,07	59,00	30,74	3,2276	2	1
<i>Solidago virgaurea</i>	2,21					0,2	
<i>Traunsteinera globosa</i>	1,49					0,2	
<i>Trifolium pratense</i>	40,10	27,44	36,48	11,08	0,9097	4	1
<i>Tussilago farfara</i>	0,94	0,14				0,6	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	60,12	69,10	36,86	40,62	0,6131	5	2
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	15,48	22,74	24,75	32,69	1,5988	1	1
<i>Viola biflora</i>	27,50					0,2	

¹ + *Saxifraga rudolphiana*

5.3.1.2. Einfluß des Blütenbesuchs auf das Zuckerangebot im Jahres- und Tagesverlauf

Im Durchschnitt war in den Blüten bei abgeschirmtem Blütenbesuch 1,79 mal mehr Zucker enthalten als bei offenem Blütenzugang (Tab. 5.3, a/b). Der Unterschied war signifikant (U-Test, $p > 95\%$). Die Variation der Nektarmengen war äußerst stark, was sich in den hohen Standardabweichungen der Zuckermengen pro Blüte (s. Anhang 5.1) zeigt. Dies macht einen statistischen Nachweis des Einflusses der Blütenbesucher auf das Nektarangebot im Einzelfall oft schwierig. Öfters kamen bei parallelen Untersuchungen verschiedenartige Ergebnisse zustande. Die Zuckermenge der nicht abgeschirmten Blüten konnte so einmal gegenüber der der abgeschirmten deutlich erniedrigt sein; ein anderes Mal dagegen waren sie sogar erhöht (Anhang 5.3). Bei 130 Messungen waren die Zuckermengen in abgeschirmten Blüten signifikant (t-Test, $p > 90\%$) erhöht. Signifikant erniedrigt waren sie dagegen nur in 40 Fällen. Die Abschirmung von Blüten zeigte aber bei immerhin 303 Messungen (= 64,06%) keine erkennbaren Auswirkungen auf das Zuckerangebot. Das Verhältnis des Zuckerangebots abgeschirmter zu dem zugänglicher Blüten korrelierte signifikant mit der Tageszeit ($r = 0,21261$, $n = 197$, $p > 99\%$). Im Laufe des Tages konnte also in abgeschirmten Blüten zunehmend mehr Nektar gefunden werden als in frei zugänglichen. (vgl. Abb. 5.3). Am Morgen waren abgeschirmte Blüten, die gegenüber zugänglichen Blüten signifikant weniger Zucker enthielten, ungefähr gleich häufig wie solche mit signifikant höherem Zuckerangebot. Im Laufe des Tages hingegen stieg der Anteil von Blüten mit signifikant höherem Zuckerangebot unter Abschirmung.

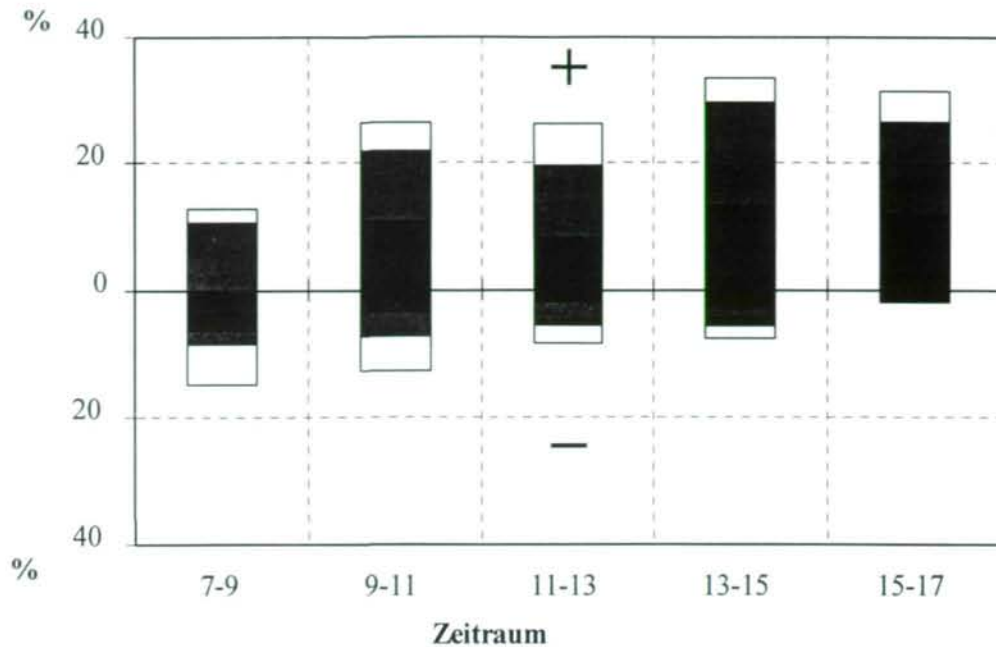


Abb. 5.3: Anteil der abgeschirmten Blüten, deren Zuckerangebot zu verschiedenen Tageszeiten im Vergleich mit frei zugänglichen Blüten signifikant erhöht (+) bzw. erniedrigt (-) war. Signifikanzniveaus:

■ : 99%; ■ : 95%; □ : 90%; n = 197.

Fig. 5.3: Portion of bagged flowers with a sugar supply significantly higher (+) or lower (-) compared to freely accessible flowers at different time of the day. Significance levels:

■ : 99%; ■ : 95%; □ : 90%; n = 197.

Mit der Jahreszeit korrelierte das Verhältnis des Zuckerangebotes abgeschirmter Blüten zu dem zugänglicher Blüten nicht signifikant, wenn man den gesamten Datenbestand als Grundlage heranzog. Vernachlässigte man allerdings Daten vom frühen Morgen bzw. späten Abend ergaben sich signifikante Korrelationen (Tab. 5.4). Der Einfluß der Blütenbesuche auf die Menge des Zuckerangebotes pro Blüte wurde also mit dem Tages- und mit dem Jahresverlauf größer. Die stärkste Abnahme des Zuckerangebotes pro Blüte, bedingt durch Blütenbesuche ist demzufolge also im Herbst zwischen Mittag und Abend zu erwarten. Von Juni bis August war gerade am Abend die stärkste Diskrepanz des Zuckerangebotes zwischen abgeschirmten und zugänglichen Blüten festzustellen (Abb. 5.4). Nur im September und Oktober war gegen Abend kein signifikanter Einfluß des Blütenbesuchs auf das Zuckerangebot mehr feststellbar.

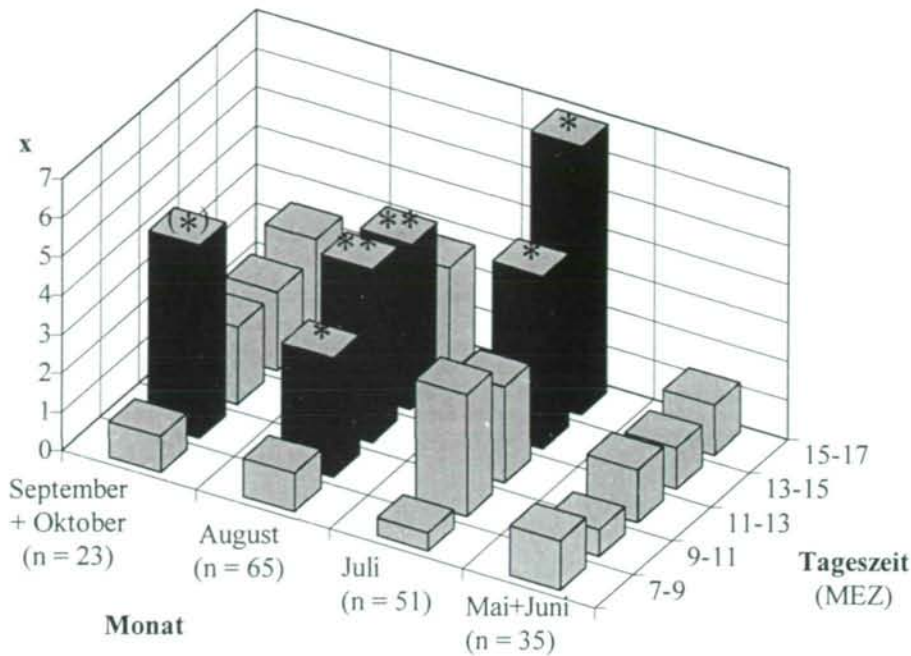


Abb. 5.4: Mittlere Erhöhung des Zuckerangebots von Blüten durch Abschirmung gegen Besucher im Tages- und Jahresverlauf.

Nur die Daten der Meßserien abgeschirmter und zugänglicher Blüten wurden verwendet, die in derselben Dekade gemessen wurden. Dargestellt sind die monatlichen Mittelwerte pro Zeiteinheit. Die Differenzen der Mittelwerte abgeschirmter und zugänglicher Blüten wurden für jede Tageszeit und jedes Monat auf ihre Signifikanz getestet: (t-Test für gepaarte Stichproben, (*): $p > 90\%$; (*): $p > 95\%$; (**): $p > 99\%$).

$$x = \frac{\text{Zuckermenge in abgeschirmten Blüten}}{\text{Zuckermenge in frei zugänglichen Blüten}}$$

Fig. 5.4: Mean increase of sugar supply by bagging of flowers against visitors.

Only data from measurement series of bagged and accessible flowers, conducted in the same decade were taken into account. Monthly averages per time unit are shown. The differences of means of bagged and accessible flowers were tested for significance for each time of the day and each month (t-tests for paired samples, (*): $p > 90\%$; (*): $p > 95\%$; (**): $p > 99\%$).

$$x = \frac{\text{sugar amount in bagged flowers}}{\text{sugar amount in accessible flowers}}$$

Tab. 5.4: Korrelation zwischen Jahreszeit (gemessen als Untersuchungswoche nach dem 1. Mai) und der durchschnittlichen Erhöhung des Zuckerangebots abgeschirmter Blüten im Vergleich zu frei zugänglichen.

r = Korrelationskoeffizient nach Pearson;

n = Anzahl der untersuchten Fälle;

p = Signifikanzniveau.

Table 5.4: Correlation between season (measured as week of investigation after May 1) and the mean increase in sugar amounts in bagged as compared to accessible flowers.

r = correlation coefficient according to Pearson;

n = number of cases investigated;

p = significance level.

Zeitraum	r	n	p
9 - 15 Uhr	0,2637	130	> 99%
11 - 13 Uhr	0,5405	43	> 99,9%

Zuckergehalt abgeschirmter Blüten
Zuckergehalt zugänglicher Blüten

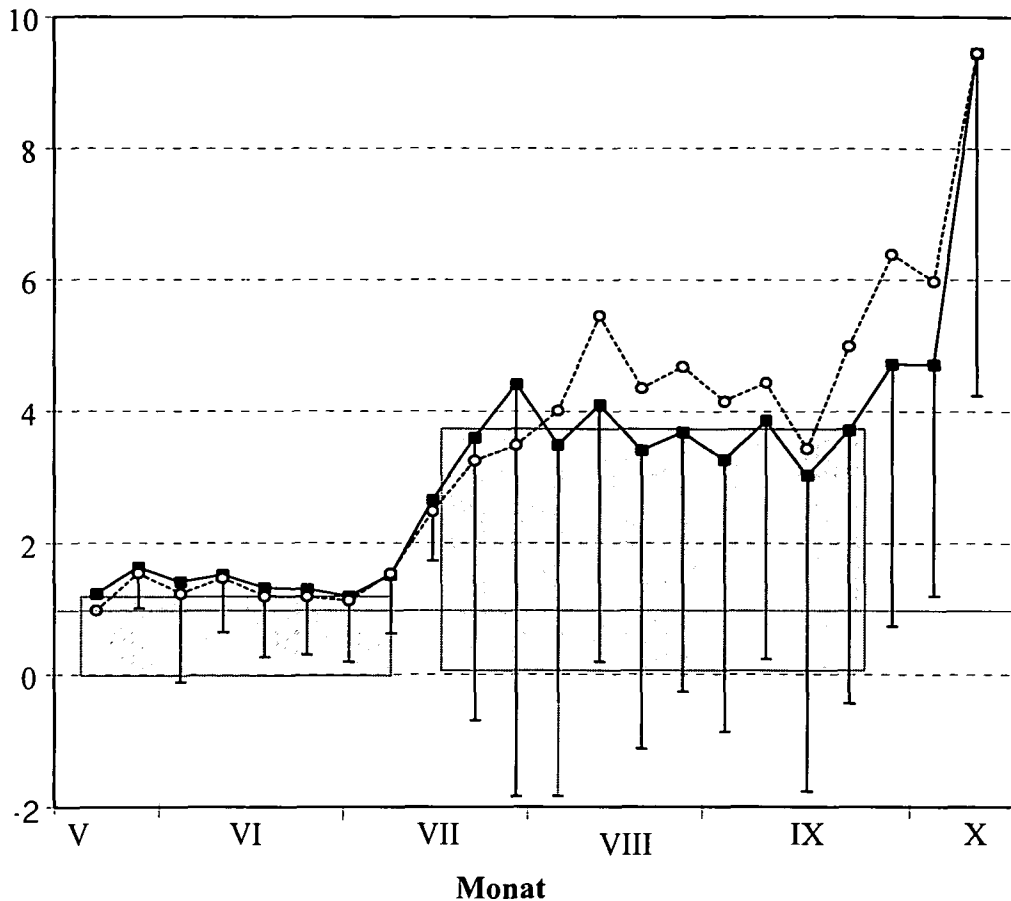


Abb. 5.5: Mittlere Erhöhung des aktuellen Zuckerangebotes durch Abschirmung der Blüten. Datengrundlage sind sämtliche Nektarmessungen und alle Blütenzählungen beider Untersuchungsjahre. Die durchgezogene Linie stellt die Mittel aller Tagesgang-Messungen dar. Die unterbrochene Linie zeigt die Mittelwerte der Messungen zwischen 9.00 Uhr und 15.00 Uhr MEZ. Fehlerlinien bezeichnen die Standardabweichung. Die unterlegten Flächen bezeichnen Zeiten mit einem relativ stabilen Verhältnis des Nektarangebots abgeschirmter Blüten zu dem frei zugänglicher Blüten.

Fig. 5.5: Mean increase of sugar availability by bagging of flowers. Data from all nectar measurements and all flower censuses of both investigation years. The solid line indicates the means of all-day measurements. The broken line shows the means of the measurements taken between 9 a.m. and 3 p.m. CET. Error lines indicate standard deviation. The shaded areas indicate times with a relatively stable nectar supply from bagged and accessible flowers.

Für Abb. 5.5 und folgende wurde das mittlere Zuckerangebot jeder Pflanzenart mit dem jeweiligen Anteil dieser Pflanzenart am gesamten Blütenangebot der von Hummeln genutzten Pflanzen multipliziert (Mittelwerte beider Untersuchungsjahre) (s. Kap. 5.2.1.4). Dies erfolgte jeweils parallel mit den Daten des Zuckerangebots abgeschirmter und zugänglicher Blüten. Die Erhöhung des Zuckerangebots abgeschirmter Blüten war im Mittel der ersten neun Messungen signifikant niedriger als im Mittel aller übrigen (Oneway-ANOVA: $f_1 = 21$, $f_2 = 1289$, $F = 4.861$, $p < 0,01\%$, Test nach Tamhane).

5.3.1.3. Abhängigkeit der Ausbeutung vom Blumentyp und Blütenparametern

Ein Effekt der Corollalänge auf die Differenz des Zuckerangebots abgeschirmter und frei zugänglicher Blüten konnte nur zwischen 12 und 14h MEZ festgestellt werden (Anhang 5.5). Allerdings zeigten verschiedene Blumentypen deutliche Unterschiede (Abb. 5.6). Die größte Differenz (Zuckerangebot pro abgeschirmter Blüte $> 3,5 \cdot$ Zuckerangebot zugänglicher Blüten) war bei den Blumentypen 4 (Stieltellerblumen), 7 (Köpfchen- und Körbchenblumen), 33 (Glöckchenblumen) und 1 (Scheiben- und Schalenblumen) festzustellen. Relativ geringe Unterschiede ergaben sich dagegen bei den Blumentypen 2 (Trichterblumen), 6 (Schiffchenblumen) und 3 (Glockenblumen). Die Blüten der Typen 5 (Lippenblumen) und 9 (Pinsel- und Bürstenblumen) lagen dazwischen.

Zuckergehalt abgeschirmter Blüten Zuckergehalt zugänglicher Blüten

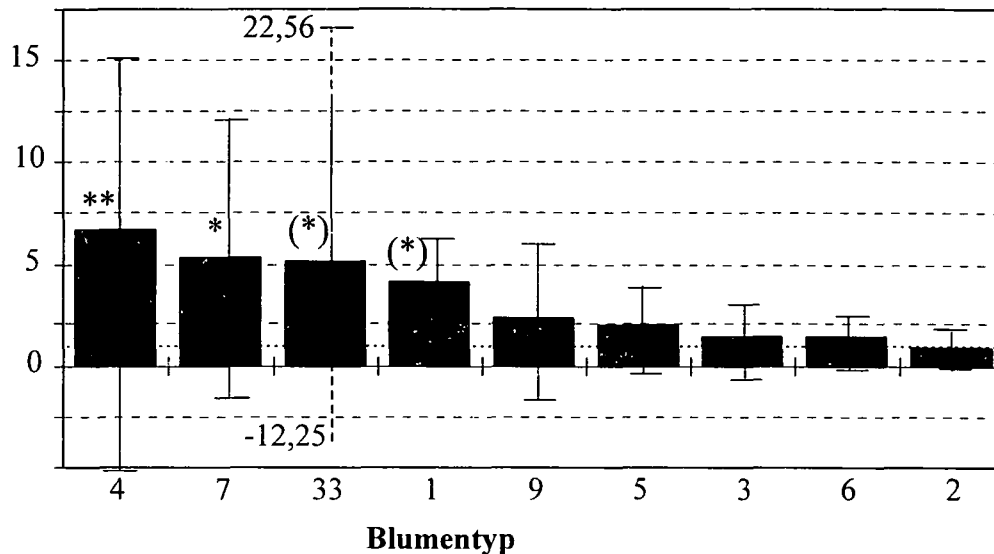


Abb. 5.6: Ausbeutungsgrad (Erhöhung des mittleren Zuckergehalts der Blüten durch Abschirmung) bei den verschiedenen Blumentypen. Die Differenzen der Mittelwerte abgeschirmter und zugänglicher Blüten wurden für jeden Blumentyp auf ihre Signifikanz getestet: (t-Test für gepaarte Stichproben, (*): $p > 90\%$; *: $p > 95\%$; **: $p > 99\%$).

Fig. 5.6: Mean increase of sugar supply by bagging of flowers against visitors. Differences of means of bagged and accessible flowers were tested for significance for each flower type (t-test for paired samples, (*): $p > 90\%$; *: $p > 95\%$; **: $p > 99\%$).

Die Unterschiede zwischen den Blumentypen 1, 4, 7 und 33 einerseits und den übrigen waren signifikant (t-Test für verschiedene Varianzen, $p = 96,35\%$.)

5.3.1.4. Einfluß des Wetters auf den Zuckervorrat der Blüten

Während in Scheiben-, Trichter- und vielen Körbchenblumen das Regenwasser ungehindert in die Blüte laufen und den Nektar verdünnen kann, sind andere Blüten gegen Regenwassereinfluß geschützt. Insbesondere sind dies hängende Blütenglocken oder -glöckchen sowie Lippen- und Schiffchenblumen. In bestimmten Blumentypen können sich während der Niederschlagszeiten sogar größere Nektarmengen ansammeln (Abb. 5.7).

Das Zuckerangebot je Blüte war bei Schiffchen- und Lippenblumen bei Niederschlag deutlich höher als bei Schönwetter (Abb. 5.7.a). Bei den anderen Blumentypen, auch bei denen mit hängenden Glockenblumen, unterschied sich der mittlere Zuckervorrat je Blüte bei Regen nicht wesentlich von dem zugänglicher Blüten bei Schönwetter.

Im Vergleich zu abgeschirmten Blüten (Abb. 5.7.b) war der Zuckervorrat der meisten Blumentypen bei Schlechtwetter erwartungsgemäß abgesenkt. Lippen- und Schmetterlingsblumen allerdings enthielten bei Niederschlag mehr als doppelt so viel Zucker pro Blüte als abgeschirmte Blüten bei Schönwetter. Dieser Unterschied war in beiden Fällen signifikant (t-Test: Lippen- und Schiffchenblumen : Glocken- und Glöckchenblumen: $p = 98,2\%$; Lippen- und Schiffchenblumen : andere Blumentypen: $p = 99,3\%$). Wenn sich in Schlechtwetterperioden mehr Nektar in der Blüte ansammeln kann, als in der vergleichsweise kurzen Abdeckungszeit der Blüte, sollte sich dieser Effekt mit fortschreitender Tageszeit vermindern. Denn dann sammelt sich auch in Blüten, die am Morgen abgeschirmt wurden, eine größere Nektarmenge an. Nach Weglassen der Meßergebnisse, die vor 11 Uhr morgens erhoben wurden und eines Ausreißerwertes (am 20. 8. 1996 wurden in einem Bestand von *Aconitum vulparia* ausnehmend hohe Zuckerwerte gemessen) ergaben sich auch wesentlich geringere Zuckerüberschüsse (s. Abb. 5.8; schraffierter Balken). Zwar war in den Blüten bei Schlechtwetter noch immer 1,71 mal so viel Zucker enthalten wie in zugänglichen Blüten bei Schönwetter (Abb. 5.7.a). Gegenüber den abgeschirmten Blüten (Abb. 5.7.b) ergab sich jetzt allerdings kein signifikanter Unterschied mehr ($x = 1,12$). Die Unterschiede des Zuckergehaltes zwischen den Lippen- und Schiffchenblumen einerseits und den übrigen Blumentypen lagen jetzt unter der Signifikanzgrenze (t-Test: Lippen- und Schiffchenblumen : andere Blumentypen: $p = 84,8\%$).

Zuckerangebot bei Schlechtwetter Zuckerangebot bei Schönwetter

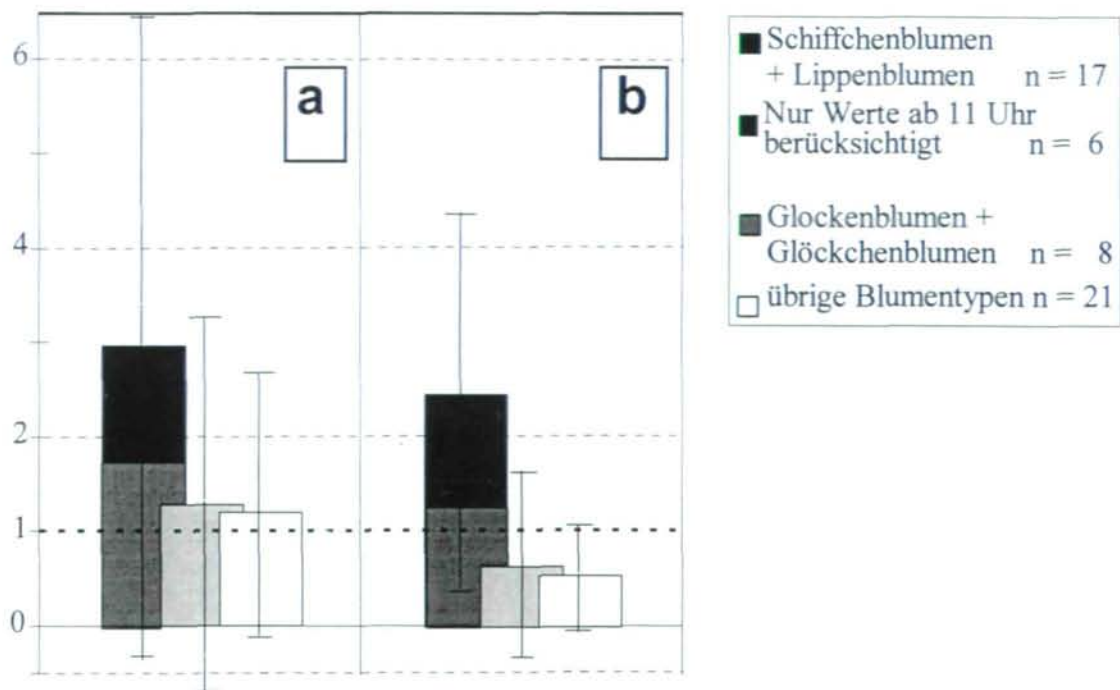


Abb. 5.7: Zuckerangebot verschiedener Blumentypen bei Schlechtwetter im Vergleich zum Angebot bei Schönwetter. (a): im Vergleich mit Daten frei zugänglicher Blüten, (b): im Vergleich mit Daten abgeschirmter Blüten. Zur Definition von Schönwetter s. Kap. 5.2.1.1. Das Zuckerangebot bei Schlechtwetter war bei den meisten Blumentypen (weiße und graue Säulen) gleich hoch wie das Angebot frei zugänglicher Blüten bei Schönwetter (a), aber niedriger als in abgeschirmten Blüten bei Schönwetter (b). Nur in Schiffchen- und Lippenblumen (schwarze Säulen) sammelte sich bei Schlechtwetter deutlich mehr Nektar an als in offenen (a) oder abgeschirmten (b) Blüten dieses Typs bei Schönwetter. Dieser Effekt verminderte sich aber bei Ausschluß der Daten aus dem Zeitraum vor 11 Uhr MEZ (schraffierter Teil der schwarzen Säulen).

Fig. 5.7: Sugar availability of various flower types under bad weather conditions compared to availability during fair weather. (a): compared to data from accessible flowers, (b): compared to data from bagged flowers. For definition of fair weather see chapter 5.2.1.1. For most flower types sugar availability under bad weather conditions was as high as in accessible flowers during fair weather (a), but lower than in bagged flowers during fair weather (b). Only in flag and gullet blossoms (black columns) more nectar accumulated under bad weather conditions than in accessible (a) or bagged (b) flowers of the same type at fair weather. This effect decreased, if data from the time before 11 CET were excluded (hatched part of black columns).

5.3.2. Pollen

5.3.2.1. Pollenzahlen

Tab. 5.5 zeigt die durchschnittlichen Pollenzahlen pro Blüte für die einzelnen Pflanzenarten sowie das Verhältnis des Pollenangebotes abgeschirmter Blüten zu dem frei zugänglicher. Für die genauere Auswertung und die statistische Signifikanzprüfung s. Anhang 5.4.

5.3.2.2. Pollenrößen und Volumina der gesamten Pollenladungen

Tab. 5.6 zeigt das Volumen der Pollenkörner und das mittlere Volumen der gesamten abgegebenen Pollenladung. Das größte Pollenangebot pro Blüte wiesen *Gentiana acaulis*, *Soldanella alpina*, *Crocus albiflorus*, *Pedicularis foliosa*, die *Campanula*-Arten, *Hypericum maculatum* und *Calluna vulgaris* auf. Alle diese Arten außer *Calluna vulgaris* besitzen Einzelblüten. Durchgehend ein kleineres Pollenangebot stellten die Körbchenblumen und die meisten Pflanzen mit größeren Blütenständen zur Verfügung (s. Abb. 5.12).

5.3.2.3. Einfluß des Blütenbesuchs auf das Pollenangebot im Jahres- und Tagesverlauf

Zugängliche und abgeschirmte Blüten unterschieden sich in ihrem aktuellen Pollenangebot weniger deutlich als im Nektarangebot (Anhang 5.4, vgl. Anhang 5.3). Nur beim spät blühenden Blauen Eisenhut *Aconitum napellus* s.l. bewirkte der sehr intensive Blütenbesuch eine nachweisbare Reduzierung des verfügbaren Pollenangebotes. Bei allen anderen Pflanzenarten waren zwar in einigen Meßreihen Unterschiede zwischen abgeschirmten und zugänglichen Blüten signifikant. Doch waren sie ungefähr gleich oft signifikant negativ wie positiv. Bei immerhin 87 Prozent aller Messungen konnte kein signifikanter Unterschied zwischen dem Pollenangebot frei zugänglicher und abgeschirmter Blüten festgestellt werden. Von einigen spät blühenden Pflanzenarten (*Campanula scheuchzeri*, *Cirsium spinosissimum*) konnten allerdings keine Messungen des Pollenangebotes abgeschirmter Blüten durchgeführt werden, da während der Meßgänge Schlechtwetter eintrat oder die Blüten durch frühen Frost abgestorben waren. Andererseits zeigten viele ebenfalls spät blühende Arten nur geringe Unterschiede im aktuellen Pollenangebot abgeschirmter und zugänglicher Blüten auf (*Phyteuma*-Arten, *Knautia longifolia*, *Scabiosa lucida*, *Carduus defloratus*). Die monatlichen Mittelwerte (Abb. 5.8) zeigten eine Zunahme der Differenz zwischen dem Angebot abgeschirmter und zugänglicher Blüten im Jahresverlauf.

Tab. 5.5: Pollenkörner pro Blüte im Tagesmittel.

a: Pollenanzahl zugänglicher Blüten;

b: Pollenanzahl abgeschirmter Blüten;

 n_a, n_b : Anzahl der Tagesgang-Zählungen, die zur Ermittlung von a und b herangezogen wurden¹: bei Blütenständen: Einzelblüte; ²: bei Blütenständen: gesamter Blütenstand (Körbchen, Ähre...);³: nur Blüten mit Staubblättern, bei *Scabiosa lucida* und *Knautia longifolia* fielen diese schnell ab. Bei diesen beiden Arten hatten oft nur ca. fünf Blüten pro Blütenstand intakte Staubblätter;⁴: Pollentetraden

Table 5.5: Pollen grains per flower expressed as daily means.

a: number of pollen grains in accessible flowers;

b: number of pollen grains in bagged flowers;

 n_a, n_b : number of all-day measurements, used for calculation of a and b;¹: for inflorescences: single flowers;²: for inflorescences: whole inflorescence (flower basket, spike ...);³: only flowers with anthers, anthers of *Scabiosa lucida* and *Knautia longifolia* fell off soon. In these two species often only about five flowers per inflorescence had intact anthers;⁴: pollen tetrades.

Pflanzenart	a			b			b/a	n_a	n_b
	Mittel	Stabw	Min-Max	Mittel	Stabw	Min-Max			
<i>Aconitum napellus</i>	614,97	811,98	(0 - 31719)	9320,58	8491,06	(120 - 34658)	15,26	1	2
<i>Aconitum vulparia</i>	5204,7 2	4849,52	(0 - 3454)	6051,10	6886,85	(94 - 15438)	1,16	2	1
<i>Anthyllis vulneraria</i>	882,10	977,26	(25 - 4219)					1	
<i>Bartsia alpina</i>	1616,6 7	1950,28	(0 - 6313)	1842,19	3696,66	(0 - 14938)	1,14	1	1
<i>Calluna vulgaris</i> ⁴	906,25	902,70	(0 - 2438)	1256,25	716,50	(0 - 3094)	1,39	0,3	0,1
<i>Campanula barbata</i>	10355, 40	18705,99	(0 - 53756)	8852,12	12141,17	(0 - 89134)	0,85	2	1
<i>Campanula scheuchzeri</i>	16541, 46	15095,11	(0 - 51031)					1	
<i>Carlina acaulis</i> ¹	38,46	58,68	(0 - 219)	40,63	70,73	(0 - 125)	1,06	0,3	0,2
<i>Carduus defloratus</i> ¹	226,06	616,89	(0 - 2904)	248,18	585,51	(0 - 2781)	1,10	1	1
<i>Carduus defloratus</i> ²	5053,8 2	8189,47	(0 - 39692)					1	
<i>Cirsium spinosissimum</i> ²	4185,7 3	4484,71	(83 - 16753)					1	
<i>Crocus vernus</i>	3186,0 0	2889,14	(31 - 14594)	3329,22	2509,79	(625 - 11905)	1,04	1	2
<i>Erica carnea</i> ⁴	2978,7 5	2962,75	(0 - 10934)	1783,75	2531,09	(0 - 6281)	0,60	1	1
<i>Gentiana acaulis</i>	79739, 06	45553,47	(39-155453)	77103,13	44595,60	(979 - 168375)	0,97	1	1

Pflanzenart	a			b			b/a	n _a	n _b
	Mittel	Stabw	Min-Max	Mittel	Stabw	Min-Max			
<i>Gentiana germanica</i>	468,57	649,81	(0 - 1875)	336,98	313,00	(31 - 809)	0,72	0,4	0,2
<i>Geranium sylvaticum</i>	46,13	45,95	(0 - 156)					1	
<i>Hypericum maculatum</i>	37279,69	64608,93	(0 - 190625)					0,2	
<i>Knautia longifolia</i> ³	53,70	81,23	(0 - 265)	83,33	118,31	(0 - 31)	1,55	1	1
<i>Oxytropis campestris</i>	4608,63	3670,02	(0 - 15938)	5671,24	4270,91	(162 - 10492)	1,23	1	1
<i>Pedicularis foliosa</i>	37969,39	36602,54	(3 - 115218)	37484,38	42399,04	(0 - 170750)	0,99	1	1
<i>Phyteuma globulariifolia</i>	1249,28	1876,88	(0 - 8254)	1238,23	1656,79	(0 - 5538)	0,99	1	1
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	2163,26	2699,81	(0 - 9384)	2797,29	3788,79	(0 - 12317)	1,29	1	1
<i>Phyteuma orbiculare</i>	4239,10	3504,60	(0 - 16438)	5084,87	4521,73	(0 - 13564)	1,20	1	1
<i>Phyteuma persicifolium</i>	8190,76	6061,72	(36 - 24688)	7985,94	5602,33	(104 - 22684)	0,97	1	1
<i>Primula minima</i>	7854,16	7827,82	(0 - 30390)	5670,34	6832,03	(0 - 34872)	0,72	1	1
<i>Rhinanthus glacialis</i>	4462,91	6018,90	(0 - 26938)	5233,65	6801,49	(0 - 22335)	1,17	1	1
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	799,50	1551,65	(0 - 8000)	950,41	1572,65	(0 - 7140)	1,19	1	1
<i>Salix waldsteiniana</i>	40567,15	28636,12	(1813 - 123563)			(813 - 104500)		1	
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	1104,17	1663,46	(0 - 6250)	276,56	251,70	(0 - 1240)	0,25	1	1
<i>Scabiosa lucida</i> ³	32,79	57,90	(0 - 300)	37,22	76,78	(0 - 360)	1,14	1	1
<i>Soldanella alpina</i>	27581,05	42201,40	(55 - 221938)	26238,86	47120,22	(0 - 232093)	0,95	1	1
<i>Soldanella pusilla</i>	1782,19	2448,11	(0 - 4813)	1368,75	1038,13	(0 - 20340)	0,77	1	1
<i>Trifolium pratense</i>	864,43	917,69	(0 - 6965)	628,43	972,34	(0 - 5338)	0,73	3	1
<i>Vaccinium myrtillus</i> ⁴	716,96	1036,17	(0 - 5563)	744,64	645,10	(0 - 3188)	1,04	1	1
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ⁴	896,80	1398,97	(0 - 7031)	959,88	1662,84	2 - 7938	1,07	1	1
Mittel							1,48		
Mittel ohne <i>Aconitum napellus</i> s.l.							1,01		

Tab. 5.6: Volumen der aktuell verfügbaren Pollenladung jeder Pflanzenart (Tagesmittel).

a: Pollenanzahl zugänglicher Blüten;

b: Pollenanzahl abgeschirmter Blüten;

 n_{Vol} : Anzahl der gemessenen Pollenkörner.¹: bei Blütenständen: Einzelblüte;²: bei Blütenständen: gesamter Blütenstand (Körbchen, Ähre...);³: nur Blüten mit Staubblättern, bei *Scabiosa lucida* und *Knautia longifolia* fielen diese schnell ab. Bei diesen beiden Arten hatten oft nur ca. 5 Blüten pro Blütenstand intakte Staubblätter;⁴: Pollentetraden

Table 5.6: Volume of the currently available pollen load of each plant species (daily mean).

a: number of pollen grains in accessible flowers;

b: number of pollen grains in bagged flowers;

 n_{Vol} : number of measured pollen grains.¹: for inflorescences: single flowers;²: for inflorescences: whole inflorescence (flower basket, spike ...);³: only flowers with anthers, anthers of *Scabiosa lucida* and *Knautia longifolia* fell off soon. In these two species often only about five flowers per inflorescence had intact anthers;⁴ pollen tetrad.

Pflanzenart	Vol _{Pollenkorn} ($\mu\text{m}^3 \cdot 1000$)		n_{Vol}	Pollenkörner pro Blüte (aus Tab. 3.7)		Vol _{Pollenladung} ($\mu\text{m}^3 \cdot 1.000.000$)	
	Mittel	Stabw		a	b	a	b
<i>Aconitum napellus</i>	5,30	1,29	10	614,97	9320,58	3,26	49,39
<i>Aconitum vulparia</i>	6,36	1,13	10	5204,72	6051,10	33,08	38,46
<i>Anthyllis vulneraria</i>	24,18	5,35	10	882,09		21,33	
<i>Bartsia alpina</i>	16,03	3,67	10	1616,17	1842,19	25,91	29,53
<i>Calluna vulgaris</i> ¹	238,0	78,80	10	906,25	902,70	215,70	299,00
<i>Campanula barbata</i>	14,34	2,30	10	10355,40	8852,12	148,56	126,99
<i>Campanula scheuchzeri</i>	19,20	4,07	10	16541,46		317,53	
<i>Carlina acaulis</i> ¹	28,17	3,27	10	38,46	58,68	1,08	1,14
<i>Carduus defloratus</i> ¹	48,63	4,62	10	226,06	248,18	11,00	12,07
<i>Carduus defloratus</i> ²	48,63	4,62	10	5053,82		245,79	
<i>Cirsium spinosissimum</i> ²	19,45	3,70	10	4185,73		81,39	
<i>Crocus albiflorus</i>	174,7	43,52	10	3186	3329,22	556,59	581,61
<i>Erica carnea</i> ⁴	16,30	11,54	10	2978,75	1783,75	48,54	29,07
<i>Gentiana acaulis</i>	16,34	2,52	10	79739,06	77103,10	1303,3	1260,2
<i>Gentiana germanica</i>	2,50	366,41	10	468,56	336,98	1,17	0,84
<i>Geranium sylvaticum</i>	1,96	0,50	5	46,13		0,09	
<i>Hypericum maculatum</i>	3,24	1,45	10	37279,69		120,89	
<i>Knautia longifolia</i> ³	186,2	25,48	10	53,70		10,00	15,52
<i>Oxytropis campestris</i>	7,54	0,49	10	4608,63	5671,24	34,75	42,76
<i>Pedicularis foliosa</i>	2,73	0,29	10	37969,38	37484,38	103,74	88,92
<i>Phyteuma globulariifolia</i>	14,76	5,02	10	1249,28	1238,23	18,44	18,27
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	12,73	2,23	10	2163,26	2797,29	27,55	35,62
<i>Phyteuma orbiculare</i>	18,49	1,13	10	4239,10	5084,87	78,37	34,00
<i>Phyteuma persicifolium</i>	18,84	2,06	10	8190,76	7985,94	154,33	150,48
<i>Primula minima</i>	1,67	0,44	10	7854,16	5670,34	13,13	9,48
<i>Rhinanthus glacialis</i>	18,31	4,15	10	4462,91	5233,65	81,72	95,84
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	25,24	3,26	10	799,58	950,41	20,18	23,99
<i>Salix waldsteiniana</i>	2,57	0,88	8	40567,15		104,54	
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	20,54	3,61	10	1104,17	276,56	22,68	5,68
<i>Scabiosa lucida</i> ³	146,6	17,11	10	32,79	37,22	4,81	5,46
<i>Soldanella alpina</i>	2,85	0,36	10	27581,05	26238,86	748,66	712,23
<i>Soldanella pusilla</i>	3,39	0,36	10	1782,19	1368,75	6,05	4,64
<i>Trifolium pratense</i>	21,14	3,89	10	864,43	628,43	18,27	13,28
<i>Vaccinium myrtillus</i> ⁴	14,98	9,08	20	716,96	744,64	10,74	11,16
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ⁴	21,12	5,55	10	896,80	959,88	18,94	20,27

Allerdings konnte nur an einer von insgesamt 18 Meßserien ein signifikanter Unterschied zwischen dem Pollenangebot abgeschirmter und frei zugänglicher Blüten nachgewiesen werden. In den anderen Fällen war die Variation zu hoch, sodaß ein statistisch signifikanter Zusammenhang nicht nachweisbar war. Tageszeitliche Unterschiede waren nicht gravierend. Im September und Oktober wurden nur mehr Messungen an zwei Arten durchgeführt. Wohl aber blühten bis weit in den September noch Arten, deren Pollenangebot Ende August erhoben worden war. Abb. 5.9 zeigt die Tagesmittelwerte dieser Differenz im Jahresverlauf.

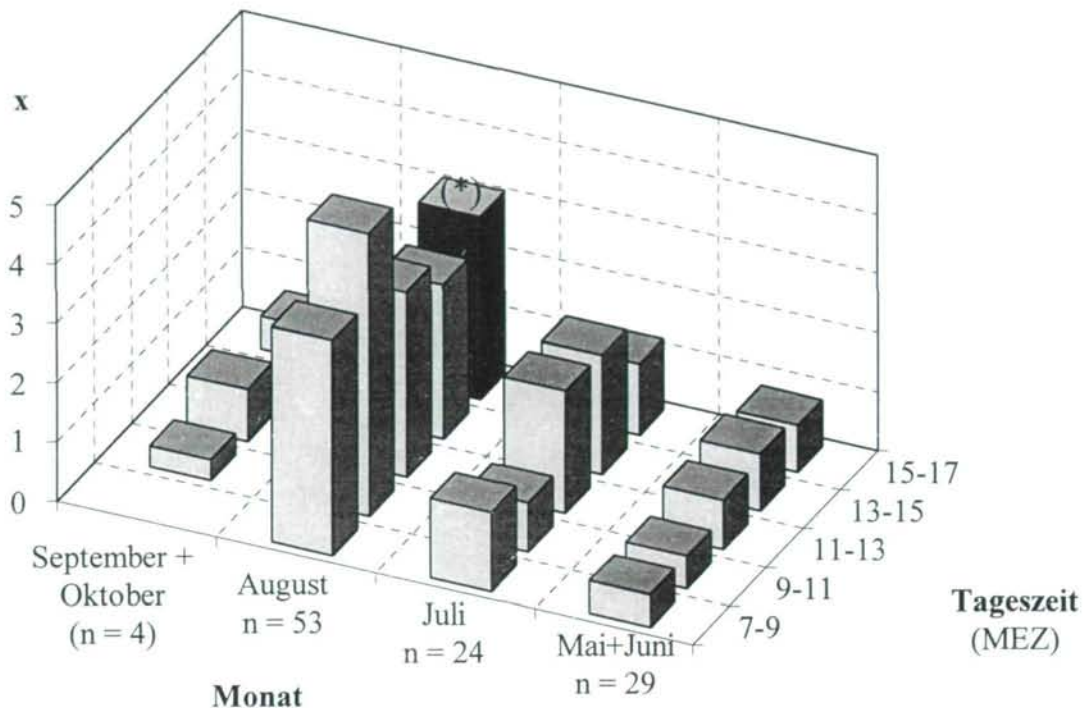


Abb. 5.8: Pollenangebot abgeschirmter Blüten im Vergleich zum Angebot frei zugänglicher Blüten im Tages- und Jahresverlauf. Nur die Daten der Meßserien abgeschirmter und zugänglicher Blüten wurden verwendet, die in derselben Dekade gemessen wurden. Dargestellt ist jeweils der Mittelwert der pro Monat untersuchten Pflanzenarten. Die Differenzen der Mittelwerte abgeschirmter und zugänglicher Blüten wurden für jede Tageszeit und jedes Monat auf ihre Signifikanz getestet: (t-Test für gepaarte Stichproben, (*): $p > 90\%$; (*): $p > 95\%$; (**): $p > 99\%$).

$$x = \frac{\text{Pollenvolumen in abgeschirmten Blüten}}{\text{Pollenvolumen in frei zugänglichen Blüten}}$$

Fig. 5.8: Pollen availability of bagged flowers compared to availability from of freely accessible flowers by time of day and season. Only data from measurement series of bagged and accessible flowers, conducted in the same decade were taken into account. Mean of plant species investigated each month are shown. The differences of means of bagged and accessible flowers were tested for significance for each time of the day and each month (t-tests for paired samples, (*): $p > 90\%$; (*): $p > 95\%$; (**): $p > 99\%$).

$$x = \frac{\text{pollen volume in bagged flowers}}{\text{pollen volume in accessible flowers.}}$$

Pollenangebot abgeschirmter Blüten
Pollenangebot zugänglicher Blüten

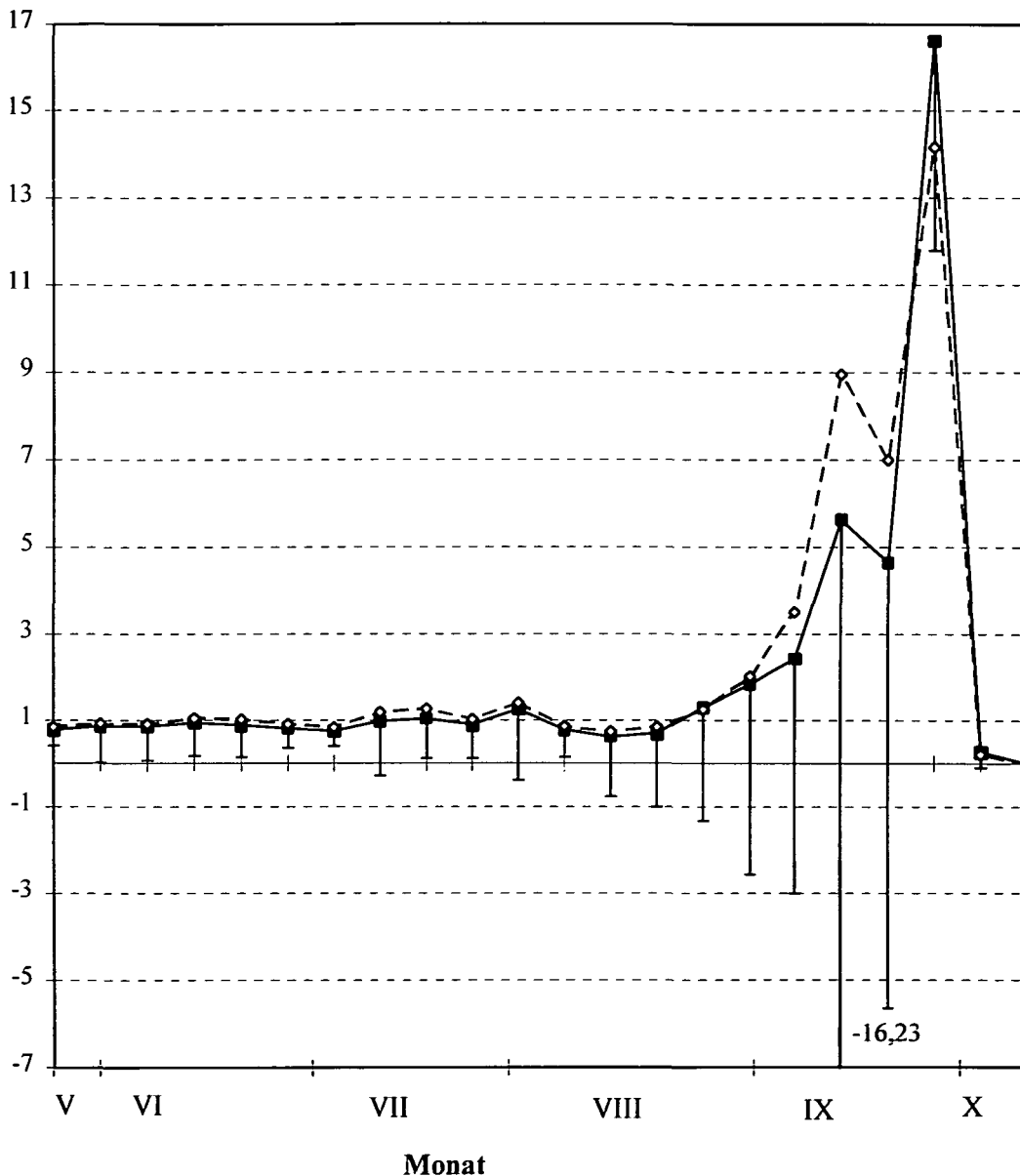


Abb. 5.9: Mittlere Erhöhung des aktuellen Pollenangebotes durch Abschirmung der Blüten. Datengrundlage sind sämtliche Pollenzählungen und alle Blütenzählungen beider Untersuchungsjahre. Die durchgezogene Linie stellt die Mittel aller Tagesgang-Messungen dar. Die unterbrochene Linie zeigt die Mittelwerte für die Zeit zwischen 9.00 Uhr und 15.00 Uhr MEZ. Fehlerlinien markieren die Standardabweichung.

Fig. 5.9: Mean increase of pollen availability by bagging of flowers. Data from all pollen counts and all flower censuses from both investigation years. The solid line indicates the means of all-day measurements. The broken line shows the means for the period between 9 a.m. and 3 p.m. CET. Error lines indicate standard deviation.

Für Abb. 5.9 wurde das mittlere Pollenangebot jeder Pflanzenart mit dem Anteil dieser Pflanzenart am Blütenangebot der von Hummeln genutzten Pflanzen multipliziert (Mittelwerte beider Untersuchungsjahre) (s. Kap. 5.2.1.4). Am Ende der Blühsaison standen

nur mehr Arten in Blüte, deren Pollenangebot intensiv von blütenbesuchenden Hummeln beeinflusst war. Im Jahresverlauf stieg zwar die Beeinflussung des Pollenangebots durch Blütenbesucher (Abb. 5.9), doch über lange Zeit weniger stark, als dies beim Nektarangebot der Fall war (Abb. 5.5). Mittels Oneway-ANOVA wurde alle vorhandenen Daten auf Gleichheit der Mittelwerte getestet: $f_1 = 20$, $f_2 = 1182$, $F = 6,067$, $p < 0,01\%$. Da die Daten nicht einer Grundgesamtheit entstammten und die Varianzen nicht gleich waren, wurden die einzelnen Meßwerte mit dem Test nach Tamhane verglichen. Nur der Meßwert Ende September war signifikant von allen anderen verschieden.

5.3.2.4. Abhängigkeit der Ausbeutung vom Blumentyp

Der Einfluß der Blütenbesucher auf das aktuelle Pollenangebot war wie auch beim Zuckerangebot (vgl. Abb. 5.6) je nach Blumentyp verschieden stark (Abb. 5.10).

Pollenmenge in abgeschirmten Blüten

Pollenmenge in zugänglichen Blüten

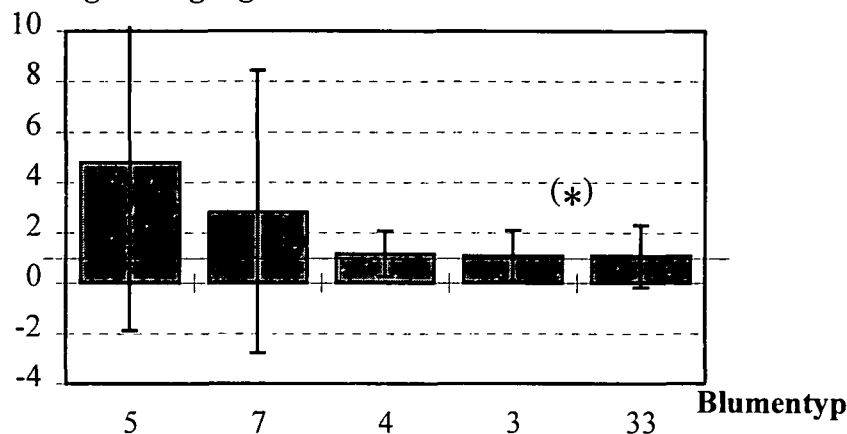


Abb. 5.10: Mittlere verfügbare Pollenmenge abgeschirmter Blüten im Vergleich zu der frei zugänglicher Blüten verschiedener Blumentypen. Von den Blumentypen 1, 2, 6, 8 und 9 waren zu wenige Stichproben vorhanden. Die Differenzen der Mittelwerte abgeschirmter und zugänglicher Blüten wurden für jeden Blumentyp auf ihre Signifikanz getestet, (t-Test für gepaarte Stichproben, (*): $p > 90\%$; *: $p > 95\%$; **: $p > 99\%$). Die Unterschiede waren durchgehend nicht signifikant.

Fig. 5.10: Mean pollen amount of bagged flowers compared to accessible flowers of various types. For flower types 1, 2, 6, 8 and 9 samples were too small to be included. Differences of means of bagged and accessible flowers were tested for significance for each flower type (t-test for paired samples, (*): $p > 90\%$; *: $p > 95\%$; **: $p > 99\%$). All the differences were not significant.

5.3.3. Blütenparameter und Ressourcenangebot

5.3.3.1. Korrelation der Blütenparameter Blumentyp, Farbe und Corollalänge

Blütenfarben, Blumenformen und das Ressourcenangebot waren nicht zufällig verteilt (Abb. 5.11, 5. 12 und 5. 13). Blüten, die Licht im Blaubereich reflektierten (bl, bl-ro, bl-gr-ro, bl-gr, bl-uv), hatten im Mittel eine signifikant längere Corolla als solche mit Grün + Rot Reflexion (= Gelb im menschlichen Spektrum) (t-Test für ungleiche Varianzen, $p = 95\%$) oder Reflexion im UV ($p = 99,60\%$) (Abb. 5.11). Zwischen diesen beiden Gruppen gab es jedoch keine signifikanten Unterschiede der Corollalängen. ($p = 48,7\%$). Zur

Farbwahrnehmung von Mensch und Biene s. Tab. 4.2. Für diese Analyse wurden Mischfarben jeder der betreffenden Teilmengen zugezählt.

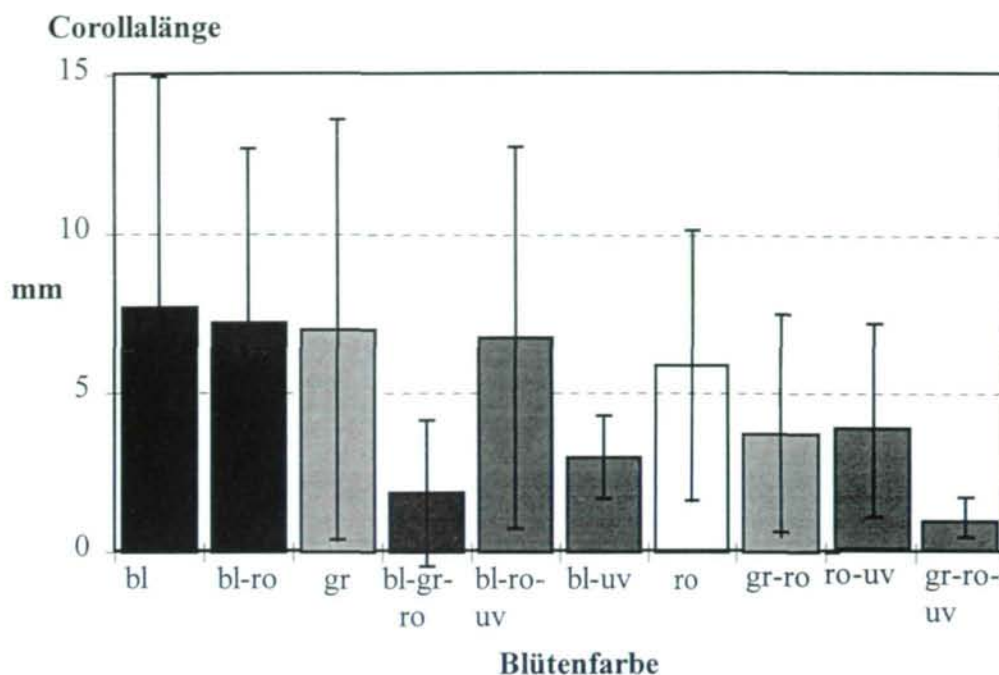


Abb. 5. 11: Mittlere Corollalängen von Blüten mit verschiedenen Farben (n = 144). Blüten mit Mischfarben wurden für diese Analyse beiden betreffenden Teilmengen zugezählt.

bl: blau; ro: rot; gr: grün; uv: Ultraviolett.

Blütenfarben, die für Bienen nicht unterscheidbar sind, sind gleich dargestellt

Fig. 5.11: Mean corolla lengths of flowers of various colours (n = 144). Flowers with compound colours were included in both partial sets.

bl: blue; ro: red; gr: green; uv: ultraviolet.

Flower colours, that cannot be distinguished by bees, are plotted with the same pattern.

Die Corollalängen der Blumentypen 1, 2, 33 und 9 waren signifikant kleiner als die der Typen 3, 4, 5, 6 und 7 (t-Test für ungleiche Varianzen, $p > 99,83\%$) (Abb. 5.12). Diese beiden Gruppen von Blumentypen unterschieden sich ebenfalls im Anteil grün und blau reflektierender Blütenfarben (χ^2 -Vierfeldertest, $\chi^2 = 7,02$, $p > 99\%$) (Abb. 5.13).

Corollalänge (mm)

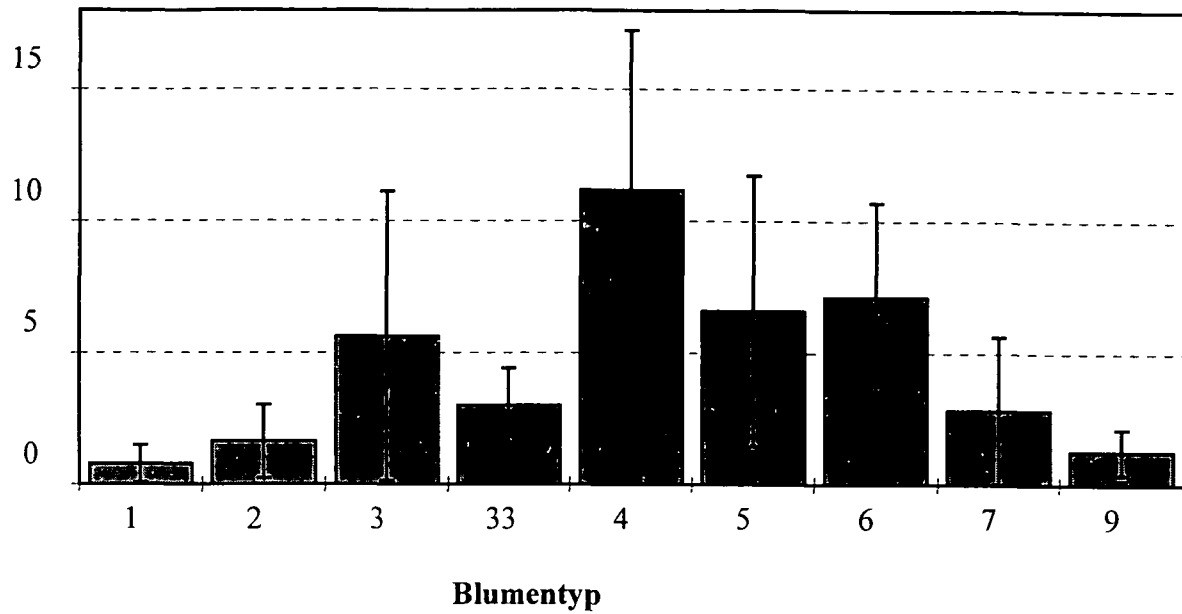


Abb. 5.12: Mittlere Corollalängen der einzelnen Blumentypen (n = 155).

Fig. 5.12: Mean corolla lengths of the various flower types (n = 155).

Blüten, die im Blau- und im Grünbereich reflektierten und im menschlichen Spektrum meist Weiß erscheinen (s. Tab. 4.2), wiesen keine gravierenden Häufigkeitsunterschiede zwischen den einzelnen Blumentypen auf. Grün + UV- Reflexion kam ausschließlich bei den Blumentypen 1, 2 und 7 vor. Reflexion im Blau + UV-Bereich war selten wie auch reine UV-Reflexion und „Bienenweiß“ (= Blau + Grün + UV), das in Abb. 5.13 nicht angeführt ist, weil es nur bei einer Pflanzenart vorkam. Mit steigender Corollalänge nahm der Anteil blauer Blüten deutlich zu, während der Anteil von Blüten mit Grün Reflexion (= durch zusätzliche Reflexion im Rotbereich meist Gelb im menschlichen Spektrum) abnahm (Abb. 5.13).

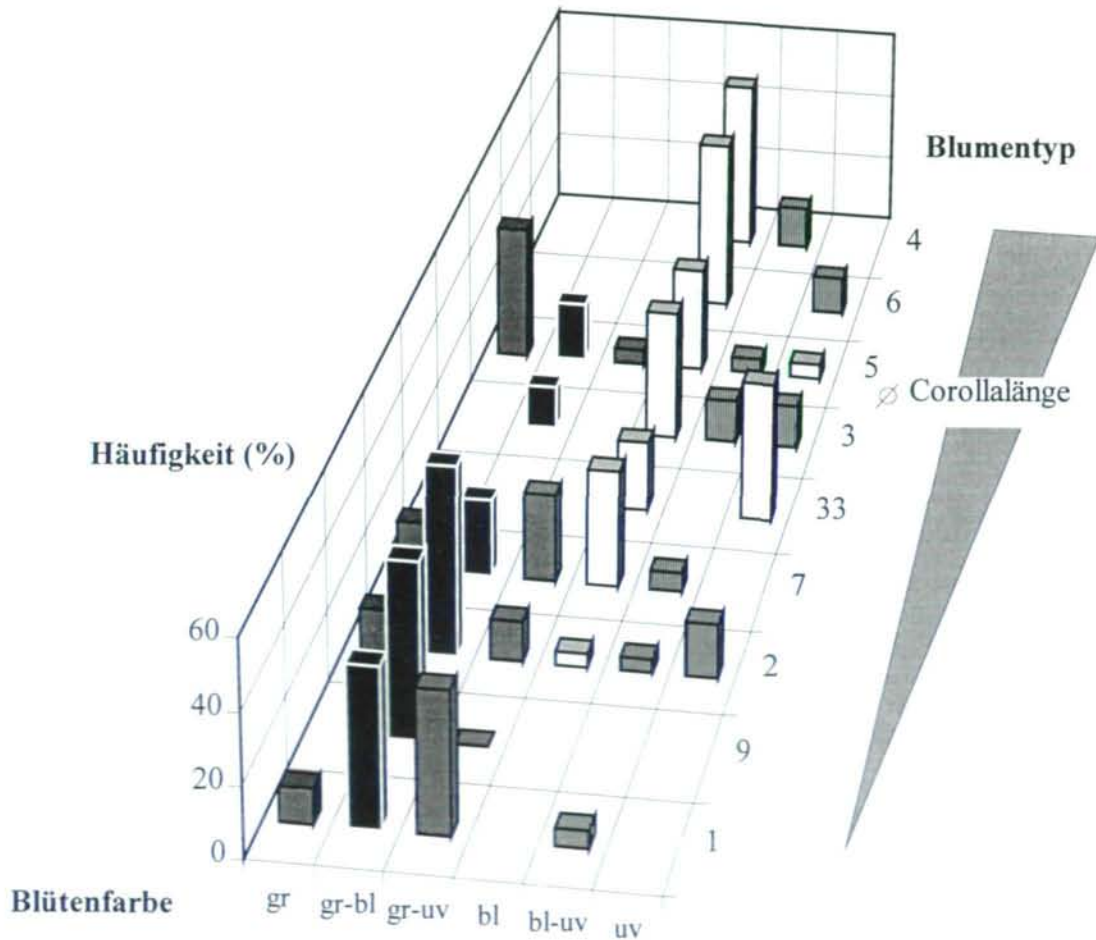


Abb. 5. 13: Häufigkeit der für Bienen sichtbaren Blütenfarben bei den verschiedenen Blumentypen (n = 152). Die Blumentypen sind nach aufsteigender mittlerer Corollalänge angeordnet (s. Abb. 5.13).

gr: Grün; bl: Blau; uv: Ultraviolett;
gr-uv: Grün + UV; bl-gr: Blau + Grün; bl-uv: Blau + UV;

Fig. 5.13: Frequency of flower colours visible to bees in the various flower types (n = 152). Flower types are ordered by increasing mean corolla length (see fig. 5.13).

gr: green; bl: blue; uv: ultraviolet;
gr-uv: green + UV; bl-gr: blue + green; bl-uv: blue + UV.

5.3.3.2. Nektar- und Pollenangebot von Blüten mit verschiedenen Eigenschaften - Einzelblüten und Infloreszenzen

Das Nektar- und Pollenangebot der einzelnen Blumentypen differierte stark (Abb. 5.14). Das niedrigste Zuckerangebot pro Blüte wiesen die Blumentypen 7 und 9 auf. Diese beiden Blumentypen hatten im Mittel ein signifikant niedrigeres Zuckerangebot pro Blüte als alle anderen Blumentypen (t-Tests für ungleiche Varianzen: $p = 99,26\%$). Das mittlere aktuelle Pollenangebot pro Blüte war bei diesen beiden Blumentypen ebenfalls deutlich niedriger als bei allen anderen, aber knapp unter der Signifikanzgrenze ($p = 94,79\%$). Das reichhaltigste Angebot an Zucker und Pollen stellte Blumentyp 3 zur Verfügung. Allerdings lagen die Unterschiede zu allen anderen Blumentypen knapp unter der Signifikanzgrenze (t-Tests für ungleiche Varianzen, Nektar: $p = 90,52\%$; Pollen: $p = 88,83\%$). Zieht man bei den Blüten in Infloreszenzen bzw. in Köpfchen und Körbchen statt der Einzelblüten die jeweiligen Infloreszenzen zur Analyse heran, also die Einheiten, die Blütenbesucher normalerweise fliegend erreichen, lassen sich keine signifikanten Unterschiede des Nektar- bzw. Pollenangebots der einzelnen Blumentypen mehr finden. Blüten in größeren Infloreszenzen erreichten ihre Attraktivität also durch eine Vielzahl von im einzelnen nicht sehr ergiebigen Blüten, die im Sitzen ausgebeutet werden können. Einzelblüten und Blüten in Infloreszenzen unterschieden sich sowohl hinsichtlich ihres mittleren Zucker- wie auch Pollenangebotes von Blüten in Köpfchen und Körbchen (Blumentyp 7) signifikant (t-Test für ungleiche Varianzen, $p = 98,15\%$ bzw. $95,09\%$) (Abb. 5.15.A).

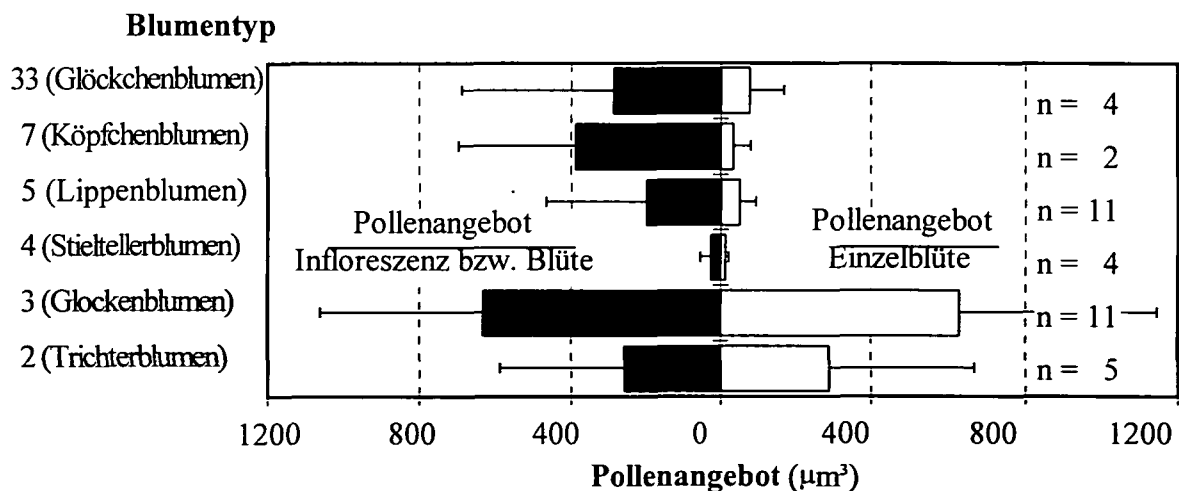
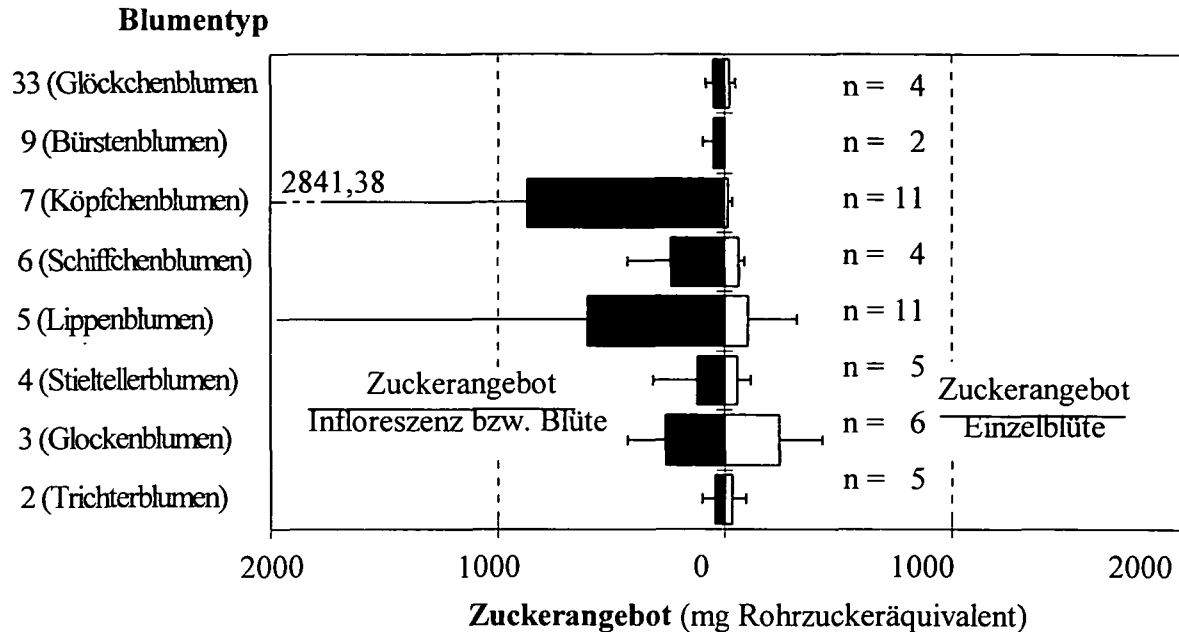


Abb. 5.14: Mittleres Zucker- und Pollenangebot der einzelnen Blumentypen. Weiße Balken: Angebot auf Ebene der Einzelblüten. Schwarze Balken: Angebot auf Ebene der für fliegende Blütenbesucher relevanten Blütenstruktur. Diese wirkt als optische Einheit und wird in der Regel von Hummeln im Flug erreicht [= je nach Bau der Pflanze Einzelblüte (z.B. *Campanula scheuchzeri*), Infloreszenz (z.B. *Aconitum* sp.), Köpfchen oder Körbchen (z.B. *Phyteuma* sp., *Carduus defloratus*) oder Gruppe aus Köpfchen (z.B. *Cirsium spinosissimum*)]. Blüten vom Blumentyp 3 stellten das höchste Nektar- und Pollenangebot pro Einzelblüte. Durch die Bildung von Infloreszenzen bzw. Blütenköpfchen stellten allerdings Blüten der Typen 5 und 7 ähnlich hohe und z.T. höhere Angebote pro Infloreszenz (n = 152).

Fig. 5.14: Mean sugar and pollen availability of the various flower types. White columns: Availability from single flowers. Black columns: Availability in relation to the flower structure with relevance for flower visitors. This structure acts as visual unit and is normally reached by bumblebees in flight [= according to flower structure either a single flower (z.B. *Campanula scheuchzeri*), an inflorescence (z.B. *Aconitum* sp.), a flower basket or capitulum (e.g. *Phyteuma* sp., *Carduus defloratus*) or a group of baskets (e.g. *Cirsium spinosissimum*)]. Flowers of type 3 offered the highest nectar and pollen supply per single flower. By forming inflorescences or capitula flowers of the types 5 and 7 offered a similar if not higher reward per inflorescence (n = 152).

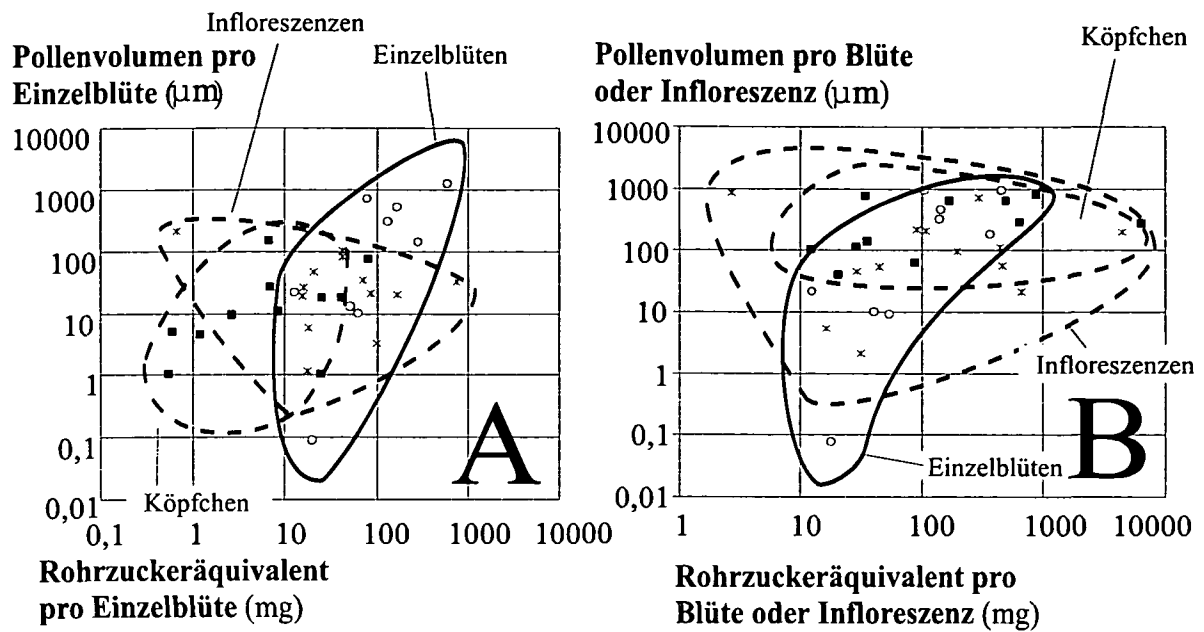


Abb. 5.15: Nektar- und Pollenangebot auf Ebene der Einzelblüten (a) und auf Ebene der für fliegende Blütenbesucher relevanten Blütenstruktur (b) (zur Definition s. Abb. 5.14).

■ : Köpfchen- und Körbchenblumen; * : Infloreszenzen; ○ : Einzelblüten.

Fig. 5.15: Nectar- and pollen availability from single flowers (a) and in relation to the flower structure with relevance for visitors (b) (for definition see. fig. 5.14).

■ : flower baskets and capitula; * : inflorescences; ○ : single flowers.

Auf Ebene der für fliegende Blütenbesucher relevanten Struktur (Abb. 5.15.B) ist dagegen kein signifikanter Unterschied mehr nachweisbar. Sowohl die Werte des Zucker- wie die des Pollenangebotes streuten um drei bis vier Zehnerpotenzen.

5.3.3.3. Energie- und Pollengewinn pro Zeit

In die Errechnung des Energie- und Pollengewinns pro Zeit (Abb. 5.16, Tab. 5.7) geht neben dem Gewinn pro Blüte wesentlich die Blütenbesuchszeit ein (Anhang 5.8), die sich aus der Handling- und der Saugzeit zusammensetzt. Die Blumentypen 3, 4, 5 und 6 hatten im Mittel eine signifikant längere Corolla als die übrigen (Abb. 5.12). Der Energiegewinn pro Zeit war bei diesen Blumentypen ebenfalls signifikant höher als bei den übrigen (Abb. 5.16) (t-Test für ungleiche Varianzen, $p = 95\%$). Er korrelierte signifikant positiv mit der Corollalänge ($r = 0,3479$, $n = 34$, $p > 95\%$), zeigte dagegen keinen Zusammenhang mit der Blütenfarbe. Der potentielle Pollengewinn pro Bearbeitungszeit zeigte dagegen weder mit dem Blumentyp, der Corollalänge noch mit der Blütenfarbe einen signifikanten Zusammenhang.

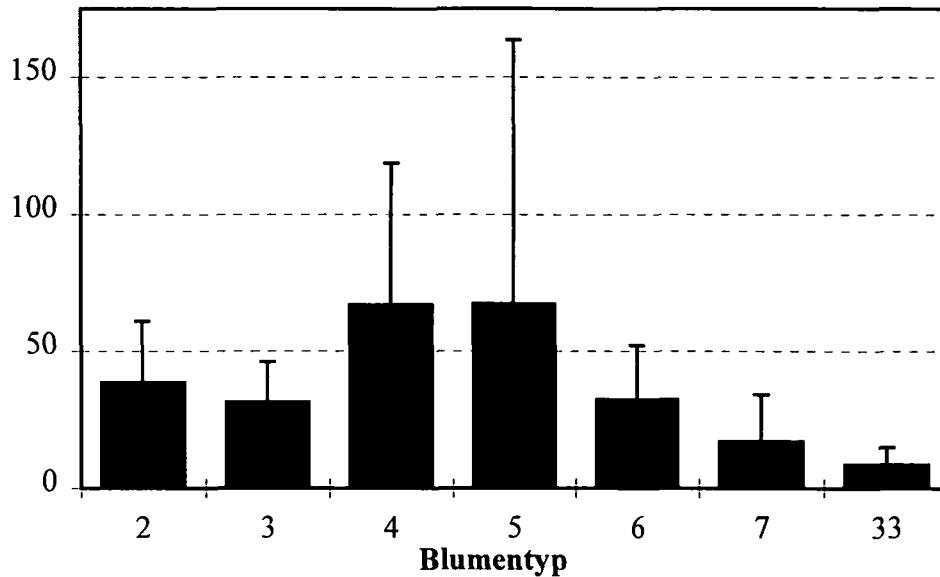
Energiegewinn/Zeit (J/min)

Abb. 5.16: Mittlerer Energiegewinn pro Minute Blütenbesuchszeit (Handlingzeit + Saugzeit) beim Besuch der einzelnen Blumentypen (n = 155).

Fig. 5.16: Mean energy gain per minute of flower visiting time (handling time + suction time) by visits at various flower types (n = 155).

Tab. 5.7: Mittlerer Energiegewinn und potentieller Pollengewinn pro Blütenbesuchszeit (ohne Flug) bei Ausbeutung der einzelnen Pflanzenarten. Die Werte dieser Tabelle stellen eine Kombination der Daten über den durchschnittlichen Energie- und Pollengewinn pro Blüte (Tab. 5.3 und Tab. 5.6) mit den Daten über die mittlere Blütenbesuchszeit (Anhang 5.8) an der betreffenden Pflanzenart dar. Bei den Mittelwerten wurde nicht nach Arten, Kasten oder Größenklassen der besuchenden Hummeln unterschieden. Für einige Pflanzenarten, für die keine ausreichenden Beobachtungsdaten vorlagen, wurden als Datenquelle für den Zeitaufwand pro Blüte die Werte an ähnlichen Blüten genommen (s. Fußnoten).

Table 5.7: Mean energy gain and potential pollen gain per minute of flower visiting time (without flight time) by exploiting the various plant species. The data of this table are a combination of the data of mean energy and pollen gain per flower (table 5.3 and 5.6) with the data of mean flower visiting time (appendix 5.8) of the respective plant species. Means were not broken down by species, castes or size classes. For some plant species without sufficient observation data the values of time expenditure per flower on similar plants were taken as data source (see footnotes).

Art	ØZeitaufwand Blüte (s)	ØZuckergewinn/Blütenbesuchszeit (mg Rohrzuckeräquivalent/min)	ØEnergiegewinn Blütenbesuchszeit (J/min)	Potentieller Pollengewinn/Blütenbesuchszeit (µm ³ /min)
<i>Aco nap</i>	3,04	2,83	47,89	11903,24
<i>Aco var</i> ¹	3,04	3,75	63,45	
<i>Aco vul</i> ¹	3,04	16,60	280,67	126863,56
<i>Ant vul</i>	2,30	3,22	54,46	28676,42
<i>Bar alp</i>	2,29	0,77	13,06	26714,51
<i>Cal vul</i> ²	2,51	0,03	0,50	27894,19
<i>Cam bar</i>	7,81	2,61	43,64	88463,12
<i>Cam sch</i>	6,50	1,65	27,89	152690,42
<i>Car</i>	0,79	0,09	1,48	7103,87

Art	ØZeitaufwand Blüte (s)	ØZuckergewinn/Blüten- besuchszeit (mg Rohrzuckeräquivalent/min)	ØEnergiegewinn Blütenbesuchszeit (J/min)	Potentieller Pollengewinn/Blütenbesuchszeit (µm ³ /min)
<i>Car def</i>	0,79	1,23	20,78	50244,32
<i>Cir spi</i>	0,79	3,29	55,55	
<i>Eri car</i>	2,51	0,94	15,95	75396,58
<i>Gen aca</i>	14,00	2,87	48,58	371820,54
<i>Ger syl</i>	2,22	1,01	17,16	1106,42
<i>Kna lon</i>	0,62	0,54	9,08	11579,01
<i>Lot cor</i>	4,47	0,96	16,17	
<i>Oxy cam</i>	4,00	1,54	26,03	73157,45
<i>Ped fol</i> ¹	2,30	2,06	38,00	975356,33
<i>Ped ros</i>	1,43	0,30	5,51	
<i>Phy hem</i>	3,00	0,24	4,48	36509,00
<i>Phy orb</i>	5,09	1,29	23,80	57160,24
<i>Phy per</i>	1,26	0,59	10,89	296109,55
<i>Pri min</i>	1,15	4,02	74,07	419819,26
<i>Rhi gla</i>	3,46	1,22	22,53	73850,42
<i>Rho fer</i>	1,92	6,22	114,70	24330,44
<i>Sax opp</i> ⁵	1,15	1,23	22,72	66161,39
<i>Sca luc</i>	0,84	0,16	3,03	1885,45
<i>Sil aca</i> ³	1,15	2,96	54,52	
<i>Sil vul</i>	3,60	0,63	11,71	
<i>Sol alp</i>	3,00	1,93	35,57	552421,00
<i>Sol pus</i> ⁶	3,00	0,74	13,57	14996,87
<i>Sol vir</i>	0,69	0,38	7,02	
<i>Tri pra</i>	2,06	1,84	34,00	24628,53
<i>Vac myr</i>	9,51	0,51	9,33	5292,26
<i>Vac vit</i>	3,00	0,50	9,22	14672,56

Schätzung der Blütenbearbeitungszeit nach: ¹: *Aco nap*; ²: *Eri car*; ³: *Car def*; ⁴: *Ant vul*; ⁵: *Pri min*; ⁶: *Sol alp*.

5.3.3.4. Energiebilanz und Pollengewinn pro Zeit

Der mögliche Gewinn ist die eine Seite der Energiebilanz blütenbesuchender Insekten, die nötigen Ausgaben sind die zweite (s. Kap. 5.2.4.2): Um die Energiebilanz und den potentiellen Pollengewinn pro Zeit des Blütenbesuchs (Tab. 5.8, Abb. 5.17) abschätzen zu können, ist der Zeitverbrauch zur Ausbeutung einer Blüte (= Handlingzeit + Saugzeit)(Anhang 5.8) ebenso zu berücksichtigen wie der Zeitverbrauch des Fluges. In die Berechnung des Energieverbrauchs gehen zusätzlich die Körpermasse und die Umgebungstemperatur ein (zur Methodik s. Kap. 5.2.4). Tab. 5.8 stellt zwei Varianten dar, um die Energiebilanz und den potentiellen Pollengewinn abschätzen zu können. In Variante 1 werden die bei der Aufnahme der Blütenbesuchszeiten beobachteten Flugzeiten verwendet. Diese hängen von der Dichte des Blütenangebotes an den Beobachtungsorten ab. Um diese zufällige Komponente auszuschließen, wurde in Variante 2 eine einheitliche Flugzeit von 2 s angenommen. Bezüglich der Energiebilanz und des potentiellen Pollengewinnes pro Blütenbesuchszeit war kein signifikanter Unterschied zwischen Einzelblüten, Blüten in Infloreszenzen und solchen in Körbchen und Köpfchen festzustellen (Abb. 5.17). Die Streuung der Energiebilanz, nicht aber des potentiellen Pollengewinns verringerte sich signifikant, wenn die Flugzeiten (Annahme: Flugzeit = 2 s) berücksichtigt wurden (Nektar: F-Test, $n_{1,2} = 33$, $p = 95,52\%$; Pollen: F-Test, $n_{1,2} = 27$, $p = 77,77\%$) (Abb. 5.15.b).

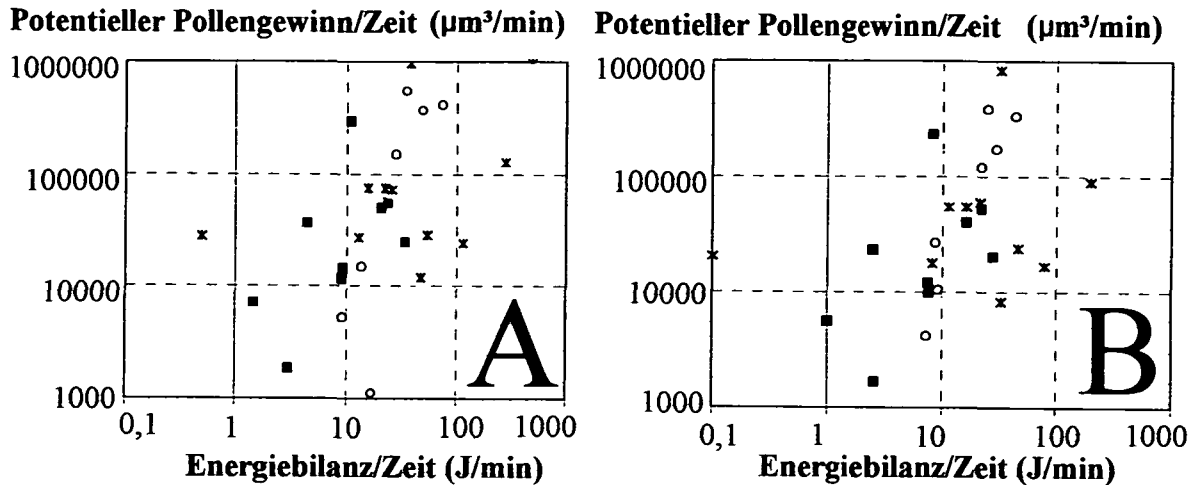


Abb. 5.17: Energiebilanz und potentieller Pollengewinn pro Zeit.
 A: ohne Berücksichtigung der Flugzeiten; B: mit folgenden Annahmen: Flugzeit = 2 s, Körpermasse = 170 mg.
 Legende: s. Abb. 5.12. Datenquellen s. Tab. 5.7 und 5.8.

Fig. 5.17: Energy balance and potential pollen gain per unit time.
 A: without regard for flight times; B: with following assumptions: Flight time = 2 s, body mass = 170 mg.
 Legend: see fig. 5.12. Data set see table 5.7 and 5.8.

Tab. 5.8: Mittlere Energiebilanz und potentieller Pollengewinn pro gesamtem Zeitaufwand (Blütenbesuchszeit und Flugzeit) bei Ausbeutung der einzelnen Pflanzenarten. Variante 1: mit gemessenen Flugzeiten; Variante 2: mit einheitlicher Flugzeit von 2 s, aber gemessenen Flugabständen. Zu Datenquelle und -bearbeitung s. Kap. 5.2.4 und Anhang 5.8. Die Körpermasse der Hummeln wurde für diese Tabelle mit 170 mg angenommen. Als Temperatur wurde das Mittel der bei allen Hummelbesuchen an der betreffenden Art gemessenen Werte genommen (s. Kap. 2.1.2).

Table 5.8: mean energy balance and potential pollen gain per total time expenditure (flower visiting time + flight time) for exploiting various plant species. Variant 1: flight times measured; variant 2: flight times assumed with 2 s but flight intervals measured. For data source and data treatment see chapter 5.2.4 and appendix 5.8. Body mass of bumblebees was assumed as 170 mg. Temperature was taken as mean of the values measured at all bumblebee visits on the concerning plant species (see chapter 2.1.2).

Art	ØFlugabstand (s)	ØFlugzeit (s)	VARIANTE 1 Flugzeit = Meßwert Flugabstand = Meßwert		VARIANTE 2 Flugzeit = 2 s Flugabstand = Meßwert	
			Energiebilanz/Zeit (J/min)	Pollengewinn/Zeit (µm³/min)	Energiebilanz/Zeit (J/min)	Pollengewinn/Zeit (µm³/min)
<i>Aco</i>	4,71	1,30	37,31	6545,33	33,34	8355,33
<i>Aco</i>	4,71	1,30	49,50		44,26	
<i>Aco vul</i> ^l	4,71	1,30	219,66	69759,48	196,73	89050,28
<i>Ant vul</i>	10,49	2,16	45,01	19973,42	45,59	24084,52
<i>Bar alp</i>	3,98	1,54	9,16	12833,32	8,37	17779,89
<i>Cal vul</i>	5,30	2,47	0,04	13809,49	0,10	20251,95
<i>Cam bar</i>	7,48	3,58	33,48	10885,21	39,06	12699,41
<i>Cam sch</i>	7,53	2,72	20,25	88647,97	21,84	120646,26
<i>Car</i>	8,05	1,57	1,08	4761,43	1,00	5690,16
<i>Car def</i> ^f	8,05	1,57	17,23	33676,69	16,46	40245,45

Art	ØFlugab-stand (s)	ØFlug-zeit (s)	VARIANTE 1 Flugzeit = Meßwert Flugabstand = Meßwert		VARIANTE 2 Flugzeit = 2 s Flugabstand = Meßwert	
			Energiebilanz/ Zeit (J/min)	Pollengewinn/ Zeit (µm³/min)	Energiebilanz/ Zeit (J/min)	Pollengewinn/ Zeit (µm³/min)
<i>Cir spi</i> ²	18,37	1,62	50,98		50,01	
<i>Eri car</i>	5,30	2,47	10,58	37326,35	11,32	54739,98
<i>Gen aca</i>	17,50	4,50	38,45	265431,33	43,50	333685,10
<i>Ger syl</i>	2,81	1,64	10,49	350,19	9,63	554,36
<i>Kna lon</i>	13,40	1,51	8,06	9052,06	7,78	10075,24
<i>Lot cor</i>	4,38	1,95	10,91		10,81	
<i>Oxy cam</i>	9,00	3,00	19,29	44892,08	21,13	59856,10
<i>Ped fol</i>	10,49	2,16	31,35	679345,75	31,76	819174,37
<i>Ped ros</i>	1,16	1,73	1,65		1,43	
<i>Phy hem</i>	3,52	1,87	2,60	15213,39	2,52	23281,10
<i>Phy orb</i>	24,82	2,05	21,91	48864,01	21,96	52897,73
<i>Phy per</i>	7,30	2,68	7,71	169981,14	8,35	232430,08
<i>Pri min</i> ³	1,38	1,66	33,12	77826,56	29,69	171405,5
<i>Rhi gla</i>	5,62	2,01	16,35	40114,12	16,37	54467,11
<i>Rho fer</i>	4,33	2,04	77,62	11306,36	78,16	16643,10
<i>Sax</i>	1,38	1,66	9,80	12305,94	8,73	27102,64
<i>Sca luc</i>	17,29	2,10	2,60	1506,95	2,62	1689,97
<i>Sil aca</i> ³	1,38	1,66	24,24		21,71	
<i>Sil vul</i>	4,80	5,80	4,79		7,99	
<i>Sol alp</i> ⁴	4,71	1,59	26,33	289703,88	24,69	387764,96
<i>Sol pus</i> ⁴	4,71	1,59	9,90	7864,74	9,25	10526,86
<i>Sol vir</i>	9,16	0,78	6,40		5,59	
<i>Tri pra</i>	9,68	2,22	27,49	16644,44	28,02	20456,07
<i>Vac myr</i>	7,73	6,06	4,82	2358,00	7,22	4204,44
<i>Vac vit</i>	9,99	2,39	7,26	9862,92	7,52	12225,09

5.4. Diskussion

5.4.1. Nektarangebot

Nektarmenge, -konzentration und Zuckermenge (Tab. 5.3, Anhang 5.1) variierten zwischen den einzelnen Pflanzenarten und Untersuchungstagen in hohem Maße. Die niedrigsten Zuckerangebote pro Blüte waren, abgesehen von nektarlosen Täuschblumen wie *Dactylorhiza sambucina* und reinen Pollenblumen wie *Helianthemum alpestre* in reichblütigen Infloreszenzen zu finden, insbesondere in Köpfchen- und Körbchenblumen (Blumentyp 7) (Tab. 5.3, Abb. 5.11). Die großen Unterschiede des Zuckerangebots der einzelnen Pflanzenarten, die alle von Hummeln genutzt wurden, relativieren sich, wenn man bedenkt, daß folgende Faktoren für die Energiebilanz des Blütenbesuchs eine Rolle spielen:

Einnahmenseite

- Nektarmenge und -konzentration der Pflanzenarten. Diese hängen neben tageszeitlich verschiedenen artspezifischen Konstanten und der genetischen Disposition verschiedener Pflanzenklone (vgl. KRADOLFER & ERHARDT 1995, LANZA et al. 1995) auch von Umgebungsfaktoren wie Luft- und Bodentemperatur, Luftfeuchtigkeit und

Wassergehalt des Bodens ab (OERTEL 1946, HOCKING 1968, CORBET, UNWIN & PRYS-JONES 1979, CORBET et al. 1979, BERTSCH 1983).

Ausgabenseite

- Anzahl der Blüten pro Infloreszenz (vgl. HARDER & CRUZAN 1990, OHARA & HIGASHI 1994, OHASHI & YAHARA 1998). Diese können im Regelfall „zu Fuß“, also bei minimalem Energieverbrauch, ausgebeutet werden.
- Entfernung der Blütenstände bzw. Blüten voneinander (WADDINGTON 1980, CIBULA & ZIMMERMAN 1984, PAWLIKOWSKI 1992, TOTLAND 1994). In dichteren Pflanzenbeständen sind die energieaufwendigen Flugzeiten kürzer. Die Intensität der Besammlung steigt mit der Dichte des Pflanzenbestandes (LÜTZENKIRCHEN 1983).
- Bearbeitungszeit pro Blüte. Diese setzt sich zusammen aus der für das Handling benötigten Zeit und der Saugzeit. Unterschiede der Handlingzeit sind abhängig vom Blütenbau (TEMELES 1996), vom Corolla-Proboscis-Verhältnis (INOUE 1980, PLOWRIGHT & PLOWRIGHT 1997) und von Lerneffekten, sodaß erfahrene Hummeln schneller arbeiten (OLESEN 1996). Andererseits sind spezialisierte langrüsselige Arten an Blüten bestimmter Pflanzenarten angeborenerweise schneller als Generalisten (LAVERTY & PLOWRIGHT 1988). Die Saugzeit ist abhängig von der Proboscislänge (HARDER 1986, 1988), der Menge und Viskosität des Nektars sowie der Umgebungstemperatur (LÜTZENKIRCHEN 1983, SOWIG 1989).
- Abkühlungsrate der Hummel. Diese hängt u.a. von Körpermasse und Umgebungstemperatur ab (HEINRICH 1979b, HARDER 1986).
- Entfernung des Blütenfelds vom Nest. Hummelarbeiterinnen und Königinnen nach der Nestgründung betreiben wie Honigbienen „central place foraging“ (KACELNIK, HOUSTON & SCHMID-HEMPEL 1986). Doch ist eine kleinräumiges „central place foraging“ nicht nachweisbar (DRAMSTAD 1996). Auch von Honigbienen ist ein Durchmesser des beflogenen Gebietes bis 10 km um den Stock nachgewiesen (SEELEY 1995).

Unter Berücksichtigung dieser Faktoren ist anzunehmen, daß die Netto-Energiebilanzen der von Hummeln genutzten Pflanzenarten sich größenordnungsmäßig in einem ähnlichen Rahmen bewegen. Durch die Bevorzugung nektarreicher Blüten sollte sich eine „ideal free distribution“ des Nektarangebots herausbilden (DREISIG 1995). Würden die Differenzen der Netto-Energiebilanz wie die des Energiegewinns pro Blüte bzw. pro Infloreszenz in einem Bereich von drei Zehnerpotenzen variieren (Abb. 5.15), hätten die nektarärmeren Blüten kaum eine Chance auf einen Besuch durch effiziente Blütenbesucher wie Hummeln. Viele der Blüten, die wenig Nektar anbieten, sind in reichblütigen Infloreszenzen angeordnet. Auf Ebene der für fliegende Insekten relevanten Blütenstruktur ist kein signifikanter Unterschied zwischen Einzelblüten und solchen in Infloreszenzen mehr feststellbar. Allerdings bleibt die Variationsbreite des Nektarangebotes auf dieser Ebene gleich groß wie auf der Ebene der Einzelblüten (Abb. 5.15.B). Berücksichtigt man die Ausbeutungskosten, verringert sich die Varianz der Energiebilanz signifikant (Abb. 5.16.B). Dabei ist zu berücksichtigen, daß die Flugzeiten einheitlich mit 2 s und die Körpermasse der Hummeln mit 170 mg angenommen wurden. Verschieden starke Klumpung der Blütenfelder und Unterschiede der Körpermasse der Hummeln können die Energiebilanz noch einmal deutlich verändern.

Die Nektarkonzentrationen variierten von fast 0% in manchen Blüten bei Regen bis zur Eindickung des Nektars bei trockenem warmem Wetter bei anderen Pflanzenarten (z.B.

Gentiana acaulis am 19. 6. 1994; der Nektar war mit einer Kapillare nicht mehr aufsaugbar). Bei Bienen spielt die Viskosität des Nektars eine geringere Rolle als bei Schmetterlingen, aber eine stärkere als bei Dipteren (CORBET 1978, PROCTER, YEO & LACK 1996). Die meisten Hummelbesuche entfielen allerdings auf Blüten, deren Nektar mehr oder weniger geborgen und dadurch weniger der Verdunstung ausgesetzt war. Stark viskoser Nektar verlängert die Zeit der Aufnahme und führt so zu einer schlechteren Energiebilanz und einer vermehrten Bedrohung durch Feinde. Deshalb wird er von Blütenbesuchern gemieden (HEYNEMANN 1983).

5.4.2. Einfluß der Blütenbesuche auf das Nektarangebot

Mit dieser Arbeit ist zum ersten Mal auf der Ebene von Vegetationseinheiten der Nachweis erbracht, daß und in welchem Ausmaß blütenbesuchende Hummeln das Nektarreservoir der von ihnen besuchten Pflanzenarten signifikant beeinflussen. Nur von zwölf Arten (*Acinos alpina*, *Crepis* sp., *Hieracium pilosella*, *Hieracium* sp., *Leontodon helveticus*, *Lonicera caerulea*, *Prunella major*, *Prunella vulgaris*, *Silene acaulis*, *Solidago virgaurea*, *Trifolium badium*, *Vaccinium gaultherioides*) lagen keine vollständigen Datensätze für abgeschirmte und frei zugängliche Blüten vor (Tab. 5.3). Diese zwölf Arten erhielten insgesamt aber nur 1,22% aller Hummelbesuche, bei denen Nektar gesammelt wurde. Von den restlichen 44 Arten, auf die 98,78% aller Hummelbesuche für Nektar entfielen, waren vollständige Datensätze vorhanden (mindestens je ein Tagesgang des Nektarangebots abgeschirmter und frei zugänglicher Blüten).

Erst ab Mitte Juli kam es zu einer nachweisbaren Absenkung des verfügbaren Zuckervorrats der untersuchten Blüten (Abb. 5.5). Der Einfluß der Blütenbesucher auf das aktuelle Nektarangebot nahm mit dem Jahres- und Tagesverlauf zu (Abb. 5.4) und war gegen Ende der Vegetationsperiode sehr stark. Einzig im September und Oktober konnte zwischen 15.00 Uhr und 17.00 Uhr MEZ unter Ausschluß von Besuchern keine erhöhte Zuckermenge in den Blüten gefunden wurde. Das dürfte auf die um diese Zeit schon kurzen Tage zurückzuführen sein. Blütenbesuchenden Insekten sind im Herbst schon enge zeitliche Grenzen gesetzt. Ein Großteil der Hummelbesuche entfiel im Herbst außerdem auf die weniger witterungstoleranten ♂♂, die nicht effektiv sammeln (ALFORD 1975, HEINRICH 1979b). Bei ausbleibendem Blütenbesuch gleichen sich die Nektarwerte abgeschirmter und zugänglicher Blüten zunehmend an, zumal wenn die Nektarproduktion von der Menge des vorhandenen Nektars beeinflußt ist und Rückresorption stattfindet (CORBET 1978b, BURQUEZ & CORBET 1991).

Beim starken Einfluß, den die Blütenbesucher zumindest im zweiten Teil der Blühsaison auf das Nektarangebot der Blüten haben, erscheint zu dieser Zeit Konkurrenz der einzelnen Arten um den Nektar unvermeidlich. ZIMMERMAN (1980) stellte in seinem Untersuchungsgebiet in Colorado (USA) nach einer Periode der Konkurrenz der Bestäuber um Blüten ab Anfang August Konkurrenz der Blüten um Bestäuber fest. Allerdings beschäftigte Zimmerman sich nur mit einer Art. MOSQUIN (1971) konstatierte in der Banff-Region (Canada) im Juli und August eine hohe Wahrscheinlichkeit für Konkurrenz der Blüten um Bestäuber, da dem großen Blütenangebot relativ wenige Bestäuber gegenüberstehen. Dem widersprechen die vorhandenen Daten zumindest was die Hummeln und die von ihnen häufig besuchten Blüten betrifft (Abb. 5.5 und 5.9, vgl. Abb. 8.8). Bei Vorhandensein konkurrenzstärkerer Pflanzenarten (LAVERTY 1992) in der Nachbarschaft oder in bestimmten Teilarealen oder Höhenstufen kann jedoch durchaus Konkurrenz einzelner Pflanzenarten um Bestäuber entstehen. Insgesamt sollte im untersuchten Gebiet jedoch die potentielle Konkurrenz von Hummelarten um Blüten mit dem Jahresverlauf zunehmen, zumal die Kurven des

Blütenangebotes (Abb. 4.3, vgl. Abb. 8.6) und der Hummelabundanz (Abb. 3.9) im Jahresverlauf deutlich divergieren (vgl. Abb. 8.11).

Ob diese potentielle Konkurrenz sich in der Realität auswirkt, hängt von verschiedenen Faktoren ab, die sie überlagern können.

(1). Die räumlich-zeitliche Heterogenität des Nektarangebotes der einzelnen Vegetationseinheiten (RANTA & VEPSÄLÄINEN 1981) kann ein Entstehen stabiler Konkurrenzbeziehungen verhindern. Allerdings ist das Nektarangebot räumlich und zeitlich stark autokorreliert (HEINRICH 1979b, BRINK 1982, BOWERS 1986, BERTSCH 1987). Diese Autokorrelation vermindert die räumlich-zeitliche Heterogenität des Ressourcenangebotes deutlich.

(2). ♂♂ eines Nestes können wegen steigenden Energieverbrauchs für längere Strecken nicht alle attraktiven Vegetationseinheiten im Umkreis gleich effizient nutzen. Allerdings sind die Radien der Sammelflüge bei sozialen Bienen beträchtlich (SEELEY 1995) und „central place foraging“ ist keinesfalls zu eng zu sehen (DRAMSTAD 1996).

(3). Phänologische Unterschiede zwischen Hummelarten waren auch im Hochgebirge nachweisbar (Kap. 3.3.6): Ab Ende Juli nahm der Anteil der Arten, die ihren Nestzyklus früh beenden, an der Hummelgemeinschaft deutlich ab (Abb. 3.8).

(4). Unterschiedliche Präferenzen einzelner Hummelarten für Flächen in verschiedener Höhe und Lage im Gebirgsrelief sind nachgewiesen (OBESO 1992, NEUMAYER 1998).

(5). Im Verlauf der Blühsaison steigen nicht nur die interspezifische sondern auch die intraspezifische Konkurrenz sowie die zwischen den ♂♂ desselben Volkes (RANTA & VEPSÄLÄINEN 1981). Letztere sollten umso größer sein, je dominanter eine Art ist, je größer die Hummelvölker sind und je stärker sie central-place-foraging betreiben. Hummelvölker im Gebirge sind generell eher klein und die Dominanzen einzelner Arten variierten stark, waren aber kaum höher als in Untersuchungen im Flachland (NEUMAYER 1992, FARNBERGER & PAULUS 1996). Starke intraspezifische Konkurrenz ist nur unter den dominanten Arten (*B. wurflenii*, *B. ruderarius*, *B. soroensis*, *B. lucorum*, *B. sichelii* [vgl. Tab. 3.4]) zu erwarten.

Konkurrenzphänomene sind in komplexen Gemeinschaften schwierig zu demonstrieren. Die dazu nötigen Voraussetzungen sind nämlich nicht immer erfüllt, sondern meist nur in sogenannten „Nadelöhrsituationen“. Wie BOWERS (1986) bemerkt, sagt andererseits Konkurrenz um einige Pflanzenarten über eine bestimmte Zeit des Jahres relativ wenig über die Auswirkung auf das Energie-Gesamtbudget eines Hummelvolkes aus.

Die vorliegende Arbeit jedenfalls belegt den signifikanten Einfluß der Hummelbesuche auf das Nektarangebot der Blüten besonders in der zweiten Saisonhälfte. In dieser Zeit geht die Volkentwicklung der meisten Hummelarten auf den Höhepunkt zu, die Geschlechtstiere werden produziert und die Völker beginnen daraufhin, abzusterben. Es ist kaum denkbar, daß die signifikante Beeinflussung des Nektarangebots durch Blütenbesucher (zu einem großen Teil durch Hummeln) keine Auswirkungen auf die Entwicklung der Population verschiedener Hummelarten hätte.

Solange jedoch weder die Größe der oben angeführten konkurrenzmindernenden Faktoren bekannt ist noch die Rolle anderer populationsbegrenzender Gegebenheiten wie Nistplatzangebot, Krankheiten und Parasiten oder Überwinterungsmortalität, lassen sich sichere Auskünfte über die Stärke der Konkurrenz um Nektar nicht machen. Neben der kaum praktikablen großflächigen Veränderung des Blüten- oder Ressourcenangebotes könnte nur die - in Nationalparks undenkbare - Beseitigung einer Art (BOWERS 1986) oder die

experimentelle Einführung eines neuen Konkurrenten Aufschluß über die Stärke der aktuellen Konkurrenz geben.

Der Ausbeutungsgrad variierte zwischen Blüten mit verschiedenen Charakteristika. Radiärsymmetrische Blüten mit relativ leicht erreichbarbarem Nektar wiesen den höchsten Ausbeutungsgrad auf (Abb. 3.8, vgl. Tab. 3.6). Dagegen war er bei den bilateral symmetrischen Blumentypen 5 und 6 deutlich geringer. Diese Differenz hängt freilich nicht nur mit der Intensität des Hummelbfluges sondern auch mit der Intensität des Besuchs anderer Blütenbesuchergruppen (insbesondere Dipteren) und mit der Schnelligkeit der Nektarproduktion zusammen. Gerade radiärsymmetrische Blüten mit leicht erreichbarbarem Nektar werden gerade in Gebirgen zu einem hohen Prozentsatz von den abundanten Dipteren besucht (MOLDENKE 1976, ARROYO, PRIMACK & ARMESTO 1982, TOTLAND 1994).

5.4.3. Einfluß des Wetters auf das Nektarangebot

Bei Schlechtwetter mit niedrigen Temperaturen dürfte die Nektarproduktion minimal sein. Doch auch kurzfristige Regenschauer sind in Gebirgen häufig (KLOTZ 1990, DOBESCH 1983). Obwohl ein Großteil der Sammelaktivität von Hummeln auf Schönwetterperioden entfiel (Abb. 3.6), können Hummeln durch ihre Fähigkeit zur Thermoregulation auch bei widrigen Wetterverhältnissen sammeln (HEINRICH & HEINRICH 1983, HEINRICH 1979b). Ein Anreiz dafür könnten die relativ großen Nektarmengen sein, die sich bei Schlechtwetter (hier definiert durch Regen) in bestimmten Blüten ansammeln. In den speziell auf Bienenbesuch spezialisierten und vor Regen geschützten Blumentypen 3 (Glockenblumen) und 6 (Schiffchenblumen) war bei Schlechtwetter deutlich mehr Zucker zu finden als bei Schönwetter und z.T. sogar mehr als bei Blüten, die morgens vor Insektenbesuch abgeschirmt worden waren (Abb. 5.7). Es ist denkbar, daß robuste Hummelarten einen Vorteil daraus ziehen, daß sie dieses vorhandene Nektarreservoir bei langsamer Wetterbesserung schneller als andere Hummelarten nutzen können. Daten dazu fehlen jedoch. Bezüglich der Schlechtwettertoleranz konnten keine Unterschiede der einzelnen Hummelarten gefunden werden (Kap. 3.3.5).

5.4.4 Potentieller Pollengewinn

Auch das Pollenangebot pro Blüte variierte in einem weiten Bereich (Tab. 5.5). Die Unterschiede des verfügbaren Pollenvolumens pro Blüte bzw. Infloreszenz erstreckten sich über vier Zehnerpotenzen. Der verschiedene Zeitaufwand und Energieverbrauch bei der Ausbeutung der betreffenden Blüten spielt sicherlich eine wesentliche Rolle für die Attraktivität. Daß sich bei Berücksichtigung der Ausbeutungskosten (Abb. 5.17.B) die Varianz des potentiellen Pollengewinns nicht wie beim Nektar signifikant verringerte, ist wahrscheinlich durch die schlechtere Datenlage bedingt. Die Glockenblumen stellten das höchste Pollenangebot pro Blüte zur Verfügung, die Trichterblumen sowie die Körbchen- und Köpfchenblumen das niedrigste. Die deutlichen Unterschiede der Mittelwerte verschiedener Blumentypen lagen allerdings aufgrund der hohen Schwankungsbreiten unter der Signifikanzgrenze. Signifikant verschieden war dagegen das Pollenangebot pro Blüte zwischen Einzelblüten und Blüten in Blütenständen (Abb. 5.15). Auf Ebene der für fliegende Blütenbesucher relevanten Struktur war ein solcher Unterschied wie auch beim Nektarangebot nicht nachweisbar.

5.4.5. Einfluß der Blütenbesuche auf das Pollenangebot

Im Gegensatz zu den Befunden beim Nektarangebot konnte nur bei einer Pflanzenart (*Aconitum napellus*) ein signifikanter Unterschied des Pollenangebots abgeschirmter und frei zugänglicher Blüten festgestellt werden (Tab. 5.8). Von einigen Arten (*Cirsium spinosissimum*, *Campanula scheuchzeri*, *Anthyllis vulneraria*, *Geranium sylvaticum*, *Hypericum maculatum*, *Rosa pendulina*, *Trifolium badium*) lagen allerdings keine Daten über das Pollenangebot abgeschirmter Blüten vor. Deshalb beruhen die Abb. 5.8 und 5.9 auf einer schmäleren Datenbasis als die vergleichbaren Nektarwerte (Abb. 5.5). Die Arten mit vollständiger Datenbasis repräsentieren die Pflanzenarten, auf die 78,11% aller Blütenbesuche entfielen, bei denen auch Pollen gesammelt wurde ($n = 201$).

Die jeweils zehn Einzelmessungen pro Meßdurchgang waren offensichtlich bei den großen Schwankungsbreiten oft zu wenig, um zu signifikanten Unterschieden zu führen. Denn bei monatlicher Mittelwertbildung der einzelnen Tagesgangsmessungen zeigte sich wie beim Nektar eine deutliche Steigerung des Einflusses der Blütenbesucher mit dem Jahres-, wie auch dem Tagesverlauf (Abb. 5.8). Kombiniert man die Daten über den Einfluß der Blütenbesucher auf das Pollenangebot der verschiedenen Pflanzenarten mit den Häufigkeitsdaten dieser Arten, zeigt sich gegen Ende der Blühsaison eine deutliche Steigerung dieses Einflusses. Doch tritt diese wesentlich später auf als bei den Nektardaten (Abb. 5.9). Zwei Gründe sind denkbar:

Zum einen konnten gerade von Pflanzenarten, die im Herbst einen hohen Anteil am Blütenangebot stellten (*Campanula scheuchzeri*, *Cirsium spinosissimum*) wegen widriger Witterungsbedingungen keine vollständigen Pollenzählungen abgeschirmter Blüten erhalten werden (Tab. 5.6), Diese Arten mußten aus der Analyse ausgeklammert werden. Es ist aber auch denkbar, daß das Pollenangebot der Blüten weniger von Blütenbesuchen beeinflusst wird als das Nektarangebot. Pollen wird oft portionsweise (HARDER & WILSON 1994) innerhalb eines relativ kurzen Zeitraumes des Tages (meist bei höherer Temperatur und relativ niedriger Luftfeuchtigkeit (CORBET 1990) freigegeben. In den Zeiten vor der Pollenausschüttung sollte nur wenig Pollen verfügbar sein, weshalb keine Unterschiede des Pollenangebotes abgeschirmter und frei zugänglicher Blüten zu erwarten sind. Während der Pollenausschüttung wird in kurzer Zeit viel Pollen frei, sodaß Blütenbesuche erst nach geraumer Zeit eine Senkung des mittleren Pollenangebots bewirken können. Da gegen Abend in der Regel kein neuer Pollen freigegeben wird, sollte es längere Zeit nach der Ausschüttung wieder zum Verschwinden des Angebotsunterschiedes kommen. Blütenbesucher transportieren außerdem kaum den ganzen verfügbaren Pollen weg. Die meisten Hummeln sammeln Nektar und Pollen. Während der Nektarvorrat einer Blüte mehr oder weniger ausgeschöpft wird, wird von Hummeln bei der überwiegenden Anzahl der Besuche (Anhang 6.3) neben dem Nektar meist nur der an den Haaren hängen gebliebene Pollen abgestreift (WESTERKAMP 1996). Gerade Blüten mit sekundärem Pollenpräsentationsmechanismus wie Campanulaceen und Asteraceen stellen kurz darauf, wenn die Bürstchenhaare weiter welken, wieder neuen Pollen zur Verfügung. Wird dieser nicht abgeholt, fällt er nicht selten in die Blüte. Bereits produzierter Zucker geht dagegen für Blütenbesucher kaum verloren (außer in geringerem Maße durch Rückresorption (BURQUEZ & CORBET 1991).

5.4.6. Zeitaufwand zur Ausbeutung der Blütenressourcen

Das absolute Angebot einer Blüte an Nektar oder Pollen allein sagt noch nicht viel über den möglichen Gewinn dieser Ressourcen pro Zeit für Blütenbesucher aus. Die Zeit zur Ausbeutung einer Blüte variierte für Hummeln um das Zwanzigfache (Tab. 5.7: 0,69 s bis 14 s). Die Bearbeitungszeit, die sich aus der Zeit, die für das Handling einer Blüte benötigt wird und der eigentlichen Saugzeit zusammensetzt, beeinflusst die Attraktivität einer Pflanzenart wesentlich. Als zusätzlicher Faktor fällt die benötigte Flugzeit pro Blütenbesuch

wesentlich ins Gewicht: Einerseits ist Fliegen energetisch teuer, führt also zu erhöhten Energieausgaben. Andererseits können während des Fliegens keine Blüten genutzt werden, wodurch lange Flugzeiten zu verminderten Einnahmen führen. Letzterer Faktor dürfte oft wichtiger sein als der Energieverbrauch durch Flug. Besonders bei kühlen Temperaturen ist der Energieverbrauch zur Thermoregulation an sich schon hoch und Fliegen benötigt nicht mehr viel zusätzliche Energie (vgl. SOWIG 1988, HEINRICH 1979b). Flugzeiten werden hauptsächlich von der Entfernung der Blüten oder Infloreszenzen verursacht. Deshalb können dichte Blütenfelder einer Pflanzenart, die wenig Belohnung bietet, energetisch günstiger auszubeuten sein als weit entfernte Blüten mit reichlicher Belohnung (vgl. LÜTZENKIRCHEN 1983).

5.4.7. Zusammenhang der einzelnen Blütenparameter mit dem Ressourcenangebot

Blütenfarben, Corollalängen und Blumentypen waren nicht zufällig verteilt. Ein Blütenkomplex zeichnete sich durch lange Corolla und einen hohen Anteil der Blumentypen 3, 4, 5 und 6 (Abb. 5.12) sowie von Blüten mit Blau-Reflexion (Abb. 5.13) aus. An Blüten mit diesen Merkmalen ließ sich im Mittel ein höherer Energiegewinn erzielen (Abb. 5.17). Ein zweiter Komplex zeichnete sich durch eine Corollalänge zwischen 4 und 6 mm, mehrheitlich radiäre Symmetrie und einen höheren Anteil grün reflektierender Blüten aus. Die regelmäßige Kombination bestimmter Blütenmerkmale ermöglicht es, viele der Präferenzen der Hummeln auf die Corolla-Proboscis-Relation zurückzuführen. Diese wiederum ermöglicht langrüsseligen Arten die Ausbeutung tief verborgener Nektarvorräte, die Arten mit kurzer Proboscis vorenthalten bleiben. Gleichzeitig wird für langrüsselige Arten die Ausbeutung von Blüten mit kurzer Corolla ineffizient (PLOWRIGHT & PLOWRIGHT 1997).

5.4.8. Folgerungen für einen effizienten Blütenbesuch

Viele Faktoren haben Einfluß auf das Nektar- und Pollenangebot. Neben artbedingten Charakteristika der Nektarproduktion jeder Blütenpflanzenart sind es Temperatur und Feuchtigkeit des Bodens sowie die Ernährungslage der Pflanze, die die Nektarproduktion in hohem Ausmaß beeinflussen. Lufttemperatur und relative Luftfeuchte beeinflussen neben der Produktion besonders auch die Konzentration des Nektars. Pollen wird schon lange vor der Blütezeit produziert. Deshalb ist es besonders der Ernährungszustand der Pflanze zum Zeitpunkt der Pollenproduktion, der das spätere Pollenangebot mitbestimmt. Die Wetterbedingungen bestimmen Zeitpunkt und Intensität der Ausschüttung des Pollens.

Zu diesen Faktoren, die direkt an der Pflanze wirken und das Ressourcenangebot bestimmen, treten als für Blütenbesucher wesentliche Faktoren die benötigte Zeit zur Ausbeutung einer Blüte, die Dichte des Pflanzenbestandes (LÜTZENKIRCHEN 1983), die Entfernung vom Nest, und die Temperatur, die den Energieverbrauch wesentlich mitbestimmt, auf. Diese Faktoren allein liefern schon ein ziemlich unvorhersehbares Bild der Entwicklung des Ressourcenangebots für sammelnde Hummeln. Ein weiterer Faktor, der zusätzliches Chaos in das Ressourcenmuster bringt, sind vorhergegangene Blütenbesuche (BERTSCH 1987, REAL 1991). Das entstehende Muster an Nektar- und Pollenangebot ist in hohem Maße zufallsbedingt, jedoch meist räumlich und zeitlich autokorreliert (BOWERS 1986).

Hummeln sammeln mit Strategie. Da sie keinesfalls die Details der Ressourcenverteilung in einem Blütenfeld kennen können und auch die Verteilung der Blütenfelder im Raum nur ausschnittsweise (im Gegensatz zu Honigbienen können Hummeln nicht über Trachtgebiete und deren Attraktivität kommunizieren) müssen sie eine Strategie haben, die aus dem wenigen Wissen, das sie haben und verarbeiten können (vgl. CHEVERTON, KACELNIK & KREBS 1985)

das Beste herausholt. Folgendes Wissen ist jedoch für „Optimal foraging“-Regeln unbedingt notwendig:

- Kenntnis einer oder mehrerer lohnender Pflanzenarten und deren „Bedienung“. Diese werden durch zufälliges Suchen und Probieren entdeckt und mittels perzeptioneller Konditionierung mehr oder weniger blütenkonstant besammelt (WILSON & STINE 1996). Angeborene Farbpräferenzen können den Lernvorgang unterstützen (HARDER & REAL 1987, PETRIKIN & WELLS 1995,). Die festgestellten Merkmalskomplexe von Blüten erleichtern die Bildung von Suchmustern.
- Kenntnis eines oder mehrerer lohnender Blütenfelder. Diese werden ebenfalls durch anfänglich zufälliges Suchen und Probieren gefunden und durch „traplining“ regelmäßig abgeflogen (THOMSON 1996).
- Kenntnis des aktuellen Gewinns (Tab. 5.7 und 5.8). Es gibt z.T. widersprüchliche Ergebnisse, ob der relevante Faktor für Hummeln der Brutto-Energiegewinn (J/Zeit), der Netto-Energiegewinn/Zeit ($(J[\text{Gewinn}]-J[\text{Verbrauch}])/\text{Zeit}$) oder die Energieeffizienz ($(J[\text{Gewinn}]-J[\text{Verbrauch}])/J[\text{Verbrauch}]$) ist. Bei Honigbienen sind je nach Situation die beiden letzten Effizienzkriterien wirksam (SEELEY 1995). Die fehlende Kommunikation unter Sammlerinnen im Hummelvolk läßt eher die Netto-Energiebilanz als relevante Größe vermuten (CHEVERTON, KACELNIK & KREBS 1985, vgl. HARDER & REAL 1987). Bei Hummeln könnte es auch Unterschiede zwischen den Arten geben. Unabhängig vom realen Effizienzkriterium muß eine Hummel dazu Folgendes ermitteln können:
- Energiegewinn pro Blüte (Tab. 5.3). Dazu braucht sie Daten über die Nektarmenge und die Zuckerkonzentration. Und sie muß wahrscheinlich über eine bestimmte Anzahl Blüten mitteln können, um entscheiden zu können, in welchem Blütenfeld und an welcher Art sie sammeln sollte, oder ob Abfliegen besser wäre (BELISLE & CRESSWELL 1997, REAL 1991).
- Energieverbrauch pro Zeit (vgl. HEINRICH 1975, 1979b, PYKE 1980, BERTSCH 1984 SOWIG 1988). Dafür muß die Hummel den Energieaufwand für das „teure“ Fliegen wie für das „billigere“ Sitzen und für die eventuell zusätzlich nötige Thermoregulation kennen. Auch hier handelt es sich wohl um gemittelte Näherungswerte, mit denen die Tiere arbeiten. Nur eine Analyse des Blütenbesuchs im Freiland mit weitgehender Messung der wesentlichen Variablen sowie eine Testung der Strategien mit Erklärungswert im Labor kann hier Aufklärung bringen.
- Zeitaufwand pro Blüte (Tab. 5.7). Unerlässlich für „optimal foraging“ ist die Abschätzung des Zeitaufwandes. Dieser wird allerdings bei vielen Tieren mit einem systematischen Fehler wahrgenommen (vgl. CHEVERTON, KACELNIK & KREBS 1985).

Da das Nektar- und Pollenangebot äußerst stark variieren, ist eine Mittelwertbildung über Gewinn und Verlust pro Blütenbesuch notwendig, um eine Blütenwahl zu treffen. Sammelnden Bienen sind allerdings durch ihre Gehirnstruktur relativ enge Grenzen der Gedächtnisleistung (REAL, ELLNER & HARDER 1990, REAL 1991, DUKAS & REAL 1993, BELISLE & CRESSWELL 1997) und des räumlichen Gedächtnisses (CHEVERTON, KACELNIK & KREBS 1985) gesetzt.

Deshalb bleibt die Frage offen, wie nahe blütenbesuchende Hummeln dem potentiellen energetischen Optimum kommen. Diese Frage ist für Abflugentscheidungen beim Besammeln von Infloreszenzen und Blütenfeldern einer Pflanzenart relativ gut geklärt (PYKE 1982b,

CIBULA & ZIMMERMAN 1984, HODGES 1985a, 1985b, REAL 1991, BELISLE & CRESSWELL 1997). Wie weit Hummeln aber die jeweils optimale Pflanzenart nutzen, ist noch kaum untersucht. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die Flugzeiten eine wichtige Rolle in der Energiebilanz spielen. Während für Tab. 5.8 der besseren Vergleichbarkeit willen alle Flugzeiten mit 2 s angenommen wurden, variieren sie im Freiland je nach Dichte des Bestandes. So können Blüten mit weniger Belohnung dann attraktiver als andere sein, wenn weniger Flugaufwand zu ihrer Ausbeutung nötig ist. Die Frage nach der Optimalität der Blütenwahl wird im 7. Kapitel behandelt.

6. Die Rolle der Hummeln in der Blütenbesuchergemeinschaft des Hochgebirges

6.1 Einleitung

Da Hummeln das Nektar- und Pollenangebot einer Pflanze nicht kennen, müssen sie sekundäre Blütenparameter (Blütenfarbe und -form) benutzen, um abschätzen zu können, welche Blüten lohnend sein könnten. Zum einen wurden angeborene Präferenzen für bestimmte Blütenfarben (LUNAU 1991, PETRIKIN & WELLS 1995, HILL, WELLS & WELLS 1997) und -formen (LAMB & WELLS 1995) nachgewiesen. Andererseits dienen die erwähnten Blüteneigenschaften aber auch als Unterscheidungsmerkmal für Hummeln, die gelernt haben, welche Blüten einen Besuch reich belohnen, und wie sie zu bedienen sind (LAVERTY & PLOWRIGHT 1988). Blütenfarbe und -form sind für ein anfliegendes Insekt direkt sichtbar, während die Corollalänge die Arten mit zu kurzen Mundwerkzeugen ausschließt.

Blütenparameter sind dann für ein besuchendes Insekt sinnvolle Entscheidungshilfen, wenn sie in einem Zusammenhang mit den von den Blütenbesuchern verwendeten ökonomischen Kriterien stehen. Kap. 5.3.3.2 weist einen solchen Zusammenhang zwischen Blumentyp, Corollalänge und Energiebilanz bei der Ausbeutung nach. Folgende Fragen stellen sich:

- Wie teilt sich die Blütenbesuchergemeinschaft das Spektrum an Blütenfarben, Corollalängen und Blumentypen auf?
- Welchen Teil des jeweiligen Spektrums nutzt die Hummelgemeinschaft und wie wird dieser Anteil unter den Hummelarten aufgeteilt?
- Gibt es einen signifikanten Zusammenhang zwischen der Proboscislänge und der mittleren Corollalänge der genutzten Blüten?
- Wie stehen Nahrungsselektivität und Nahrungsniischenüberlappung mit der Proboscislänge der Hummeln und mit deren Bevorzugung bestimmter Blütenparameter in Verbindung?
- Sind die von Hummelarten mit hoher Nahrungsselektivität besuchten Pflanzenarten an ihren Wuchsorten weniger dominant oder kommen sie regional seltener vor? Ist die höhere Nahrungsselektivität also im Blütenfeld zu beobachten oder äußert sie sich im Besuch seltenerer Pflanzenarten, die aber an den Orten ihres Vorkommens ebenfalls dominant sind?

- Gibt es wesentliche Unterschiede des Blütenbesucherverhaltens der Hummelgemeinschaft und der Mechanismen zur Ressourcenaufteilung zwischen alpinen Regionen und dem Flachland?
- Ist Konkurrenz unter Hummeln ein plausibler Erklärungsfaktor für die realen Muster der Ressourcenaufteilung?
- Ist Konkurrenz der Pflanzen um Bestäuber wahrscheinlich?

6.2. Material und Methoden

6.2.1. Messung der Proboscislänge der Hummeln

Proboscis- und Kopflänge sowie Kopf- und Körperbreite in verschiedenem Abstand zur Rüsselspitze sowie die Flügel- und die Radialzellenlänge wurden an frischtoten Hummelarbeiterinnen und -männchen gemessen (Meßpunkte: Mandibelwurzel, größte Kopfbreite, größter Thoraxdurchmesser s. Abb. 6.1: 1.1. bis 1.3.). An jedem dieser Meßpunkte wurde einerseits die Breite und die Höhe des Hummelkörpers gemessen und daraus für jeden Meßpunkt ein Mittelwert errechnet. Andererseits wurde für jeden dieser Meßpunkte der Abstand zur Glossaspitze gemessen. Dabei wurde die Proboscis unter leichtem Zug auf ihre größtmögliche Länge gestreckt. SHIMIZU & SUZUKI (1983) geben die Länge von Prämentum, Glossa und Cardo als Maß der Proboscislänge an. Dagegen ist laut HARDER (1983, 1982) die funktionelle Proboscislänge von Bienenarten mit langen Mundwerkzeugen, zu denen auch die Hummeln gehören, meist nur die Glossalänge allein. Das Prämentum wird nur vorgestreckt, wenn tief geborgener Nektar auf andere Weise nicht erreicht wird. Da es in dieser Arbeit um die maximal erreichbare Proboscislänge geht, wurde die Länge bei vorgestrecktem Prämentum erfaßt.

Die funktionelle Proboscislänge wurde in dieser Arbeit bis zur Mandibelspitze gemessen. Dabei wurden die Mandibeln schräg nach vorn gestreckt, sodaß sich die Spitzen berührten. Dieser Längenindex wurde beim Vergleich der Proboscislängen verschiedener Arten verwendet. Um das Verhältnis von Corolla- und Proboscislänge zu bestimmen, wurden beide ab dem Punkt bestimmt, an dem der Durchmesser der Blumenkronröhre und des Körpers 2 mm (Variante 1) oder 5 mm (bei Blüten mit engerer Röhre: am Ende der Röhre) erreichte (s. Abb. 7.3). Beide Methoden der Proboscislängenmessung können nur bedingt etwas über die tatsächliche Erreichbarkeit des Blütengrundes für Hummeln aussagen, da ein Blütenbesucher an verschiedenen Körperpartien von der Blüte zurückgehalten werden kann. Deshalb wurde für diese Fragestellung eine eigene Methodik verwendet (Kap. 6.2.2). Um nicht zu viele Tiere aus dem Untersuchungsgebiet töten zu müssen, wurden für die Messungen der Proboscislänge auch Tiere aus faunistischen Erhebungen der Ostalpen (u.a. Leoganger Steinberge, Salzburg; Hohe Tauern, Salzburg; Rätikon, Vorarlberg und angrenzende Schweiz) verwendet. Voranalysen hatten keinerlei signifikante geographische Unterschiede wesentlicher Parameter wie Proboscislänge, Radialzellenlänge und Flügellänge zwischen den Herkunftsgebieten der Tiere ergeben. Bedeutende Differenzen der Proboscislänge treten allerdings während des Saisonverlaufs auf, da die ersten kleineren ♂♂ zunehmend von größeren Generationen abgelöst werden (SOWIG 1988). Deshalb wurden die Proboscismessungen über die Saison gestreut vorgenommen.

6.2.2. Ist der Nektar einer Pflanzenart für eine Hummelart regulär nutzbar?

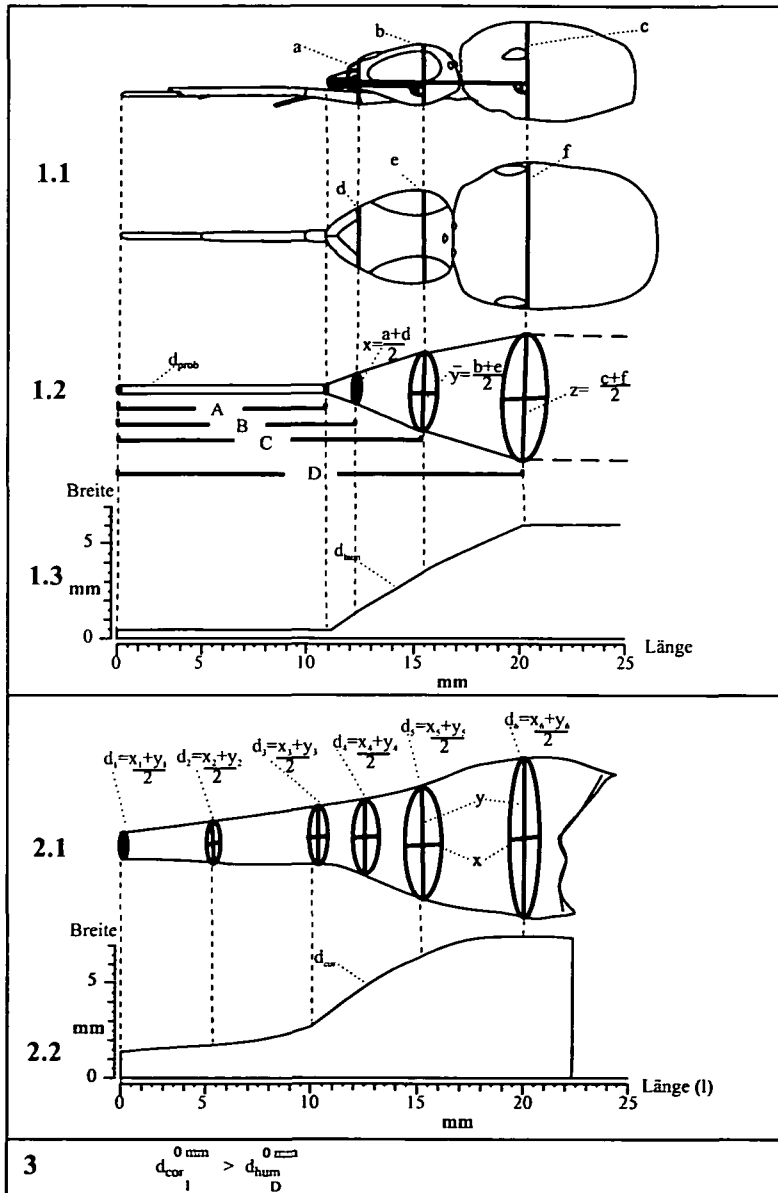
Abb. 6.1. zeigt,

wie die Kurve des Durchmessers der Proboscis- und der Körperbreite einer Hummelart erstellt wurde,

wie die Kurve des Corolladurchmessers einer Pflanzenart erstellt wurde,

wie sich beide zueinander verhalten.

Eine Hummel kann den Nektar nur von solchen Pflanzenarten regulär nutzen, deren Corolladurchmesser durchgehend größer ist als der Proboscis- und Körperdurchmesser der Hummel. Das hier angewendete relativ aufwendige Verfahren ist notwendig, weil herkömmliche Messungen der Rüssellänge und Blumenkronröhrenlänge grobe Fehlermöglichkeiten aufweisen. Bei Trichterblumen ist z.B. nicht deutlich definierbar, wo die Blumenkronröhre beginnt. Oft sind es auch gar nicht die Mandibeln oder der Kopf, die verhindern, daß kurzrüsselige Hummeln in eine Blüte eindringen. Bei *Aconitum*-Arten z.B. wird erst der Thorax einer Hummel zurückgehalten, weshalb durchaus Arten mit mittellanger Proboscis den Nektar von *Aconitum napellus* s.l. sammeln können, obwohl die Corollalänge als lang angegeben wird (WERTH 1941). Aus dem gleichen Grund können Honigbienen mit einem wesentlich geringeren Thoraxdurchmesser bei dieser Art auch zum Nektar gelangen (eigene Beobachtung). Papilionaceen haben in normaler Blütenstellung oft eine wesentlich längere Corolla als im aufgeklappten Zustand, wenn ein Insekt mit der Masse einer Hummel sich in die Blüte zwängt. Deshalb wurde bei diesen die Corollalänge in aufgeklapptem Zustand gemessen. Die effektive Corollalänge ist z.B. bei Papilionaceen für schwache und leichte Blütenbesucher (z.B. Schmetterlinge) länger als für starke und schwere (z.B. große Bienen). Für diese Untersuchung mit Hummeln wird daher mit den Minimalwerten der Corollalänge gearbeitet. Durch eine lange Corolla ist nur die reguläre Nektarnutzung beschränkt. Pollen ist dagegen bei fast allen untersuchten Pflanzenarten für Hummeln zugänglich. Ebenso ist Nektar in Blüten mit langer Corolla für Nektarräuber zugänglich. Dies gilt auch für sekundäre Nektarräuber, die durch schon vorgebissene Löcher saugen. In beiden Fällen gilt die Beschränkung des Blütenzugangs, wie in Abb. 6.1 verdeutlicht, nicht.



- 1.1 Messung der Indices a, b, c, d, e, f im Abstand B, C, D von der Proboscisspitze;
- 1.2 Errechnung von x, y, z. Der Proboscisdurchmesser d_{prob} wird mit 0,5 mm angenommen;
- 1.3 Erstellung der Kurve d_{mm} durch Interpolation der Werte für jeweils 0,5 mm Proboscis- bzw. Körperlänge;
- 2.1 Messung von Corollabreite x und Corollahöhe y alle 5 mm ausgehend vom Blütenboden. Bei großer Differenz benachbarter Werte Einfügung kleinerer Meßintervalle (z.B. x_3, y_4). Berechnung von d_1, d_2, \dots ;
- 2.2 Erstellen der Kurve d_{cor} durch Interpolation der Werte für jeweils 0,5 mm Corollalänge
- 3 Regel für alle Pflanzenarten, deren Nektar von einer Insektenart regulär nutzbar ist.

Abb. 6.1: Methodik der Erfassung der Pflanzenarten, deren Nektar für eine Hummelart regulär zugänglich ist.

1.1 bis 1.3: Messung des Proboscis- und Körperdurchmessers von Hummeln;

2.1 und 2.2: Messung des Corolladurchmessers der Blüten;

3: Regel für alle Pflanzenarten, deren Nektar regulär ausbeutbar ist.

Fig. 6.1: Methods for recording plant species, with regularly accessible nectar to any bumblebee species.

1.1 to 1.3: Measurement of proboscis- and body width of bumblebees;

2.1. and 2.2: Measurement of corolla tube diameter of flowers;

3: Rule for all plant species with regularly exploitable nectar.

6.2.3. Erfassung des Blütenbesucherspektrums

Es gibt viele publizierte Blütenbesucherlisten einzelner Pflanzenarten (MÜLLER 1881, EKSTAM 1894, KNUTH 1898, FRITSCH 1927 etc.). Kaum jedoch sind Daten über die Häufigkeitsverteilung der einzelnen Besuchergruppen anzutreffen. Eine Zuordnung zu einem Bestäubungssyndrom (KUGLER 1970, FAEGRI & VAN DER PIJL 1979) aufgrund rein morphologischer Kriterien ohne empirische Daten zum realen Blütenbesuch kann in die Irre führen (siehe hierzu auch WASER 1986, CHITTKA, THOMPSON & WASER 1999). Denn andere als die „regulären“ Blütenbesucher, an die die Blüte morphologisch angepaßt zu sein scheint, werden oft schnell als Ausnahme gewertet, können aber durchaus das Gros der Blütenbesucher stellen. Zu unterscheiden ist dabei zwischen

- dem Anteil, den eine Blütenbesuchergruppe oder -art an allen Blütenbesuchen auf einer Pflanzenart hat,
- dem Anteil, den sie an der Nutzung der Blütenressourcen stellt,
- und dem Anteil, den sie an deren Bestäubung hat.

In die letzten beiden fließen Effektivitätsunterschiede (Blütenbesuche pro Zeit, transportierter und abgegebener Pollen pro Blütenbesuch) ein.

In der vorliegenden Arbeit das Blütenangebot und das Gesamt-Blütenbesucherspektrum in 32 über die Blühsaison verteilten Untersuchungen auf willkürlich gewählten Flächen erfaßt. Für fast alle von Hummeln genutzten Pflanzenarten konnten ausreichende Daten gewonnen werden, um den Anteil der Besuchergruppen an der gesamten Blütenbesuchergemeinschaft abzuschätzen. Die Blütenbesucher wurden dazu in folgende Gruppen zusammengefaßt:

- Hummeln (*Bombus*, *Psithyrus*),
- Bienen (Apoidea) außer Hummeln - in erster Linie Honigbienen und *Andrena rogenhoferi*,
- Hymenopteren außer Bienen,
- Schwebfliegen (Syrphidae),
- Dipteren außer Schwebfliegen - in erster Linie Stubenfliegenverwandte (Muscidae und Anthomyidae) und Tanzfliegen (Empididae)
- „Tagfalter“ (Rhopalocera und Hesperioidea)
- „Nachtfalter“ (alle Lepidopteren außer Rhopalocera und Hesperioidea)
- Käfer - in erster Linie kleine Kurzflügler (Staphylinidae).

In allen Fällen wurden die Daten auf Blütenbesucher pro 1000 Blüten bzw. Infloreszenzen umgerechnet. Die Daten zur mittleren Hummeldichte pro 1000 Blüten bzw. Infloreszenzen wurden wegen der breiteren Datenbasis nicht aus den 32 Untersuchungen des gesamten Blütenbesucherspektrums genommen, sondern aus den Transektuntersuchungen beider Untersuchungsjahre (Kap. 3.2.1). Aus den Daten wurde der Anteil jeder Besuchergruppe am gesamten Besucherspektrum für jede Pflanzenart errechnet. Für einige Pflanzenarten lag kein ausreichendes Datenmaterial vor, um die Zusammensetzung der Gesamt-Blütenbesuchergemeinschaft mit hinreichender Sicherheit eruieren zu können. Für diese Arten wurde der Anteil der Hummeln am Blütenbesucherspektrum folgenderweise geschätzt:

<i>Calluna vulgaris</i>	90,39% (wie <i>Carlina acaulis</i>)
<i>Pedicularis foliosa</i>	100%
<i>Primula minima</i>	50%
<i>Rosa pendulina</i>	50%
<i>Salix</i> sp.	10%
<i>Vaccinium gaultherioides</i>	22,87% (wie <i>Vaccinium myrtillus</i>)
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	22,87% (wie <i>Vaccinium myrtillus</i>)

(*Calluna vulgaris* und *Carlina acaulis* blühten als letzte Arten im Jahresverlauf. Zu ihrer Blütezeit wurden nur mehr wenige Blütenbesucher außer Hummeln beobachtet.)

Da der Anteil der oben genannten Pflanzenarten am gesamten von Hummeln genutzten Blütenangebot nicht sehr hoch war, erscheint eine solche Schätzung beim derzeitigen Datenbestand vertretbar.

Für jede Hummelart wurde daraufhin die mittlere Nahrungsnischenüberlappung mit den anderen Hummelarten und mit allen übrigen Blütenbesuchern errechnet (Methode: s. Kap. 2.5.3.2). Dies geschah in zwei Varianten:

A: Die Daten der Blütenbesucher pro 1000 Blüten/Infloreszenzen wurden unverändert übernommen.

B: Die unterschiedliche durchschnittliche Aktivität der einzelnen Blütenbesuchergruppen wurde berücksichtigt. So können z.B. Dipteren zwar in hoher Dichte vorhanden sein. Aufgrund langsameren Nektartrinkens oder Pollenfressens haben sie allerdings weniger Einfluß auf den Ressourcenvorrat von Blüten als seltenere Arten mit sehr intensiv sammelnden Individuen. Da es um die Leerung des Nektar- und Pollenvorrates der Blüten geht, ist in diesem Fall die Blütenbesuchseffizienz das relevante Kriterium, nicht die Bestäubungseffizienz. Literatur zu diesem Thema ist sehr spärlich: STRICKLER (1979) fand deutliche Effizienzunterschiede zwischen verschiedenen spezialisierten Solitärbienearten an *Echium*. Nur die Untersuchung von HERRERA (1989) an Lavendel liefert Daten über die Besuchseffizienz verschiedener Blütenbesuchergruppen. Daher kann es sich hier nur um eine grobe Schätzung handeln. Die Blütenbesuchseffizienz der Hummeln dient mit 100% als Maß. Auch alle übrigen Bienen wurden als gleich effizient eingeschätzt. Für alle Schmetterlinge wurde eine Effizienz von 50% gegenüber den Hummeln angenommen. HERRERA (1989) erhielt für die Blütenbesuchseffizienz der Tagfalter und Hesperiden noch niedrigere Werte, doch ist Lavendel im Vergleich zu Blüten mit Sitzplattform für Schmetterlinge relativ schwierig auszubeuten. Die Blütenbesuchseffizienz aller übrigen Arten wurde auf 25% im Vergleich zum Wert der Hummeln geschätzt. Nur für Ameisen und Käfer wurde eine noch niedrigere Effizienz von 10% angenommen. Aufgrund dieser Annahmen wurde mit Variante B überprüft, ob sich die mittlere Nahrungsnischenüberlappung der einzelnen Hummelarten mit den anderen Besuchergruppen stark ändert, wenn die Effizienzunterschiede verschiedener Besuchergruppen berücksichtigt werden.

6.2.4. Besuchergilden

Innerhalb der gesamten Blütenbesuchergemeinschaft, aber auch unter den Hummeln besuchen nicht alle Arten die gleichen Pflanzenarten. Die Rolle folgender Faktoren wurde überprüft:

- Corollallänge;
- Blumentyp;
- Symmetrie (radiär vs. bilateral);

- Blütenfarbe;
- Ressourcenangebot.

6.2.5. Nahrungsselektivität

Die gebräuchlichen Indices der Nahrungsnischenbreite nach Colwell und Futuyma (MÜHLENBERG 1976) berücksichtigen nur den Anteil der einzelnen Ressourcenklassen an der gesamten Nahrung, nicht aber die vorhandene Quantität der einzelnen Ressourcenklassen. Deshalb wird hier als Kennwert für die Nahrungsselektivität Index S(B) nach HASLETT (1989) verwendet, der folgendermaßen errechnet wird:

$$S(B) = \frac{\sum (F-P)^2}{n}$$

S(B) = Index der Nahrungsselektivität

P = Anteil (%) einer Ressourcenklasse (Pflanzenart) an den gesamten von einer Hummelart genutzten Ressourcen (Anteil der Blütenbesuche);

F = Anteil (%) derselben Pflanzenart an den insgesamt von Hummeln genutzten Blütenressourcen (Anteil am relevanten Blütenangebot);

n = Zahl der insgesamt genutzten Pflanzenarten.

Die Nahrungsselektivität wurde auf regionaler Ebene (= Ebene des gesamten Untersuchungsgebietes) und auf lokaler Ebene (= Ebene der einzelnen Transektuntersuchungen) errechnet. Dazu wurden für jede Hummelart an jedem Untersuchungstag auf jeder Untersuchungsfläche ihres Vorkommens Nahrungsselektivitäten S(B) ermittelt. Aus diesen Daten wurde dann ein gewichteter Mittelwert $S(B)_{\text{gewMit}}$ für jede Art errechnet.

6.2.6. Habitatsselektivität

Als Maß der Habitatsselektivität wurde die Anzahl der Untersuchungsflächen genommen, auf denen eine Hummelart pro Monat vorkam. Um Verzerrungen durch unterschiedliche Populationsgrößen zu vermindern, wurden nur Monate ausgewertet, in denen auf eine Hummelart insgesamt zwischen 6 und 29 Beobachtungen entfielen.

6.2.7. Nahrungsnischenüberlappungen

Nahrungsnischenüberlappungen wurden mit Hilfe des Percentage-similarity-Index errechnet (RANTA 1985, BRIAN 1957): $PS_{ij} = \min (P_{ih}, P_{jh})$

PS_{ij} = Percentage similarity - Index;

P_{ih} = Anteil der Pflanzenart h im Nahrungsspektrum von Hummelart i;

P_{jh} = Anteil der Pflanzenart h im Nahrungsspektrum von Hummelart j.

Die jeweils kleineren Werte von P_{ih} und P_{jh} werden addiert und ergeben den Percentage-similarity-Index für die Nahrungsnische dieser beiden Arten. Um die durchschnittliche Nahrungsnischenüberlappung einer Hummelart zu ermitteln, wurde von diesen Nahrungsnischenüberlappungen einer Art mit den Nahrungsnischen aller anderen Arten der gewichtete Mittelwert errechnet.

6.2.8. Statistik

Blütenabundanzen wurden wie bei den Hummeln pro 1000 m² berechnet. Für die Dendrogramme zur Ähnlichkeit der Blütenbesuchergilden wurden mittels „SPSS“ hierarchische Cluster durch „Average Linkage Between Groups“ erzeugt.

6.3. Ergebnisse

6.3.1. Blütenbesuch insgesamt

6.3.1.1. Blütenbesuchergemeinschaften im Untersuchungsgebiet

Die Dipteren stellten in den 32 Untersuchungen zum Gesamt-Blütenbesucherspektrum (Kap. 6.2.3) fast 50% aller Blütenbesucher (Tab. 6.1). Von diesen waren wiederum die Muscidae-Anthomyidae und Empididae weitaus stärker unter den Blütenbesuchern vertreten als die Syrphiden. Die zweithäufigste Blütenbesuchergemeinschaft nach den Dipteren waren die Hymenopteren. Auf die Hummeln entfiel insgesamt knapp ein Viertel aller Blütenbesuche und auf die übrigen Bienen ca. 10%. Solitärbiene waren selten. Als Blütenbesucher konnten nur *Andrena rogenhoferi* und einzelne Individuen aus den Gattungen *Andrena*, *Lasioglossum* und *Osmia* beobachtet werden. Die häufigsten Bienen außer den Hummeln waren Honigbienen, die bei Schönwetter sogar am Hochtort (2560 m NN) beobachtet werden konnten. Der mit ca. 10% trotzdem geringe Anteil der Honigbiene am Blütenbesucherspektrum zeugt von der weitgehend naturnahen Zusammensetzung der Besuchergemeinschaft. Alle übrigen Hymenopteren außer den Bienen (= Tenthredinoidea, Ichneumonoidea, ...) machten nur einen verschwindenden Anteil des Blütenbesucherspektrums aus. „Tagfalter“ und „Nachtfliegen“ stellten je ca. 5% des Besucherspektrums. Der Differenzbetrag der Anteile der einzelnen Besuchergruppen auf 100% (Tab. 6.1) geht auf das Konto der übrigen Blütenbesucher. Es handelt sich dabei in erster Linie um Ameisen (Formicidae s.lat.), Ohrwürmer (Dermaptera) und Spinnen (Araneae).

Von den 29 Pflanzenarten, bei denen in den Erhebungen des gesamten Blütenbesucherspektrums (s. Kap. 6.2.3) Hummelbesuche festgestellt werden konnten, wurden 12 Arten zu über 50% von Hummeln besucht, 8 Arten zu 10 bis 50 Prozent und 9 Arten zu unter 10% (Tab. 6.1). Abb. 6.2 zeigt die Dominanzverteilung der einzelnen Blütenbesuchergemeinschaften auf den entomophilen Pflanzenarten. Nur die Dipteren und die Hummeln waren bei einer größeren Anzahl von Pflanzen dominante Blütenbesucher.

Die übrigen Besuchergruppen kamen dagegen nur auf wenigen Pflanzenarten in höherer Dominanz vor. Alle Blütenbesuchergemeinschaften außer den Muscidae-Anthomyidae und Empididae (= „Diptera ohne Syrphidae“) traten auf vielen weiteren Blüten in geringer Dominanz auf. Die Muscidae-Anthomyidae und Empididae kamen hingegen auf fast allen geeigneten Blüten in hoher Dichte vor.

Tab. 6.1: Anteil der verschiedenen Blütenbesuchergemeinschaften am Gesamtspektrum der Blütenbesucher.

Hu = Hummeln (*Bombus*, *Psithyrus*);

Bie = Bienen (Apidae) ohne Hummeln = *Apis mellifera* + Solitärbiene;

Hy = Hymenoptera außer Bienen (Apidae) und Ameisen (Formicidae) = Tenthredinoidea, Ichneumonoidea, Vespidae;

Sy = Schwebfliegen (Syrphidae);

Di = Diptera außer Schwebfliegen = Empididae, Muscidae, Anthomyidae, Bibionidae;

- Tf = „Tagfalter“ (Rhopalocera und Hesperioidea);
 Nf = „Nachtfalter“ (alle Schmetterlinge außer „Tagfalter“);
 Kä = Käfer;
 n1: Daten zur Erhebung des Gesamt-Blütenbesucherspektrums;
 n1_{Bf} = Anzahl der untersuchten Blüten bzw. Infloreszenzen; n1_{Bes} = Anzahl der festgestellten Blütenbesucher;
 n2: = Daten zur Erhebung des Hummelbfluges. Verwendet wurden alle Blütenbesuchsdaten aus 1994 und 1995;
 n2_{Bf} = Anzahl der untersuchten Blüten/Infloreszenzen; n2_{Hum} = Anzahl der Hummeln als Blütenbesucher;
- Nur Pflanzenarten angeführt, von denen ausreichende Beobachtungen des Gesamtbesucherspektrums vorlagen.

Table 6.1: The various flower visitor groups as proportions of the total flower visitor spectrum.

- Hu = bumblebees (*Bombus*, *Psithyrus*) ;
 Bie = bees (Apidae) without bumblebees = *Apis mellifera* + solitary bees;
 Hy = Hymenoptera without bees (Apidae) and ants (Formicidae) = Tenthredinoidea, Ichneumonoidea, Vespidae;
 Sy = hoverflies (Syrphidae);
 Di = Diptera without hoverflies = Empididae, Muscidae, Anthomyidae, Bibionidae... ;
 Tf = Rhopalocera und Hesperioidea;
 Nf = moths (all butterflies except Rhopalocera and Hesperioidea);
 Kä = beetles;
 n1: data for investigation of total flower visitor spectrum;
 n1_B = number of investigated flowers and inflorescences resp.; n1_{Bes} = number of observed flower visitors;
 n2: = data for investigation of bumblebee visits. All data from 1994 and 1995 were used;
 n2_B = number of investigated flowers and inflorescences resp.; n2_{Hum} = number of bumblebees visiting flowers;

Only plant species with sufficient observations of the total flower visitor spectrum are mentioned.

Pflanzenart	Hu	Bie	Hy	Sy	Di	Tf	Nf	Kä	n1 _{Bf}	n1 _{Bes}	n2 _{Bf}	n2 _{Hu}
<i>Aconitum napellus</i>	97,2	2,8	0	0	0	0	0	0	11693	81	58394	559
<i>Aconitum vulparia</i>	100,0	0	0	0	0	0	0	0	260	0	1822	2
<i>Anthyllis vulneraria</i>	30,0	35,0	0	0	0	0	35,0	0	2002	4	41935	31
<i>Arnica montana</i>	0	0	0	50,0	50,0	0	0	0	590	2	9140	0
<i>Biscutella laevigata</i>	0	0	5,6	5,6	77,8	5,6	0	0	660	18	803	0
<i>Campanula barbata</i>	31,4	68,6	0	0	0	0	0	0	1664	5	12202	6
<i>Campanula scheuchzeri</i>	100,0	0	0	0	0	0	0	0	12694	3	40521	23
<i>Carlina acaulis</i>	90,3	0	0	0	0	0	9,6	0	224	4	459	28
<i>Carduus defloratus</i>	65,2	34,8	0	0	0	0	0	0	222	7	959	13
<i>Chaerophyllum villosum</i>	0	0	0	0	100,0	0	0	0	96	7	3610	0
<i>Cirsium spinosissimum</i>	63,1	30,2	0	0,7	0	1,5	4,4	0	11159	222	29273	371
<i>Doronicum glaciale</i>	0	0	0	0	100,0	0	0	0	303	3	803	0
<i>Gentiana acaulis</i>	0,1	0	0,2	0	0	0	0	99,6	1996	979	17401	6

Pflanzenart	Hu	Bie	Hy	Sy	Di	Tf	Nf	Kä	n1 _B	n1 _{Bes}	n2 _B	n2 _{Hu}
<i>Gentiana germanica</i>	100,0	0	0	0	0	0	0	0	215	1	1813	2
<i>Geranium sylvaticum</i>	0,8	0	0	0	99,2	0	0	0	639	13	33136	8
<i>Geum montanum</i>	0	0	6,3	6,3	81,3	0	0	0	3054	16	33283	0
<i>Gymnadenia conopsea</i>	0	0	0	0	0	0	100,0	0	432	1	3020	0
<i>Gypsophila repens</i>	0	0	0	0	100,0	0	0	0	340	2	165	0
<i>Helianthemum alpestre</i>	0	25,0	0	0	75,0	0	0	0	496	4		
<i>Helianthemum nummularium</i>	0	0	25,0	37,8	12,5	0	0	0	5360	8	14187	0
<i>Hieracium pilosella</i>	1,8	24,5	24,5	0	24,5	0	0	0	2868	4	36006	1
<i>Hieracium sp.</i>	0	0	0	15,4	84,6	0	0	0	40	13	2730	0
<i>Knautia longifolium</i>	26,4	34,7	0	13,0	4,3	17,3	4,3	0	543	21	7218	51
<i>Lotus corniculatus</i>	6,4	93,9	0	0	0	0	0	0	3952	5	14474	2
<i>Leontodon helveticus</i>	0	0,9	2,6	5,3	77,2	10,5	0	0,9	3177	114	36448	2
<i>Leucanthemopsis alpina</i>	0	0	0	0	0	100,0	0	0	952	28	33300	0
<i>Ligusticum mutellina</i>	0	0	0	0	100,0	0	0	0	2275	11	11788	0
<i>Loiseleuria procumbens</i>	0	0	0	100,0	0	0	0	0	14352	1	217545	0
<i>Myosotis alpestre</i>	0	0	0	0	100,0	0	0	0	2868	7	28673	0
<i>Nigritella nigra</i>	0	0	0	0	0	0	100,0	0	6	1	16	0
<i>Oxytropis campestris</i>	98,8	1,2	0	0	0	0	0	0	6412	6	379	9
<i>Phyteuma globulariifolia</i>	4,1	0	0	0	64,0	0	32,0	0	426	4	3339	2
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	100,0	0	0	0	0	0	0	0	2101	1	12912	14
<i>Phyteuma orbiculare</i>	1,0	0	0	0	79,2	19,8	0	0	153	11	1582	2
<i>Phyteuma persicifolium</i>	4,46	2,17	0	4,34	84,7	4,36	0	0	710	46	4147	24
<i>Potentilla aurea</i>	0	0	0	0	100,0	0	0	0	1478	42	39300	0
<i>Potentilla erecta</i>	0	0	0	100,0	0	0	0	0	1040	1	7480	0
<i>Ranunculus acris</i>	0	0	0	0	100,0	0	0	0	303	2	14570	0
<i>Ranunculus alpestre</i>	0	0	0	15,4	84,6	0	0	0	7169	26	15995	0
<i>Ranunculus montanus</i>	0	0	0	0	100,0	0	0	0	548	22	70105	0
<i>Rhinanthus glacialis</i>	0	0	0	20,0	0	0	80,0	0	5124	5	5501	0
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	20,8	52,8	0	26,4	0	0	0	0	6649	6	23245	11
<i>Saxifraga androsacea</i>	0	0	0	60,0	40,0	0	0	0	64767	5	83764	0
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	24,4	30,3	0	45,4	0	0	0	0	44014	7	54631	4
<i>Scabiosa lucida</i>	9,7	0	0	30,1	45,2	15,1	0	0	180	8	11538	80
<i>Silene acaulis</i>	0,5	0	2,7	21,5	51,1	16,2	2,7	2,7	117916	38	323899	1

Pflanzenart	Hu	Bie	Hy	Sy	Di	Tf	Nf	Kä	n1 _B	n1 _{Bes}	n2 _B	n2 _{Hu}
<i>Silene vulgaris</i>	100,0	0	0	0	0	0	0	0	66019	1	139346	10
<i>Soldanella alpina</i>	5,0	95,0	0	0	0	0	0	0	1732	4	16623	1
<i>Taraxacum</i> sp.	0	0	0	0	100,0	0	0	0	168	2	735	0
<i>Thymus serpyllum</i>	15,3	0	0	42,3	21,2	0	21,2	0	4460	4	3070	1
<i>Traunsteinera globosa</i>	0	0	0	20,0	80,0	0	0	0	250	5	1000	0
<i>Trifolium badium</i>	100,0	0	0	0	0	0	0	0	24432	2	22426	3
<i>Trifolium pratense</i>	57,7	37,0	0	5,3	0	0	0	0	18019	18	40036	45
<i>Vaccinium myrtillus</i>	22,9	0	38,6	0	0	0	0	0	1459	2	46755	37
<i>Valeriana montana</i>	0	0	0	6,3	81,3	12,5	0	0	232	16	8527	0
Durchschnitt	23,4	10,44	1,92	11,55	38,41	5,11	5,08	1,88	n = 460251	n = 1826	n = 1642029	n = 1349
	Hymenoptera: 33,84%		Diptera: 49,96%		Lepidoptera: 10,19%							

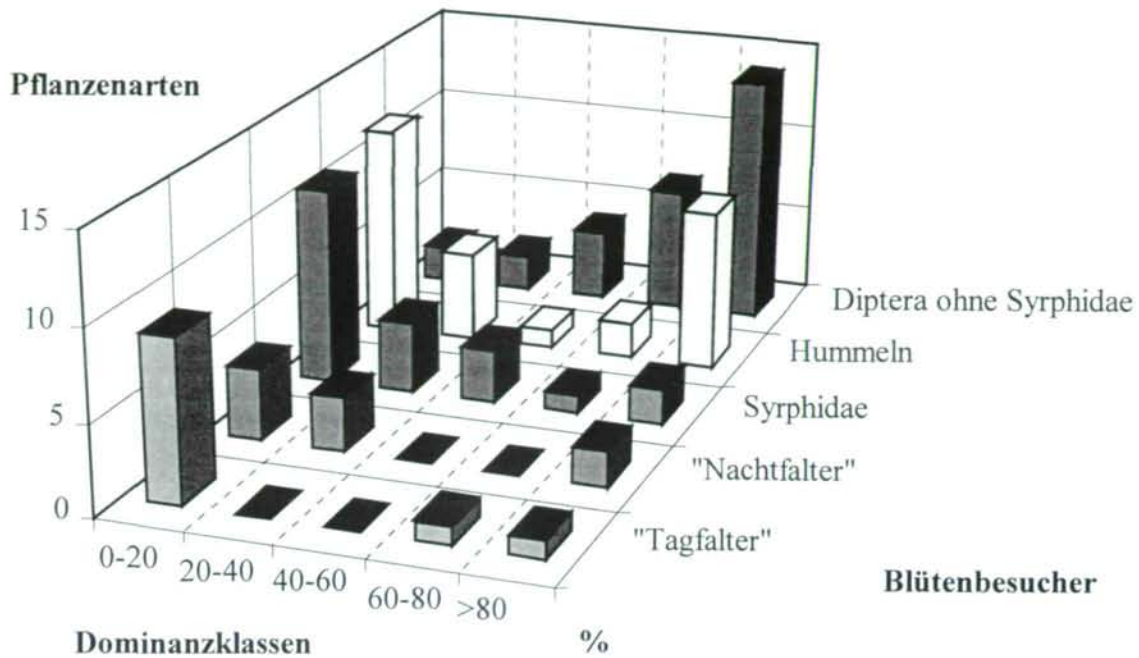


Abb. 6.2: Dominanzverteilung der einzelnen Blütenbesucherguppen.

Fig. 6.2: Dominance distribution for the various flower visitor groups.

Die von Hummeln intensiver besammelten Pflanzenarten wurden mehrheitlich von anderen Hummeln und nur zu einem geringeren Anteil von anderen Blütenbesucherguppen genutzt (Tab. 6.2). Die größte potentielle Konkurrenz ist also innerhalb der Hummelgemeinschaft zu erwarten. Da keine gesicherten Daten zur Effizienz der Ressourcenentnahme der verschiedenen Blütenbesucherguppen vorliegen, ist Variante 2 eine relativ grobe Schätzung (s. Kap. 6.2.5). Pflanzenarten, die die Hummelarten mit langer Proboscis bevorzugt nutzen, wiesen einen signifikant höheren Anteil der Hummeln am Besucherspektrum auf als die Arten, die von den Arten mit kürzeren Mundwerkzeugen bevorzugt genutzt wurden (Korrelation der Proboscislänge mit dem Anteil anderer Hummeln an der Blütenbesuchergemeinschaft der von ihnen genutzten Pflanzenarten, $r = 0,7782$, $n = 13$, $p > 99,9\%$). Die Nahrungspflanzen der langrüsseligen Arten *B. gerstaeckeri*, *B. hortorum* und *B. mendax* sowie von *B. wurflenii*, der häufig Nektarraub begeht, wurden fast ausschließlich von anderen Hummelarten genutzt. Andere Blütenbesucher mit langem Rüssel wie Schmetterlinge spielten offensichtlich quantitativ nur eine untergeordnete Rolle. Nur bei kurzröhriigen Blüten traten neben den Hummeln vermehrt auch andere Blütenbesucher in Erscheinung.

Tab. 6.2: Anteil der Besuche durch (1) alle Hummeln, (2) die betreffende Art und (3) andere Blütenbesucher am Blütenpflanzenspektrum, das von jeder Hummelart genutzt wurde. Für die Berechnung wurden gewichtete Mittelwerte für jede Pflanzenart in jedem Spektrum verwendet.

Variante 1:

Datengrundlage: Blütenbesuchsdaten aus Tab. 6.1 und Anhang 6.4.

Variante 2:

Die Daten von Variante 1 wurden mit einer Effektivitätsschätzung der einzelnen Blütenbesuchergruppen korrigiert (s. Kap. 6.2.5). Folgende Blütenbesuchseffektivitäten im Vergleich zu Hummeln wurden angenommen: Bienen: 1; Schmetterlinge: 0,5; Dipteren und „Hymenopteren außer Bienen und Ameisen“: 0,25, Käfer und Ameisen: 0,1.

$\%_{Hum}$ = Anteil aller Hummeln am Gesamtbesucherspektrum der von Hummelart x genutzten Blüten.

$\%_x$ = Anteil von Hummeln der Art x am Gesamtbesucherspektrum der von Art x genutzten Blüten.

$$= \left(\frac{\text{Population - Hummelart } x}{\text{Gesamtpopulation Hummeln}} \right) * \left(\frac{\text{Gesamtpopulation Hummeln}}{\text{Gesamtpopulation Blütenbesucher} * \text{Effektivitätsindex}} \right)$$

$\%_{And}$ = Anteil aller Blütenbesucher außer den Hummeln am Gesamtbesucherspektrum der von Hummelart x genutzten Blüten

Table 6.2: Proportions of visits by (1) all bumblebees (2) the particular species and (3) other insect visitors to the spectrum of flower species, used by each bee species. Weighted means of all flower species in each spectrum were used in the calculation.

Variante 1:

Data source: Flower visitation data from table 6.1. and appendix 6.4.

Variante 2:

Data of variant 1 were adjusted by estimating efficiency (see chapter 6.2.5). Flower visiting efficiency compared to bumblebees were estimated in the following way: Bees: 1; butterflies and moths: 0,5; flies and "hymenoptera without bees and ants": 0,25; beetles and ants: 0,1.

$\%_{Hum}$ = Proportion of all bumblebees to the total flower visitor spectrum of the flowers, utilized by bumble-bee species x.

$\%_x$ = Proportion of bumblebees of species x to the total flower visitor spectrum of the flowers used by species x.

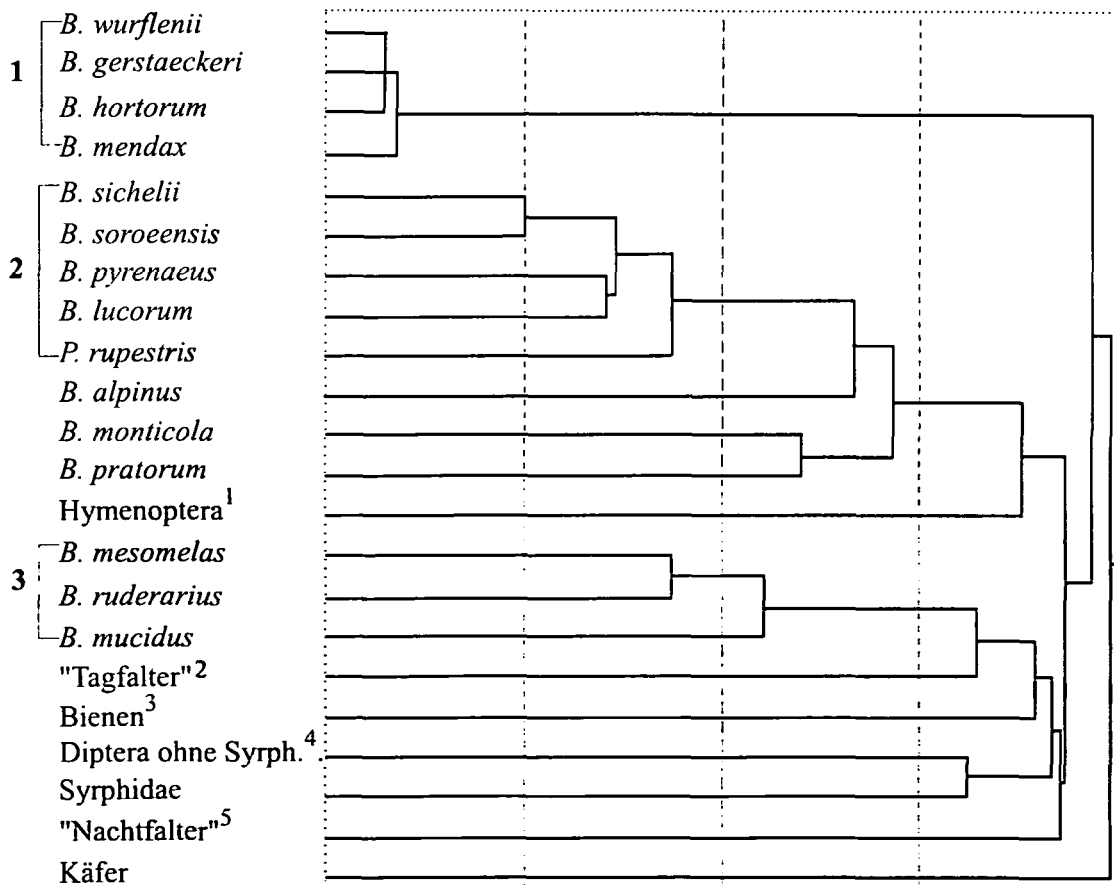
$$= \left(\frac{\text{population - bumblebee species } x}{\text{total population of bumblebees}} \right) * \left(\frac{\text{total population of bumblebees}}{\text{total population of flower visitors} * \text{index of efficiency}} \right)$$

$\%_{And}$ = Proportion of all flower visitors except bumblebees to the total visitor spectrum of the flowers, utilized by bumblebee species x.

Art	Variante 1			Variante 2		
	$\%_{Hum}$	$\%_x$	$\%_{And}$	$\%_{Hum}$	$\%_x$	$\%_{And}$
<i>B. gerstaeckeri</i>	97,21	5,69	2,79	97,21	5,69	2,79
<i>B. hortorum</i>	95,92	5,41	4,08	96,02	5,42	3,98
<i>B. mendax</i>	92,76	6,55	7,24	92,94	6,57	7,06
<i>B. wurfleini</i>	90,02	64,55	9,98	93,94	67,36	6,06
<i>B. sicheli</i>	60,87	12,19	39,13	70,85	14,19	29,15
<i>B. soroeensis</i>	60,47	22,29	39,53	65,11	24,00	34,89
<i>B. lucorum</i>	55,97	18,34	44,03	60,00	19,66	40,00
<i>B. mucidus</i>	51,46	2,59	48,54	59,81	3,01	40,19
<i>B. pyrenaeus</i>	51,10	5,96	48,90	58,86	6,86	41,14
<i>B. mesomelas</i>	47,97	10,78	52,03	49,80	11,19	50,20
<i>B. ruderarius</i>	44,03	22,25	55,97	54,10	27,34	45,90
<i>B. monticola</i>	43,22	10,65	56,78	58,21	14,35	41,79
<i>B. alpinus</i>	37,30	12,47	52,70	51,77	17,31	48,23

Art	Variante 1			Variante 2		
	% _{Hum}	% _x	% _{And}	% _{Hum}	% _x	% _{And}
<i>B. pratorum</i>	33,22	2,43	66,78	46,67	3,41	53,33
Mittel	61,54	14,44	38,46	79,86	16,17	20,14

Keine Blütenbesuchergruppe wies in ihrem Blütenbesuchsverhalten eine deutliche Ähnlichkeit mit einer Gruppe von Hummeln auf (Abb. 6.3). Unter den Hummeln ließen sich drei Gruppen unterscheiden. Die vier Arten aus Gruppe 1, die durch lange Proboscis bzw. durch häufigen Nektarraub die langröhrigsten Blüten nutzen können, wiesen untereinander eine sehr hohe Ähnlichkeit ihres Blütenbesuchs auf. Fünf kurzrüsselige Hummelarten (Gruppe 2) zeigten ebenso eine starke Ähnlichkeit ihres Blütenbesuchs. Die drei Arten von Gruppe 3, die alle eine mittellange Proboscis haben, zeigten noch eine erkennbare Ähnlichkeit ihres Blütenbesuches, während die übrigen Arten in dieser Hinsicht relativ isoliert standen.



¹: alle blütenbesuchenden Hymenoptera außer Bienen (bes. Tenthredinidae, Ichneumonidae...)

²: Rhopalocera + Hesperioidea

³: Solitärbiene (bes. *Andrena rogenhoferi*) und *Apis mellifera*

⁴: Alle Diptera außer Syrphidae (bes. Muscidae-Anthomyidae und Empididae)

⁵: Alle Lepidoptera außer Rhopalocera und Hesperioidea

Abb. 6.3: Dendrogramm (Average Linkage Between Groups) der Ähnlichkeit des Blütenbesuchs aller Hummelarten und der übrigen Blütenbesuchergruppen.

Fig. 6.3: Dendrogram (average linkage between groups) of flower visitation similarities for all bumblebee species and for the other flower visitor groups.

6.3.1.2. Besuchergilden der Pflanzenarten

Abb. 6.4 zeigt das Dendrogramm der Blütenbesuchergilden aller Pflanzen mit insgesamt mindestens 5 Hummelbesuchen. Einige größere Gruppen lassen sich deutlich voneinander unterscheiden: Die Gruppen 1 und 2 werden von jeweils vier Pflanzenarten mit kürzerer Corolla gebildet. Alle blühten von Mitte Juli bis Ende August. Bis auf *Campanula scheuchzeri* und *Geranium sylvaticum* handelt es sich durchgehend um Blüten des Blumentyps 7. Von den übrigen Arten ergaben sich nur jeweils Zweiergruppen, die untereinander größere Ähnlichkeiten der Blütenbesuchergemeinschaft aufweisen.

Die Arten der Gruppen 4, 5 und 6 blühten alle relativ früh und wurden überwiegend von Königinnen genutzt. *Anthyllis vulneraria* und *Oxytropis campestris* besitzen Schiffchenblumen mit mittlerer Corollalänge; *Gentiana acaulis* und *Pedicularis foliosa* sind zwei Arten mit mittlerer bzw. langer Corollalänge; *Rhododendron ferrugineum* und *Vaccinium myrtillus* schließlich haben eine kurze bzw. mittlere Corollalänge. Von den übrigen sechs isoliert stehenden Arten haben vier eine mittellange bzw. sehr lange Corolla. Drei dieser Arten (*Calluna vulgaris*, *Carlina acaulis*, *Aconitum napellus*) blühten sehr spät.

Unter den 16 Pflanzenarten, die den sechs Gruppen in Abb. 6.4 angehören, hatten 58,33% den gleichen Blumentyp, 83,33% die gleiche Blütensymmetrie und 62,5% den gleichen Haupt-Blühmonat. 68,75% aller Pflanzenarten in diesen Gruppen gehörten derselben Corollalängenklasse an. Faßt man die Arten mit einer Corollalänge unter 8 mm zusammen, die von allen Hummelarten genutzt werden konnten, waren es 87,5%.

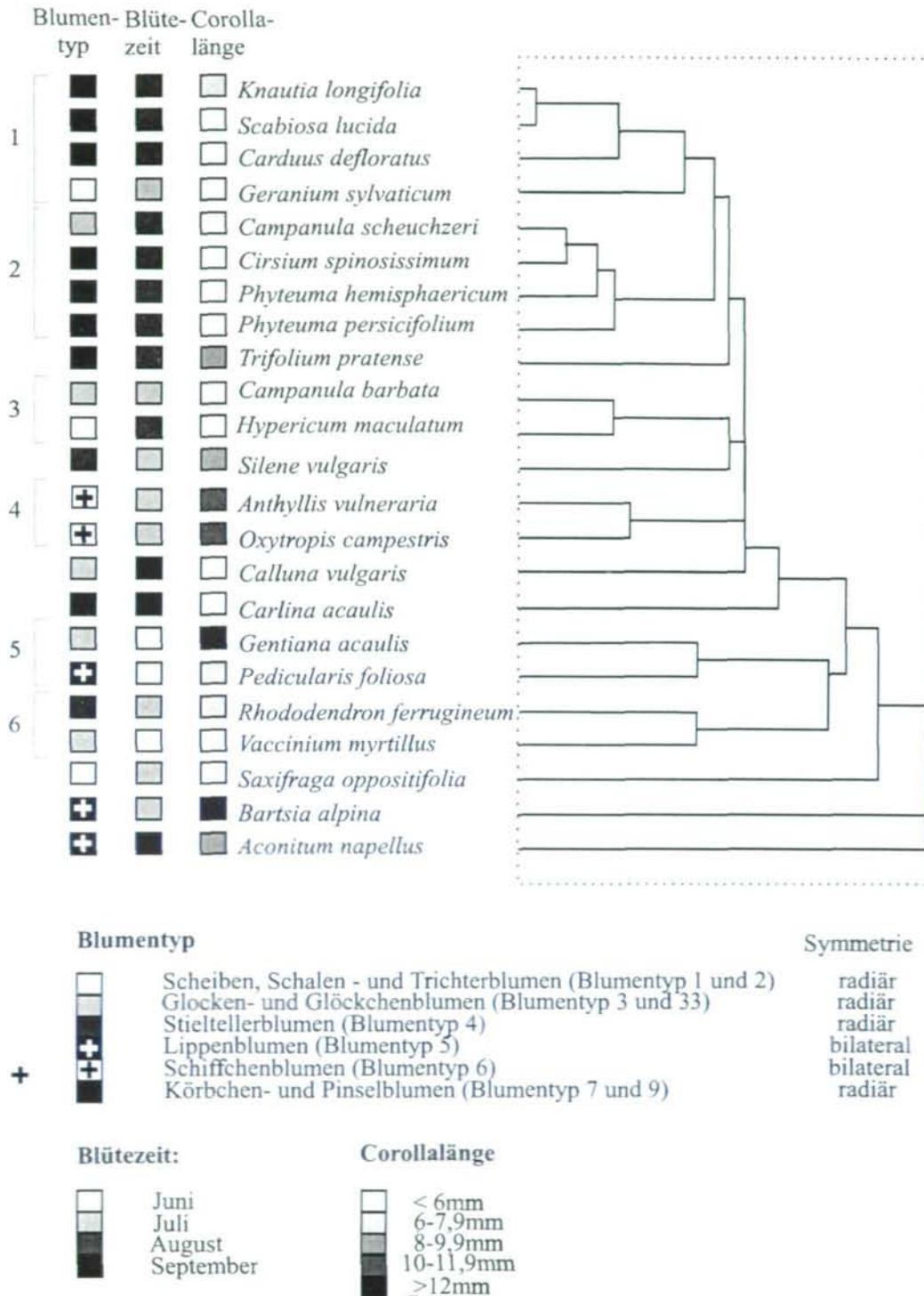


Abb. 6.4: Dendrogramm der Blütenbesuchergilden der einzelnen Pflanzenarten. Als „Blütezeit“ wird der Monat mit dem größten Teil des Blütenangebotes der betreffenden Art bezeichnet. Als Corollalänge wurde die Länge der Blumenkronröhre bei einem Durchmesser von 5 mm genommen (zur Methode s. Kap. 6.2.1).

Fig. 6.4: Dendrogram of flower visitor guilds of the various plant species. As "flowering time" the month with the maximum flower availability of each species was used. Corolla length was taken as length of the flower tube at a diameter of 5 mm (for methods see chapter 6.2.1).

6.3.1.3. Blütenbesuch durch Hummeln

Von den 161 vorkommenden Pflanzenarten (s. Tab. 3.1) wurden 1994 28 und 1995 29, insgesamt 31 Arten von Hummeln öfter als drei Mal besucht. Weitere 36 Arten wurden ein bis drei Mal befliegen. Bei 50 Pflanzenarten konnten Hummelbesuche auf den Untersuchungsflächen beobachtet werden, bei 17 zusätzlichen im weiteren Untersuchungsgebiet. Tab. 6.3 zeigt die Häufigkeitsverteilung der Hummelbesuche auf den einzelnen Pflanzenarten.

Tab. 6.3: Verteilung der Häufigkeit aller Blütenbesuche durch Hummeln auf den Untersuchungsflächen.

Table 6.3: Distribution of flower visit frequencies by bumblebees at all flowers on the study plots.

Blütenbesuche	Anteil der Pflanzenarten
1-5	60%
6-10	14%
11-20	6%
20-50	12%
50-100	4%
100-200	0%
200-300	0%
300-400	2%
> 400	2%

Eine große Gruppe von Pflanzen wurde nur gelegentlich besucht. Die Zahl der Pflanzenarten nahm mit steigender Nutzungsintensität ab (die Klassen in Tab. 6.3 sind nicht gleich groß). Einige wenige Pflanzenarten waren äußerst attraktiv und zugleich auch abundant und wurden weit überproportional genutzt. Abb. 6.5 zeigt die Blütenbesuche pro 1000 Blüten für alle häufig genutzten Pflanzenarten in beiden Untersuchungsjahren.



Abb. 6.5: Hummelbesuche pro 1000 Blüten.

Fig. 6.5: Bumblebee visits per 1000 flowers.

Die Intensität des Beflugs verschiedener Arten durch Hummeln variierte um vier Zehnerpotenzen. Die intensivst genutzten Blüten blühten im Herbst, wenn die Hummelabundanz ihren Höhepunkt erreicht hatte und das Blütenangebot bereits abnahm (Abb. 6.6).

Hummeln/1000 Blüten oder Infloreszenzen

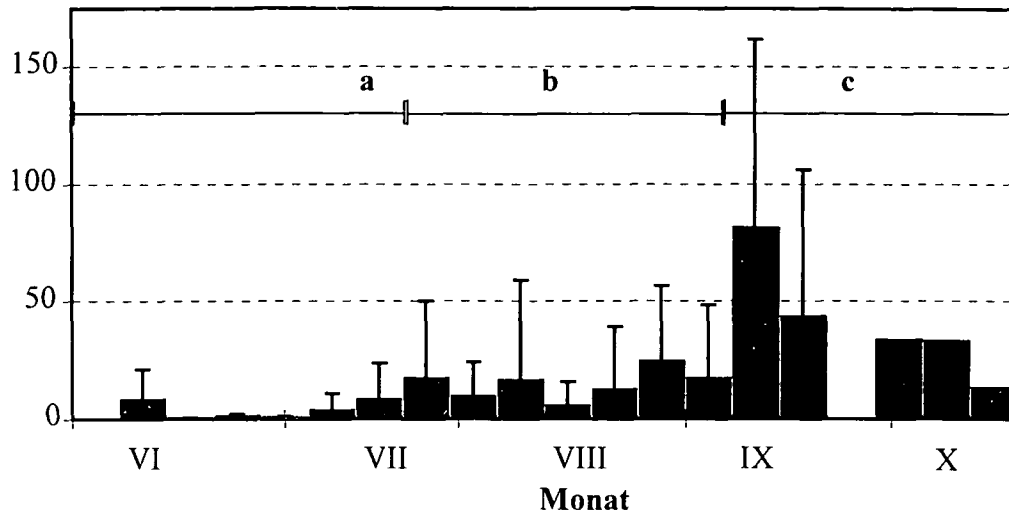


Abb. 6.6: Hummeln pro 1000 Blüten im Jahresverlauf. Mittelwerte beider Untersuchungsjahre. Fehlerlinien: Standardabweichung;

a, b, c: Gruppierung der Untersuchungswochen;

a, b, und c zeigen eine signifikant verschiedene Hummeldichte pro 1000 Blüten (vgl. Text).

Alle Blüten mit insgesamt mindestens fünf Hummelbesuchen ausgewertet.

Fig. 6.6: Bumblebees per 1000 flowers over the course of the year. Means of both study years.

Error lines: Standard deviation; a, b, c: Grouping of investigation weeks;

a, b, and c show a significantly different bumble-bee density per 1000 flowers (see text).

All flowers with a minimum total of five bumblebee visits were evaluated.

Im Mittel stieg die Hummeldichte pro 1000 Blüten oder Infloreszenzen im Verlauf der Saison an. Die Mittelwerte der ersten 14 Untersuchungswochen (Abb. 6.6: a + b) unterschieden sich signifikant von denen der restlichen sechs Wochen (Abb. 6.6: c) (t-Test für ungleiche Varianzen, $p = 95,09\%$). In den ersten sieben Untersuchungswochen (a) waren die mittleren Hummeldichten nochmals signifikant niedriger als in den folgenden sieben (b) (t-Test für ungleiche Mittelwerte, $p = 97,57\%$). Die Absenkung des Nektargehalts der Blüten durch Blütenbesuch (Abb. 5.5) korrelierte signifikant mit der Hummeldichte pro Blütenangebot (Abb. 6.6), wenn nur der Zeitraum zwischen 9.00 Uhr und 15.00 Uhr berücksichtigt wurde ($r = 0,4882$, $n = 34$, $p > 99\%$). Für eine Senkung des Pollenangebotes durch Blütenbesuch konnte dagegen kein signifikanter Nachweis erbracht werden.

6.3.2 Nahrungsselektivität und Nahrungsnischenüberlappung

Die Werte der Nahrungsselektivität variierten bei einigen Arten (*B. lucorum*, *B. pratorum*) zwischen beiden Untersuchungsjahren auffallend stark (Tab. 6.4). Die Nahrungsselektivitäten $S(B)$ der einzelnen Arten korrelierten zwischen den beiden Untersuchungsjahren nicht signifikant miteinander ($r = -0,3744$, $n = 8$, n.s.). Im statistischen Test (t-Test für ungleiche Varianzen) der Monatsmittelwerte von $S(B)$ aus beiden Untersuchungsjahren konnten

signifikante Unterschiede nur zwischen *B. sichelii* einerseits und *B. soroeensis*, *B. mesomelas* und *B. monticola* andererseits festgestellt werden. 1994 zeigten sich eindeutigere Zusammenhänge der verschiedenen für den Blütenbesuch relevanten Eigenschaften von Hummelarten als 1995 (Abb. 6.8)). So korrelierten 1994 S(B) und Proboscislänge signifikant positiv, während 1995 ein solcher Zusammenhang nicht einmal annäherungsweise nachweisbar war (Details zu diesen und den folgenden Korrelationen: Abb. 6.8).

Tab. 6.4: Nahrungsselektivität S(B) nach HASLETT (1989) der Hummelarten ($\varnothing \varnothing + \text{♀♀}$) im Untersuchungsgebiet (*B. gerstaeckeri*: $\varnothing \varnothing$).

S(B)_{gewMit}: Nahrungsselektivität als gewichteter Mittelwert aller Einzelbeobachtungen.
Ufl_{Mon}: Durchschnittliche Anzahl der Flächen, auf denen eine Hummelart pro Monat beobachtet werden konnte (zur Methodik s. Kap. 6.2.8).

Table 6.4: Food selectivity S(B) according to HASLETT (1989) of the bumblebee species ($\varnothing \varnothing + \text{♀♀}$) (*B. gerstaeckeri*: $\varnothing \varnothing$) in the study area.

S(B)_{gewMit}: Food selectivity as weighted mean of all single observations.
Ufl_{Mon}: Average number of plots, in which a bumblebee species could be observed per month (for methods see chapter 6.2.8).

Art	S(B) 1994	S(B) 1995	S(B) _{gewMit} 1994	S(B) _{gewMit} 1995
<i>B. gerstaeckeri</i>	8524,19		1968,78	
<i>B. hortorum</i>	3927,69		1155,68	
<i>B. mendax</i>	2501,46		3499,61	
<i>B. soroeensis</i>	504,76	757,71	2477,09	3313,52
<i>B. wurflenii</i>	689,84	92,63	1933,05	3336,96
<i>B. mucidus</i>	421,70		7673,49	
<i>B. pyrenaeus</i>	459,80	652,60	6571,65	3871,77
<i>B. monticola</i>	680,70	508,95	5364,66	509,90
<i>B. pratorum</i>	386,33	2959,36	2940,33	
<i>B. sichelii</i>	237,76	699,66	5152,48	3631,90
<i>B. mesomelas</i>		231,71	5152,48	1663,56
<i>B. lucorum</i>	114,45	1647,90	2617,32	5756,85
<i>B. ruderarius</i>	82,86	76,52	5119,55	2102,13

Fortsetzung Tab. 6.4

Art	S(B) 1994 + 1995	S(B) _{gewMit} 1994 + 1995	Ø Ufl _{Mon} 1994 + 1995	n (Hummeln) 1994+1995	genutzte Pflanzen- arten 1994+1995
<i>B. gerstaeckeri</i>	9148,42	1968,73	1,00	29	1
<i>B. hortorum</i>	2615,65	2231,10	1,00	28	3
<i>B. alpinus</i>	2380,65	-	-	5	2
<i>B. mendax</i>	1907,28	3030,20	1,00	42	4
<i>B. soroeensis</i>	480,49	2930,44	2,00	161	12
<i>B. wurflenii</i>	395,51	2545,01	4,60	444	18
<i>B. mucidus</i>	281,49	8022,02	-	8	6
<i>B. pyrenaeus</i>	274,98	5344,43	2,33	16	9

Art	S(B) 1994 + 1995	S(B) _{gewMit} 1994 + 1995	Ø Ufl _{Mon} 1994 + 1995	n (Hummeln) 1994+1995	genutzte Pflanzen- arten 1994+1995
<i>B. monticola</i>	267,04	2377,11	2,75	35	8
<i>B. pratorum</i>	254,29	3992,83	-	12	6
<i>B. sichelii</i>	238,26	4532,98	3,00	113	13
<i>B. mesomelas</i>	180,58	2095,57	1,00	45	8
<i>B. lucorum</i>	164,74	3140,58	3,00	149	21
<i>B. ruderarius</i>	53,15	2930,44	3,00	141	16
<i>P. rupestris</i>	2632,86			8	2

Auch wenn die gesamten Daten aus beiden Untersuchungsjahren zur Analyse herangezogen wurden (Abb. 6.7), war die Korrelation signifikant positiv. Im Gegensatz zu den Nahrungsselektivitätswerten korrelierten die mittleren Nahrungsnischenüberlappungen (Tab. 6.5) der einzelnen Hummelarten der beiden Untersuchungsjahre signifikant miteinander (Rangkorrelation nach Spearman: $r_s = 0,905$; $n = 9$; $p > 99\%$).

Tab. 6.5: Durchschnittliche Nahrungsnischenüberlappung mit anderen Hummelarten. Die Nahrungsnischenüberlappung wurde mit dem percentage-similarity-Index errechnet (s. Kap. 6.2.7). Aus den erhaltenen Werten wurde sodann für jede Hummelart der gewichtete Mittelwert errechnet.

Table 6.5: Mean food niche overlap with other bumblebee species. Food niche overlap was calculated as percentage-similarity-index (see chapter 6.2.7). For each bumblebee species weighted means were calculated from the obtained values.

Art	1994	1995	1994+1995
<i>B. alpinus</i>			15,29
<i>B. gerstaeckeri</i>	53,54		35,85
<i>B. hortorum</i>	53,20		38,30
<i>B. lucorum</i>	18,44	29,45	27,57
<i>B. mendax</i>	54,58		36,94
<i>B. mesomelas</i>		19,03	10,98
<i>B. monticola</i>	18,62	10,24	15,33
<i>B. mucidus</i>	16,26		24,51
<i>B. pratorum</i>	13,40	28,10	19,44
<i>B. pyrenaicus</i>	22,70	31,09	29,43
<i>B. ruderarius</i>	14,82	14,35	14,63
<i>B. sichelii</i>	31,67	38,49	33,30
<i>B. soroeensis</i>	22,16	30,20	27,02
<i>B. wurflenii</i>	23,99	26,10	17,45
gewichtetes Mittel	24,29	22,07	23,53

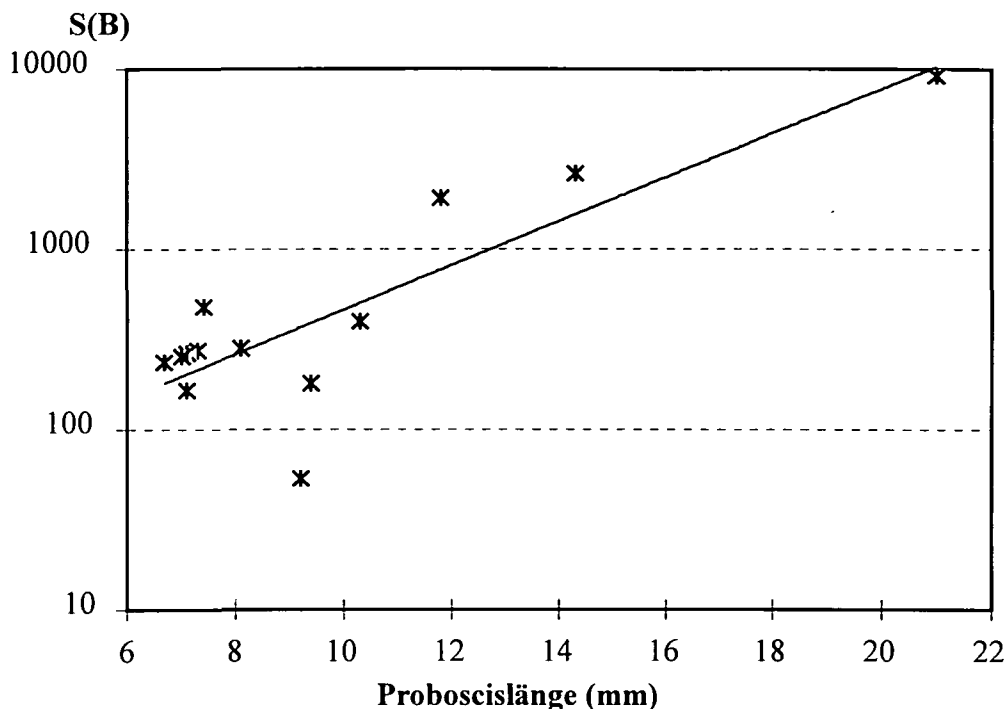


Abb. 6.7: Verhältnis von Nahrungsselektivität und Proboscislänge. Durchschnittswerte aus beiden Untersuchungsjahren.

Fig. 6.7: Food selectivity in relation to proboscis length. Averages of both study years.

Mittlere Nahrungsrischenüberlappung und Proboscislänge korrelierten 1994 signifikant. Ebenso korrelierten 1994 die mittleren Nahrungsrischenüberlappungen signifikant mit dem Anteil der Hummeln am Gesamt-Besucherspektrum. Hummelarten, deren Nahrungsrischen sich intensiv überlappten, besuchten also in erster Linie Blüten, deren Blütenbesuchergemeinschaft in hohem Ausmaß von Hummeln gestellt wurde. Auch die Korrelation zwischen mittlerer Nahrungsrischenüberlappung und Nahrungsselektivität $S(B)$ war 1994 signifikant positiv. Arten mit hoher Nahrungsselektivität zeigten also die größte Nahrungsrischenüberlappung mit anderen Hummeln. 1995 waren all diese Korrelationen nicht signifikant.

Wie Tab. 6.4 zeigt, differierten die Werte der Nahrungsselektivität $S(B)$ sehr, je nachdem ob sie über die ganze Untersuchungszeit errechnet wurden oder als gewichtetes Mittel der Werte für jede Fläche und jeden Beobachtungstag ($S(B)_{\text{gewMit}}$). Der erste Wert $[S(B)]$ war zumindest 1994 bei Arten mit längerer Proboscis, stärkerer Nischenüberlappung und höherem Anteil anderer Hummeln als Besucher der genutzten Blüten höher. Beim zweiten Wert $[S(B)_{\text{gewMit}}]$ ergaben sich diese Korrelationen nicht und beide Werte der Nahrungsselektivität zeigten auch miteinander keine signifikante Korrelation. Die Werte von $S(B)_{\text{gewMit}}$ waren trotz großer Standardabweichungen einander ähnlicher als die von $S(B)$. Keiner der beiden erhobenen Indices der Nahrungsselektivität korrelierte mit dem Anteil der Untersuchungsflächen, auf denen die betreffende Art vorkam (Abb. 6.8, Korr. 18). $S(B)$ korrelierte signifikant negativ mit der Anzahl der Pflanzenarten, die besucht wurden ($r = -0,5644$, $n = 13$, $p > 95\%$), nicht aber $S(B)_{\text{gewMit}}$ ($r = -0,0371$, $n = 13$; n.s.).

- Beim Sammelflug in Blütenfeldern verhielten sich also die langrüsseligen Hummelarten mit insgesamt höherer Nahrungsselektivität $S(B)$ nicht selektiver als die kurzrüsseligen.
- Über größere Zeiträume (ein Untersuchungsjahr) und über größere Flächen (gesamtes Untersuchungsgebiet) dagegen waren die langrüsseligen Arten durchschnittlich selektiver.

Abb. 6.8: Korrelationen (mit Bonferroni-Korrektur) von Parametern des Blütenbesuchs in beiden Untersuchungsjahren.

$S(B)$ = Nahrungsselektivität (zur Methodik s. Kap. 6.2.5);
 $S(B)_{\text{gewMit}}$ = Nahrungsselektivität als gewichteter Mittelwert aller Einzelbeobachtungen;
 UFL_{Mon} = Mittelwert des monatlichen Anteils an Untersuchungsflächen, auf denen jede Art vorkam (zur Methodik s. Kap. 2.5.3.2.);
 $NÜL$ = mittlere Nahrungsnischenüberlappung;
 $\% \text{ HUM}$ = Anteil aller Hummeln am Gesamt-Blütenbesucherspektrum der von jeder Hummelart genutzten Pflanzen;
 PROB-LGE = Proboscislänge ;
 $+/-$:..... positive/negative Korrelation; n.s.: nicht signifikant; *: $p > 95\%$; **: $p > 99\%$;

Da die Korrektur nach Bonferroni sehr konservativ ist (CLAUSS, FINZE & PARTZSCH 1994), wurden Korrelationen, die ohne diese Korrektur signifikant gewesen wären, mit einem n.s.(+) oder n.s.(-) gekennzeichnet.

Fig. 6.8: Correlations (with Bonferroni correction) of parameters of flower visitation in both investigation years

$S(B)$ = food selectivity (for methods see chapter 6.2.5);
 $S(B)_{\text{gewMit}}$ = food selectivity as weighted means of all individual observations;
 UFL_{Mon} = Mean of the monthly proportion of study plots on which each bumblebee species occurred. (for methods see chapter 2.5.3.2);
 $NÜL$ = mean food niche overlap;
 $\% \text{ HUM}$ = proportion of bumblebees in total flower visitor spectrum of the plant species, utilized by each bumblebee species;
 PROB-LGE = proboscis length;
 $+/-$ = positive/negative correlation; n.s.: not significant; *: $p > 95\%$; **: $p > 99\%$;

The correction according to Bonferroni being very conservative (CLAUSS, FINZE & PARTZSCH 1994), correlations, that would have been significant without this correction were marked with n.s.(+) or n.s.(-).

	PROB-LGE	% HUM	NÜL	S(B) _{gewMit}	
S(B)	+++ (1)	+* (2)	+++ (3)	n.s. (4)	1994 (1): r = 0,7985, n = 12 (2): r = 0,7077, n = 12 (3): r = 0,7962, n = 12 (4): r = -0,4663, n = 12 (5): r = -0,5082, n = 12 (6): r = -0,5959, n = 12 (7): r = -0,4730, n = 12 (8): r = 0,7985, n = 12 (9): r = 0,7696, n = 12
S(B) _{gewMit}	n.s. (5)	n.s.(-) (6)	n.s. (7)		
NÜL	+++ (8)	+* (9)			

	PROB-LGE	% HUM	NÜL	
S(B)	+* (10)	n.s. (11)	n.s. (12)	1995 (10): r = -0,6794, n = 9 (11): r = -0,0861, n = 9 (12): r = 0,4575, n = 9 (13): r = -0,3949, n = 9 (14): r = 0,3402, n = 9
NÜL	n.s.(+) (13)	n.s. (14)		

	PROB-LGE	% HUM	NÜL	UFL_ANZ.	S(B)	
S(B)_MIT	n.s. (15)	n.s. (16)	n.s. (17)	n.s. (18)	n.s. (19)	(15): r = -0,4820, n = 13 (16): r = -0,4141, n = 13 (17): r = -0,0625, n = 13 (18): r = 0,0549, n = 13 (19): r = -0,4025, n = 13 (20): r = 0,9398, n = 13 (21): r = 0,5794, n = 13 (22): r = 0,4586, n = 13 (23): r = -0,4863, n = 13 (24): r = -0,5664, n = 13 (25): r = -0,2847, n = 13 (26): r = -0,2800, n = 13 (27): r = 0,4619, n = 13 (28): r = 0,6456, n = 13 (29): r = 0,7405, n = 13
S(B)	+++ (20)	n.s.(+) (21)	n.s. (22)	n.s. (23)		
UFL_ANZ.	n.s.(-) (24)	n.s. (25)	n.s. (26)			
NÜL	n.s. (27)	n.s.(+) (28)				
% HUM	+* (29)					

6.3.3. Blütencharakteristika und Nutzungsintensität

6.3.3.1. Corollalängen

6.3.3.1.1. Nutzung von Blüten verschiedener Corollalängen durch die Blütenbesuchergemeinschaft

Blüten mit Corollalängen unter 6 mm wurden überwiegend von Dipteren besucht (Abb. 6.9). Von diesen bevorzugten die Syrphiden deutlich längere Corollen als die übrigen Fliegen.

Auch Hummeln spielten als Besucher solcher Blüten eine gewisse Rolle. Blüten mit Corollalängen zwischen 6 und 10 mm wurden bevorzugt von Nachtfaltern, Hummeln und den übrigen Bienen besucht. Bei Blüten mit einer Corollalänge über 10 mm dominierten dagegen eindeutig die Hummeln als Blütenbesucher. Schmetterlinge stellten bei Pflanzen mit Corollalängen über 6 mm einen Anteil von ca. 20 bis 30 % der Blütenbesucher.

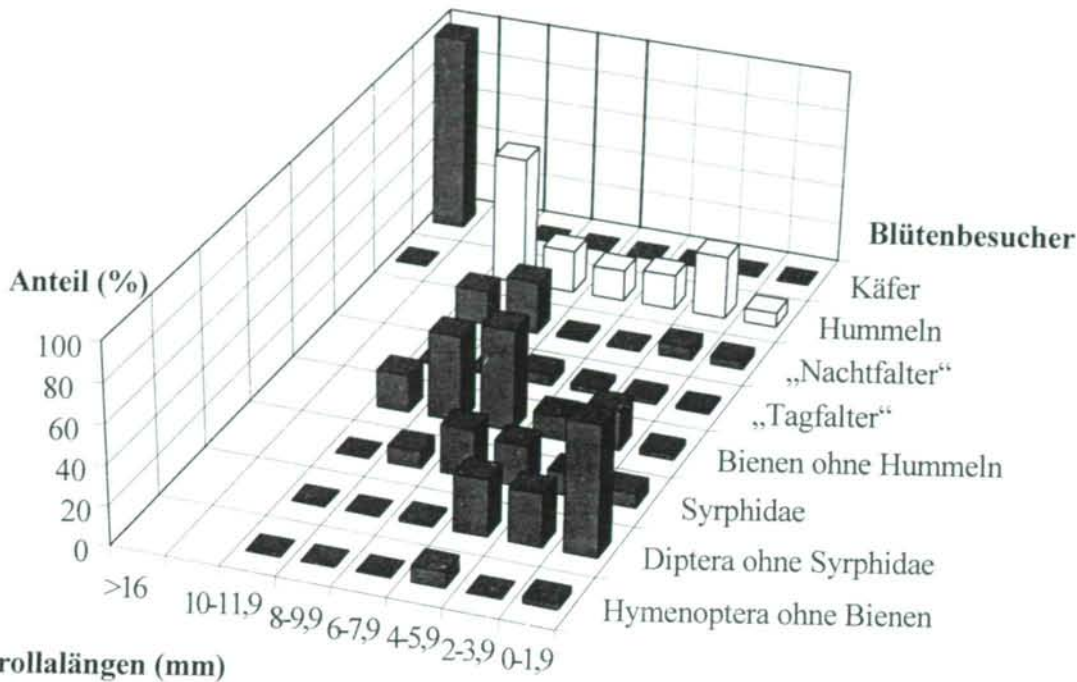


Abb. 6.9: Anteil der Blütenbesucherguppen am Gesamt-Besucherspektrum von Pflanzenarten mit unterschiedlicher Corollalänge. Zu den Blütenbesucherguppen s. Tab. 6.1.

$n_{\text{Pflanzenarten}} = 118$, $n_{\text{Blütenbesuche}} = 1923$, $n_{\text{Hummeln}} = 309$, $n_{\text{Solitärbiene}} = 14$, $n_{\text{Honigbiene}} = 77$, $n_{\text{Ameisen}} = 2$,
 $n_{\text{Blattwespen}} = 10$, $n_{\text{Ichneumonoidea}} = 2$, $n_{\text{Syrphidae}} = 58$, $n_{\text{Muscidae+Anthomyidae}} = 372$, $n_{\text{Empididae}} = 35$,
 $n_{\text{Tagfalter}} = 32$, $n_{\text{Nachtfalter}} = 19$, $n_{\text{Käfer}} = 979$, $n_{\text{Andere}} = 14$.

Fig. 6.9: Proportion of flower visitor groups to the total visitor spectrum of plant species with different corolla lengths. For flower visitor groups see table 6.1.

$n_{\text{plant species}} = 118$, $n_{\text{flower visits}} = 1923$, $n_{\text{bumblebees}} = 309$, $n_{\text{solitary bees}} = 14$, $n_{\text{honeybee}} = 77$,
 $n_{\text{ants}} = 2$, $n_{\text{sawflies}} = 10$, $n_{\text{Ichneumonoidea}} = 2$, $n_{\text{Syrphidae}} = 58$, $n_{\text{Muscidae+Anthomyidae}} = 372$,
 $n_{\text{Empididae}} = 35$, $n_{\text{Rhopalocera + Hesperioidea}} = 32$, $n_{\text{moths}} = 19$, $n_{\text{beetles}} = 979$, $n_{\text{others}} = 14$.

Die hohe Dominanz der Käfer in Blüten mit sehr langer Corolla geht fast ausschließlich auf *Gentiana acaulis* zurück. In beinahe allen Blüten des Stengellosen Enzians fanden sich einige Staphyliniden, deren Rolle für die Bestäubung im Übrigen noch unklar ist.

6.3.3.1.2. Nutzung von Blüten verschiedener Corollalängen durch die einzelnen Hummelarten

Intensiv von Hummeln genutzte Blüten (Tab. 4.1.b) wiesen eine mittlere Corollalänge von 5,96 mm ($n=30$) auf. Bei den Pflanzenarten mit mindestens 1 Hummelbesuch war die Corolla mit 6,29 mm im Durchschnitt ($n = 30$) deutlich länger höher als bei den übrigen Arten mit bekannter Corollalänge, die nicht von Hummeln besucht wurden (1,9 mm; $n = 98$). Hummeln nutzten überproportional Corollalängen zwischen 8 und 9,9 mm. Corollalängen unter 4 mm

waren deutlich unterrepräsentiert, während die übrigen Corollalängenklassen ungefähr im Anteil ihres Vorkommens von den Hummelarbeiterinnen besucht wurden (Abb. 6.10).

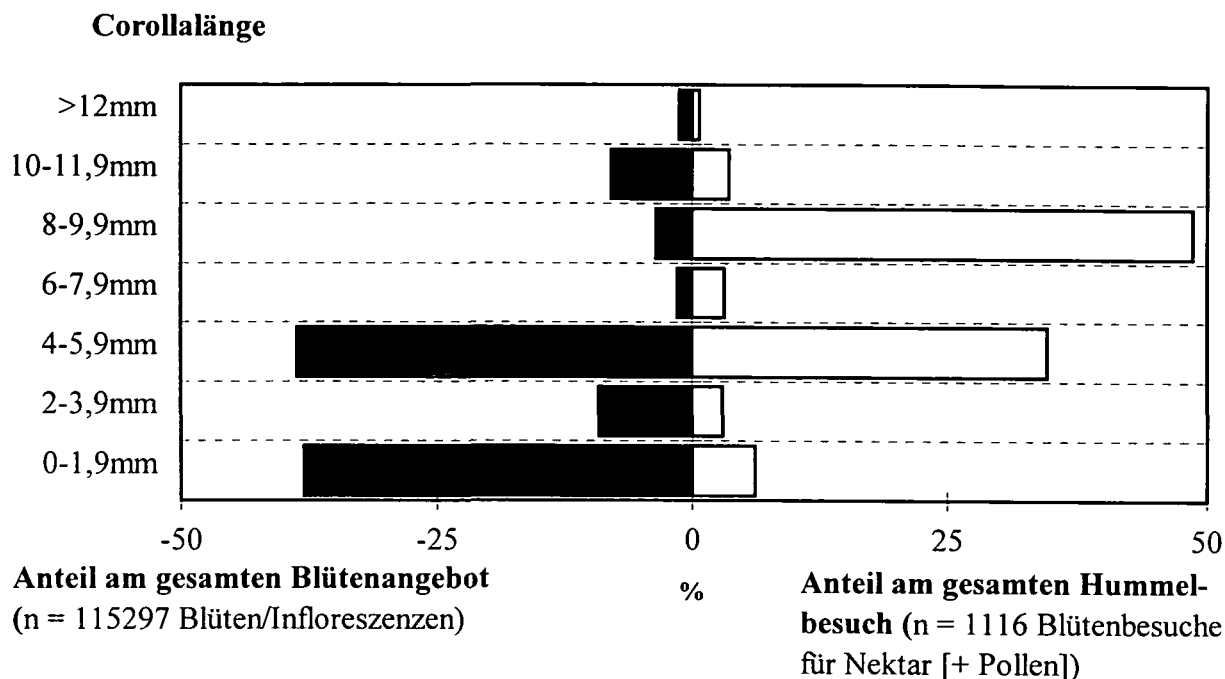


Abb. 6.10: Nutzungsintensität der einzelnen Corollalängenklassen durch Hummel ♂♂ und ♀♀ und ihr Anteil am gesamten Blütenangebot. Alle Blütenbesuche, bei denen Nektar oder Nektar und Pollen gesammelt wurde, sind berücksichtigt.

Fig. 6.10: Flower utilization intensity of the various corolla length classes by bumblebee ♂♂ and ♀♀ and their proportion to the total flower availabilities. All flower visits involving gathering nectar or nectar and pollen were included.

Anhang 6.1 zeigt die Pflanzenarten, aus denen nur ein Teil der Hummelarten regulär Nektar saugen konnte. Sie machten nur 18,87% aller Pflanzenarten aus, deren Blüten vermessen wurden (n = 159), aber 33,33 % aller Pflanzenarten, die mindestens drei Hummelbesuche erhielten (n = 30). Die ♂♂ der einzelnen Hummelarten unterschieden sich in ihrer Proboscislänge (Abb. 6.11) beträchtlich. Nur bei drei Arten war die mittlere Proboscislänge über 10 mm. Dagegen wiesen sechs Arten eine Proboscislänge zwischen 6,5 und 7,5 mm auf.

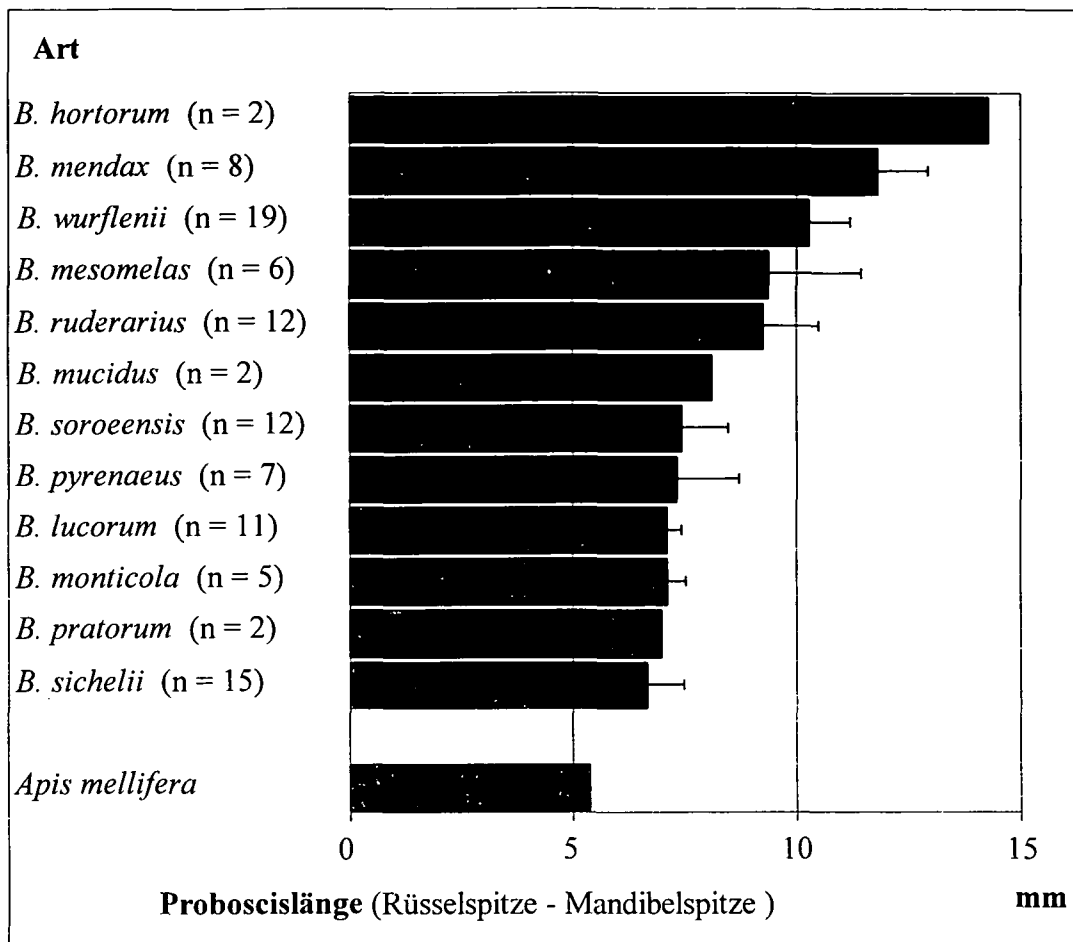


Abb. 6.11: Mittlere Proboscislängen der ♂♂ der einzelnen Hummelarten. Gemessen wurde von der Rüsselspitze zur Mandibelspitze bei gestreckter Proboscis (s. Abb. 6.1). Die Proboscislänge der im Gebiet seltenen Art *B. gerstaeckeri* wurde nicht gemessen, ist aber mindestens so lang wie die von *B. hortorum* (HAGEN 1988).

Fig. 6.11: Mean proboscis lengths of ♂♂ of the various bumblebee species, measured from the tip of the proboscis to the top of the mandible, proboscis extended (see fig. 6.1). The proboscis of *B. gerstaeckeri*, that is rare in the study area, was not included, but is at least as long as the proboscis of *B. hortorum* (HAGEN 1988).

Die Hummelarten lassen sich nach dem Corollalängenspektrum der von ihnen besuchten Blüten drei Gruppen zuteilen (Abb. 6.12):

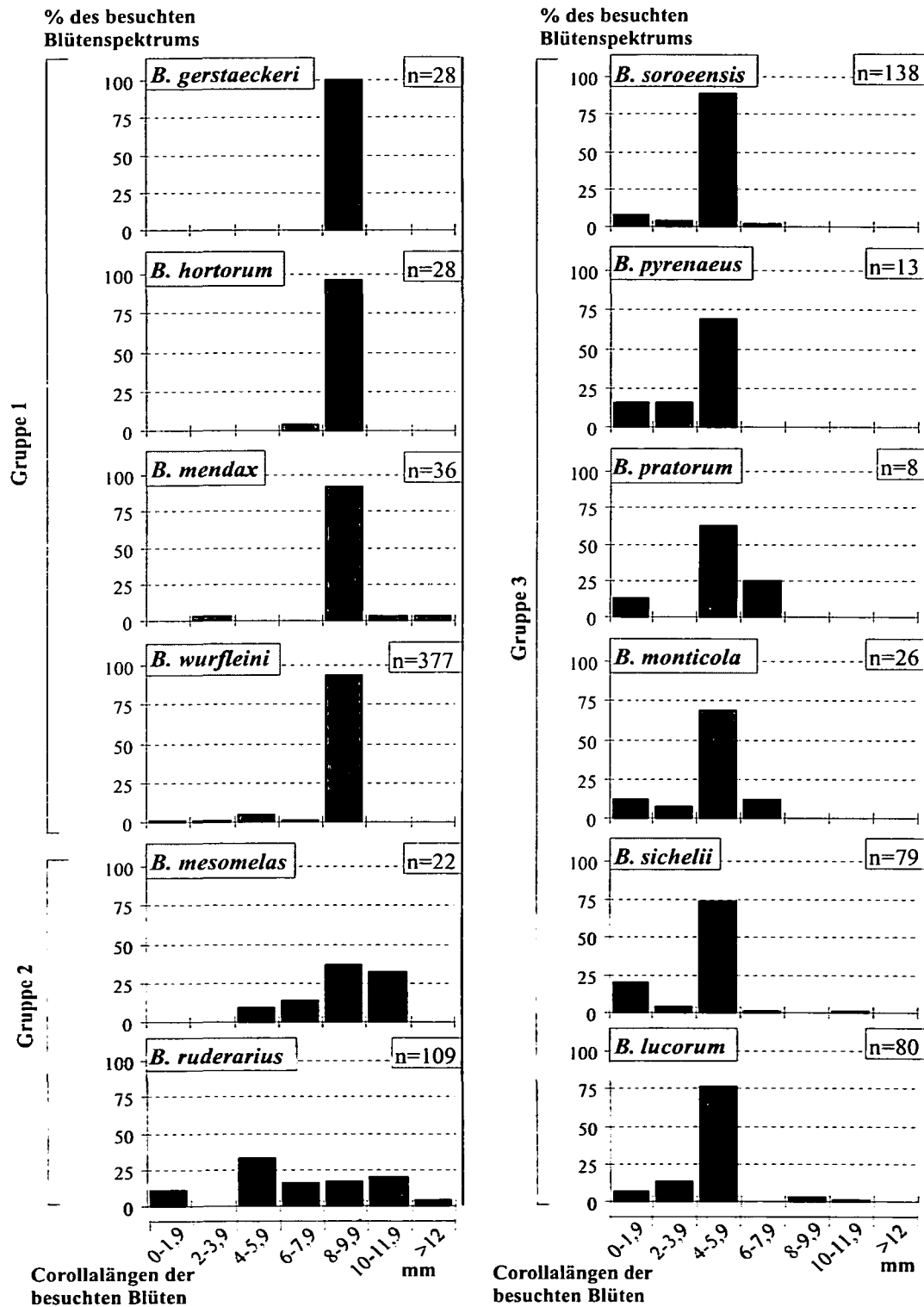


Abb. 6.12: Anteil der Corollalängenklassen am Blütenbesuchsspektrum der Hummelarten (♀♀+♂♂). Alle Blütenbesuche bei denen Nektar oder Nektar und Pollen gesammelt wurde, sind berücksichtigt. Gruppe 1: Arten mit langer Proboscis; Gruppe 2: Arten mit mittellanger Proboscis. Gruppe 3: Arten mit kurzer Proboscis.

Fig. 6.12: Proportion of corolla length classes of the flower visiting spectrum of the various bumblebee species (♀♀+♂♂). All flower visits involving gathering of nectar or nectar and pollen were included. Group 1: Species with long proboscis; Group 2: Species with medium-sized proboscis. Group 3: Species with short proboscis.

B. gerstaeckeri, *B. hortorum*, *B. mendax* und *B. wurflenii* bevorzugten Blüten mit langer Corolla. *B. gerstaeckeri* besuchte im Gebiet nur *Aconitum napellus* s.l.. Ebenso besuchten *B. hortorum* und *B. mendax* bevorzugt langröhrlige Blüten. Diese Arten waren allerdings nur 1994 - ebenfalls an *Aconitum napellus* s.l. - häufig.

B. mesomelas und *B. ruderarius* nutzten ein weiteres Corollalängenspektrum. Diese beiden Arten mit mittellangen Mundwerkzeugen (Abb. 6.11) konnten die meisten Blüten mit langer Corolla ausbeuten. Keine Corollalängenklasse wurde von ihnen zu über 50% genutzt.

B. soroeensis, *B. pyrenaeus*, *B. pratorum*, *B. monticola*, *B. sichelii* und *B. lucorum* schließlich nutzten zu über 50% Blüten mit einer Corollalänge von 4 bis 5,9 mm. Blüten mit Corollalängen unter 4 mm wurden in wesentlich geringerem Maß besucht und längerröhrlige Blüten nur in Ausnahmefällen. Wenn dennoch in einem kleineren Ausmaß Blüten mit längerer Corolla genutzt wurden, dann entweder nicht nektarsaugend oder indem sich kleine ♂♂ dieser Arten z.B. bei *Aconitum napellus* s.l. an Staub- und Fruchtblättern vorbei zu den Nektarvorräten zwängten. Auch das Saugen durch schon vorgebissene Löcher anderer Nektarräuber kam vor. Dagegen konnte aktiver Nektarraub außer in wenigen Fällen bei *B. lucorum* in dieser Gruppe nicht beobachtet werden.

Die Korrelation zwischen Proboscislänge und durchschnittlicher Corollalänge der genutzten Pflanzenarten, war für die ♂♂ hochsignifikant ($r = 0,78$, $n = 12$, $p = 99,9\%$). Mit steigender Proboscislänge nahm auch der Anteil der Blüten zu, an denen aufgrund ihrer Corollalänge nicht alle Hummelarten regulär Nektar sammeln konnten ($p = 0,8936$, $n = 12$, $P > 99,9\%$) (s. Abb. 6.13). Hummelarten mit langer Proboscis nutzten fast ausschließlich Blüten, die anderen Hummelarten wegen ihrer Corollalänge unzugänglich blieben.

**Anteil der nicht von allen
Hummelarten nutzbaren
Blüten %**

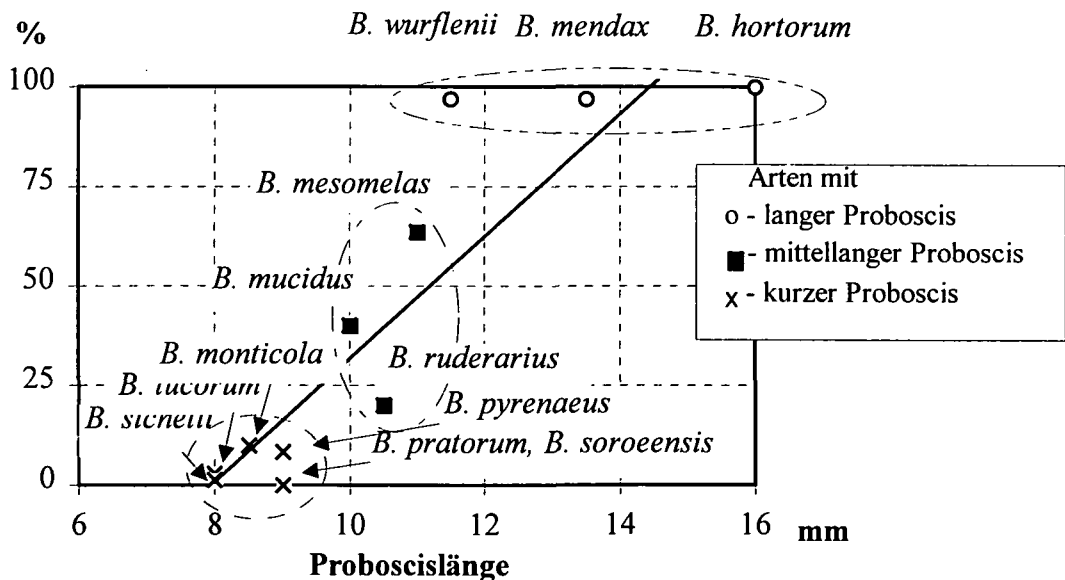


Abb. 6.13: Mittlere Proboscislänge der Hummelarbeiterinnen und Anteil der nicht allen Hummelarten regulär zugänglichen Blüten am gesamten Blütenbesuch. Hummelarten mit langer Proboscis nutzten fast ausschließlich Blüten, die den kurzrüsseligen Arten nicht zugänglich waren. Berücksichtigt sind alle Blütenbesuche durch ♂♂, bei denen Nektar oder Nektar und Pollen gesammelt wurde. Zur Datenerhebung, welche Hummelart an welcher Pflanzenart regulär Nektar saugen kann, s. Kap. 6.2.2.; zum Durchmesser der Proboscis und des Hummelkörpers s. Anhang 6.2; zum Corolladurchmesser s. Anhang 6.3.

Individuenzahlen:

<i>B. hortorum</i> : n = 28	<i>B. lucorum</i> : n = 71	<i>B. mendax</i> : n = 32	<i>B. mesomelas</i> : n = 11
<i>B. monticola</i> : n = 20	<i>B. mucidus</i> : n = 5	<i>B. pratorum</i> : n = 6	<i>B. pyrenaeus</i> : n = 12
<i>B. ruderarius</i> , n = 70	<i>B. sichelii</i> : n = 78	<i>B. soroeensis</i> , n = 135	<i>B. wurflenii</i> : n = 362

Fig. 6.13: Mean proboscis length of bumblebee ♂♂ in relation to the proportion of flowers, not regularly accessible to all bumblebee species. Bumblebee species with a long proboscis almost exclusively utilized flowers, that were not accessible for species with short proboscis. All flower visits of ♂♂ involving nectar or nectar and pollen gathering, were taken into account. For data on, which bumblebee species can nectar from which plant species see chapter 6.2.2.; for the diameter of proboscis and body of bumblebees see appendix 6.2, for corolla diameter see appendix 6.3.

6.3.3.2. Blumentypen

6.3.3.2.1. Nutzung verschiedener Blumentypen durch die Blütenbesuchergemeinschaft

Hummeln nutzten alle Blumentypen mit Ausnahme von 1 und 2 (Abb. 6.14). Diese wurden zum größten Teil von Dipteren besucht, wobei die Syrphiden Trichterblumen den Scheibenblumen deutlich vorzogen. Die „Hymenopteren ohne Bienen“ spielten nur als Besucher der Glöckchenblumen (Typ 33) eine wesentliche Rolle als Blütenbesucher. Besonders Königinnen sozialer Wespen und Schlupfwespen konnten an ihnen regelmäßig beobachtet werden. Die mehr oder weniger hängenden glockenförmigen Blüten vom Blumentyp 3 oder 33 wurden außer von Hymenopteren und Käfern von kaum einer Insektengruppe besucht. Die Blumentypen 4 (Stieltellerblumen), 5 (Lippenblumen) und 7 (Körbchen- und Köpfchenblumen) wurden von ausgesprochen vielen Blütenbesuchergruppen genutzt. Die Schiffchenblumen (Blumentyp 6) dagegen erwiesen sich als typische Bienenblumen, die außer von Hummeln und anderen Bienen nur noch von einigen Nachtfaltern besucht wurden.

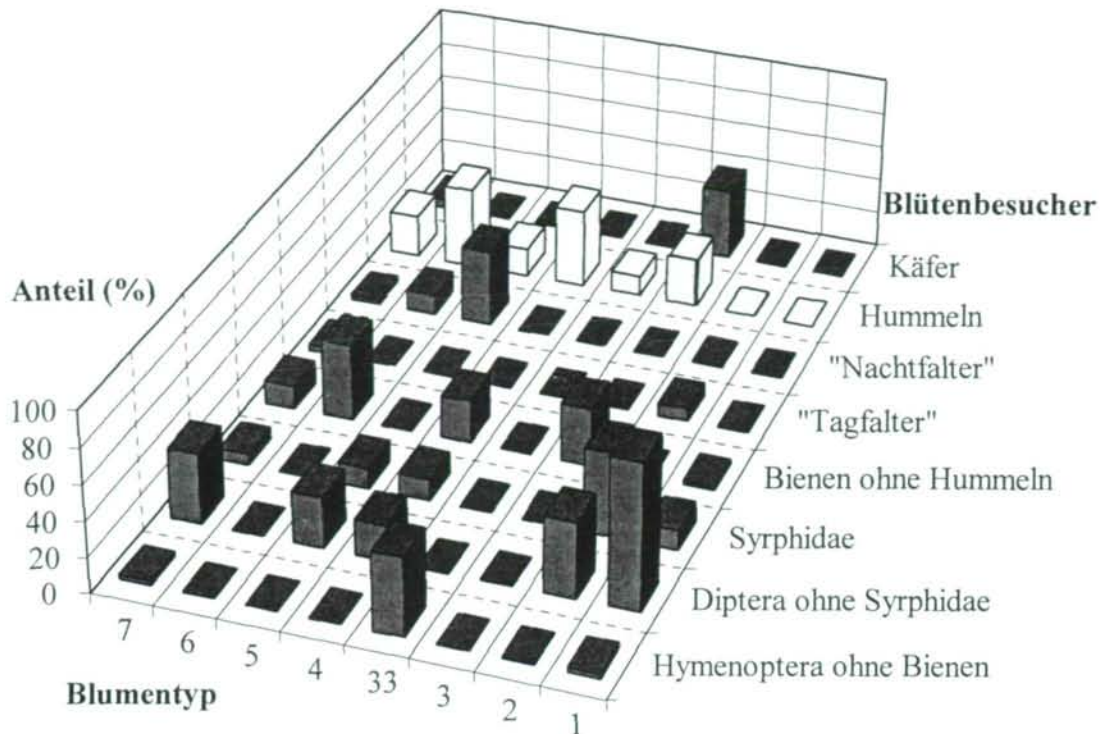


Abb. 6.14: Anteil der Blütenbesuchergruppen am Gesamt-Besucherspektrum von Pflanzenarten mit verschiedenen Blumentypen. Zu den Blütenbesuchergruppen s. Abb. 6.9. Hummeln nutzten das größte Spektrum an Blumentypen unter allen Blütenbesuchergruppen, mieden aber die von Dipteren bevorzugt besuchten Blumentypen 1 (Scheiben- und Schalenblumen) und 2 (Trichterblumen).

Fig. 6.14: Flower visitor groups as a proportion of the total flower visitor spectrum of plant species with different flower types. For definition of flower visitor groups see fig. 6.9. Bumblebees utilized the widest spectrum of flower types compared to other flower visitor groups, but they avoided the flower types 1 (cup-shaped flowers) and 2 (bowl-shaped flowers).

6.3.3.2.2. Nutzung verschiedener Blumentypen durch die einzelnen Hummelarten

Die einzelnen Blumentypen wurden verschieden intensiv von Hummeln besucht (Abb. 6.15). Überproportional wurden besonders die Lippenblumen (Blumentyp 5) aber auch Schiffchenblumen (Typ 6) und Köpfchen- und Körbchenblumen (Typ 7) genutzt. Die vier Hummelarten mit langer Proboscis nutzten Blumentyp 5 am intensivsten (Abb. 6.16). Die übrigen Hummelarten besuchten überwiegend die Köpfchen- und Körbchenblumen. Nur *B. monticola* besuchte diesen Blumentyp zu weniger als 75%! Dafür besuchte diese Art als einzige die Glöckchenblumen (Typ 33) zu über einem Drittel. Zum größten Teil entfielen seine Besuche auf Ericaceen.

Blumentyp

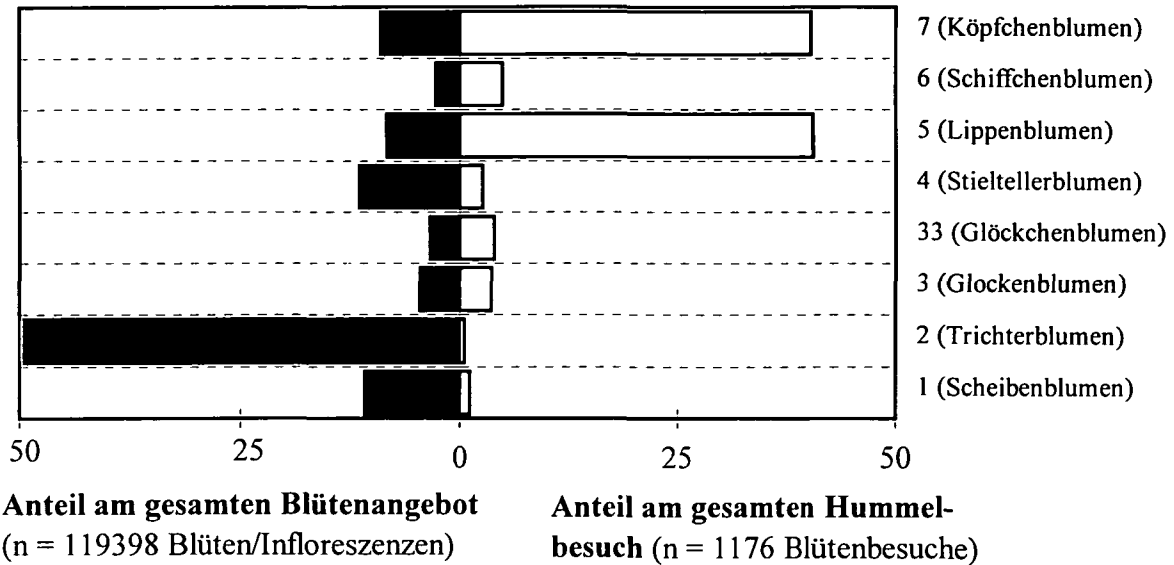


Abb. 6.15: Nutzungsintensität der Blumentypen durch Hummel ♂♂ und ♀♀ im Bezug zum gesamten Blütenangebot. Dargestellt sind die jeweiligen Anteile am Blütenangebot und am Blütenbesuchsspektrum. Blüten des Typs 2 stellten den überwiegenden Teil des Blütenangebotes. Überproportional genutzt wurden dagegen besonders die Blumentypen 5 und 7.

Fig. 6.15: Intensity of utilization of flower types by bumblebee ♂♂ and ♀♀ together in relation to the total flower availability. Both parameters are expressed as proportions. The major part of the flower supply consisted of flowers of flower type 2. However flower types 5 and 7 were utilized overproportionally.

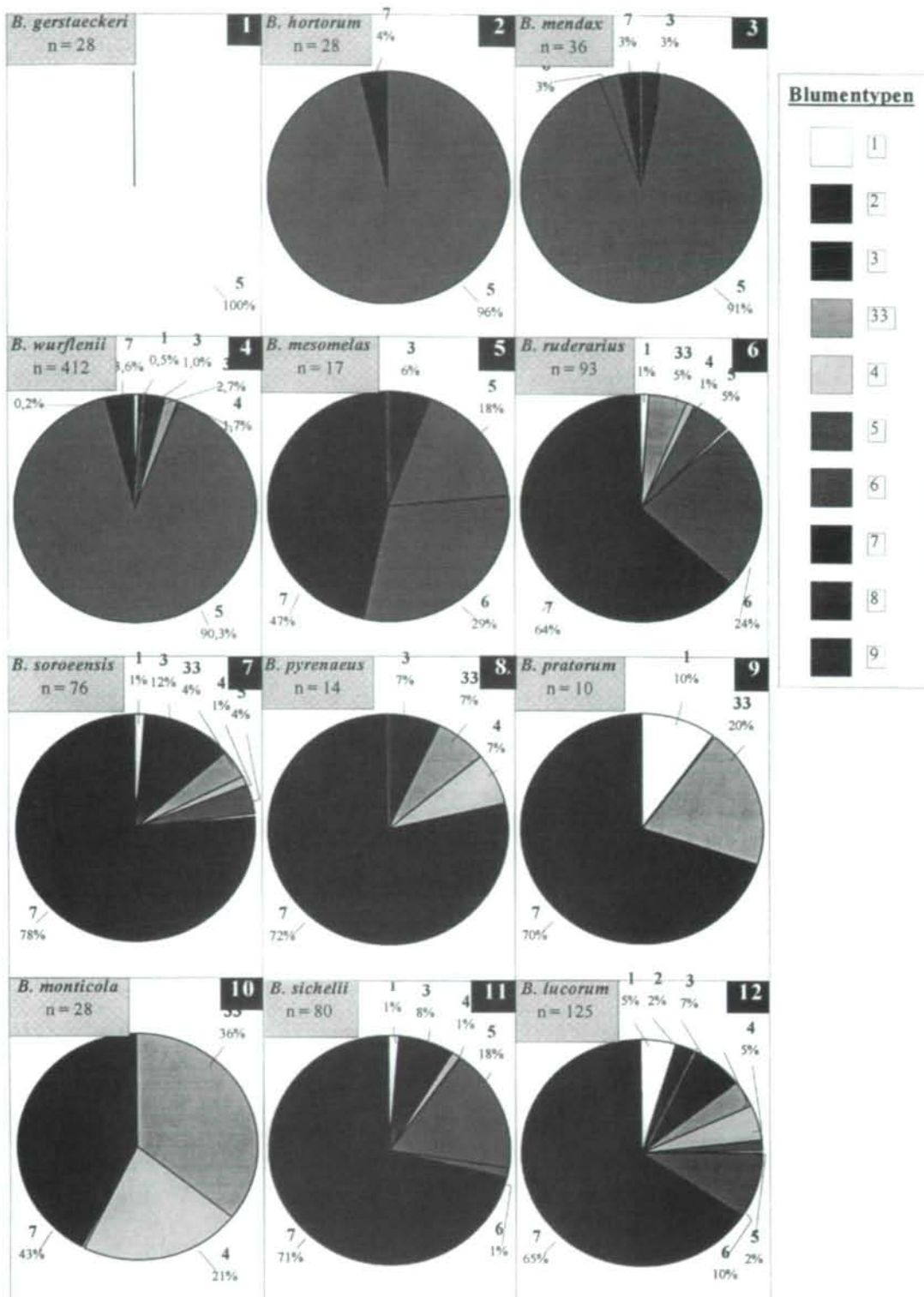


Abb. 6.16: Anteil der verschiedenen Blumentypen am Blütenbesuchsspektrum der einzelnen Hummelarten (♀+♂). Die Arten 1 - 4, 5 und 6 sowie 7 - 12 sind durch den Anteil der Nutzung der bilateral symmetrischen Blumentypen 5 und 6 charakterisiert

Fig. 6.16: Different flower types visited by each bumblebee species (♀+♂), expressed as the proportions of the total flower visiting spectrum. Species 1 - 4, 5 and 6 as well as 7 - 12 are characterized by high or low proportions of the bilateral symmetric flower types 5 and 6.

6.3.3.3. Blütenfarben

6.3.3.3.1. Nutzung von Blüten verschiedener Farben durch die Blütenbesuchergemeinschaft

Hummeln spielten besonders auf Blüten mit Reflexion im Blau-Bereich eine wichtige Rolle als Blütenbesucher (Abb. 6.17). Eine Bevorzugung von Blüten mit oder ohne UV-Reflexion war nicht erkennbar. Dipteren dagegen stellten einen großen Anteil der Besucher von Blüten mit Reflexion im UV-Bereich oder solcher mit der Blütenfarbe Weiß (Reflexion im Blau-, Grün- und Rotbereich s. Tab. 4.2). Die Syrphiden nutzten ein breites Spektrum an Blütenfarben. Nachtfalter zeigten eine deutliche Präferenz für Blüten mit Reflexion im Grün- und Blaubereich;

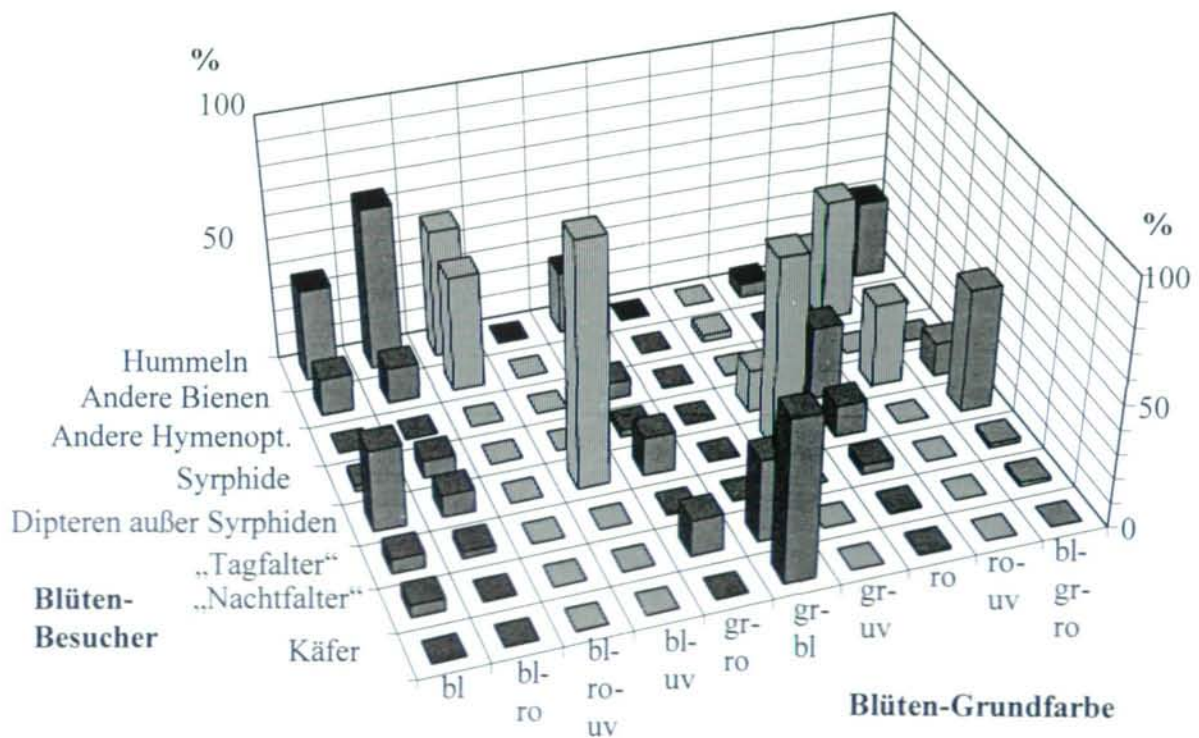


Abb. 6.17: Anteil der Blütenbesuchergruppen am Gesamt-Besucherspektrum von Pflanzenarten mit verschiedenen Blütenfarben. Hummeln stellten den überwiegenden Anteil der Blütenbesucher an Blüten mit Blau-Reflexion und fast 30% aller Besuche an Blüten mit Grün+Rot - Reflexion (= Gelb im menschlichen Spektrum). Zu den Blütenbesuchergruppen s. Abb. 6.9. Berücksichtigt sind die vier Grundfarben rot (ro), grün (gr), blau (bl) und UV(uv). Zur Sichtbarkeit der Farben im menschlichen und im Bienenspektrum s. Tab. 6.6. Blüten mit UV-Reflexion sind durch gestreifte Balken gekennzeichnet.

Fig. 6.17: Flower visitor groups as proportions of the total visitor spectrum for plant species of different flower colours. Bumblebees contributed an overwhelming part of the visitors to flowers with blue - reflection and almost 30% of all visits to flowers with red+green reflection (= yellow in the human spectrum). For full definition of flower visitor groups see fig. 6.9. The four primary colours red (ro), green (gr), blue (bl) and UV (uv) are considered. For the visibility of these colours in the perceptual spectra of bees and man see table 6.6. Flowers with reflection in the UV are marked by striped columns.

Tagfalter besuchten in erster Linie Blüten mit Blau- oder Rotanteil, jeweils ohne UV-Reflexion. Käfer wiederum waren in großer Anzahl nur in den blau-grün gefärbten Blüten von *Gentiana acaulis* zu finden.

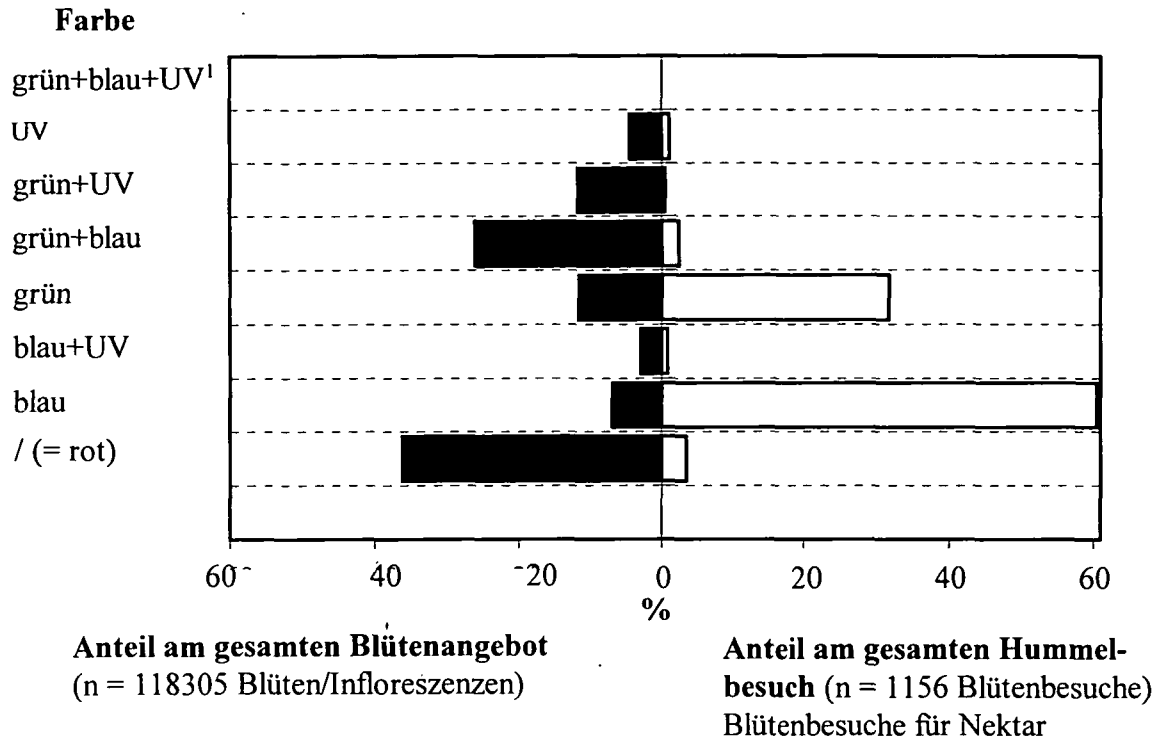
Tab. 6.6 zeigt ein Übergewicht blauer Blüten - mit oder ohne UV - bei den häufig von Hummeln besuchten Pflanzenarten. Sie wurden ungefähr doppelt überproportional genutzt. Auch Pflanzen mit im Bienenspektrum grünen Blüten (ohne UV) wurden überproportional besucht. Grüne + UV reflektierende und besonders weiße (mit Reflexion im Grün-, Blau- und UV-Bereich) Blüten waren dagegen unterproportional vertreten. Nur 13% der Pflanzenarten mit weißen Blüten (n = 39), aber 60% der blau (n = 25) und 87,5% der violett (n = 8) blühenden Arten verzeichneten zumindest einen Hummelbesuch.

Tab. 6.6: Häufigkeit der verschiedenen Farbkombinationen am verfügbaren Blütenspektrum und am von Hummeln besuchten Spektrum. Daten zu den Blütenfarben aus: BIEDINGER & BARTHLOTT (1993), BURR & BARTHLOTT (1993), BURR, ROSEN & BARTHLOTT (1995) (vgl. Kap. 4.2.2 und Anhang 4.1).

Table 6.6: Frequency of the various colour combinations in the total available flower spectrum and in the flower spectrum, visited by bumblebees. Data of flower colours from: BIEDINGER & BARTHLOTT (1993), BURR & BARTHLOTT (1993), BURR, ROSEN & BARTHLOTT (1995) (see chapter 4.2.2 and appendix 4.1).

Farbe (Bienen) [mit UV, ohne Rot]	Anteil an blühenden Pflanzenarten	Anteil an von Hummeln besuchten Pflanzenarten
Grün+Blau+UV	0,65	0
Grün+Blau	30,71	17,46
UV	5,23	5,81
Grün+UV	13,73	5,81
Grün	15,69	26,17
Blau+UV	4,58	8,72
Blau	20,92	46,54
/	8,5	9,52
	n = 153	n = 38
Blüten mit UV-Anteil	24,19	20,34
Blüten mit Blau-Anteil	56,86	72,72
Blüten mit Grün-Anteil	60,78	49,44

Bei Betrachtung aller Blütenbesuche (Abb. 6.18) sticht die überproportionale Nutzung der blauen Blüten (ohne UV) besonders ins Auge. Auch für Bienen grüne Blüten ohne UV-Reflexion wurden überproportional genutzt. Die meisten dieser Blüten erscheinen im menschlichen Spektrum durch zusätzliche Reflexion im Rotbereich, den Bienen nicht wahrnehmen können, gelb. Alle übrigen Blütenfarben wurden dagegen deutlich unterproportional genutzt.



¹ = „Weiß + UV“ = „Bienenweiß“

Abb. 6.18: Nutzungsintensität der für Bienen sichtbaren Blütenfarben durch Hummel ♂♂ und ♀♀ und deren Anteil am Blütenangebot. Dargestellt sind die Anteile am Blütenangebot und am von Hummeln besuchten Blütenspektrum.

Fig. 6.18: Intensity of utilization of the flower colours visible to bees by bumblebee ♂♂ and ♀♀ together in relation to flower availability. Both parameters expressed as proportions.

6.3.3.3.2. Nutzung von Blüten verschiedener Farben durch die einzelnen Hummelarten

Arten mit kürzerer Proboscis nutzten vorwiegend grüne Blüten (jeweils im für Bienen wahrnehmbaren Spektrum; für Menschen erscheinen letztere meist gelb) oder die Blütenbesuche verteilten sich etwa gleichmäßig auf ein größeres Farbspektrum (Abb. 6.19). Arten mit mittlerer und langer Proboscis dagegen nutzten überwiegend blaue Blüten. Rote Blüten, die z.B. von *B. pratorum* und *B. monticola* in beträchtlichem Ausmaß besucht wurden, stammten von *Vaccinium myrtillus* oder von *Rhododendron ferrugineum*, das im Gegensatz zu ersterer Art auch im UV-Bereich leicht reflektiert. Die Arten mit der kürzesten Proboscislänge (*B. sichelii*, *B. soroeensis* und *B. lucorum*) hatten den höchsten Anteil grüner Blüten in ihrem Spektrum. Doch war die Streuung der Farbpräferenzen bei kurzrüsseligen Hummelarten wesentlich höher als bei Arten mit langer Proboscis.

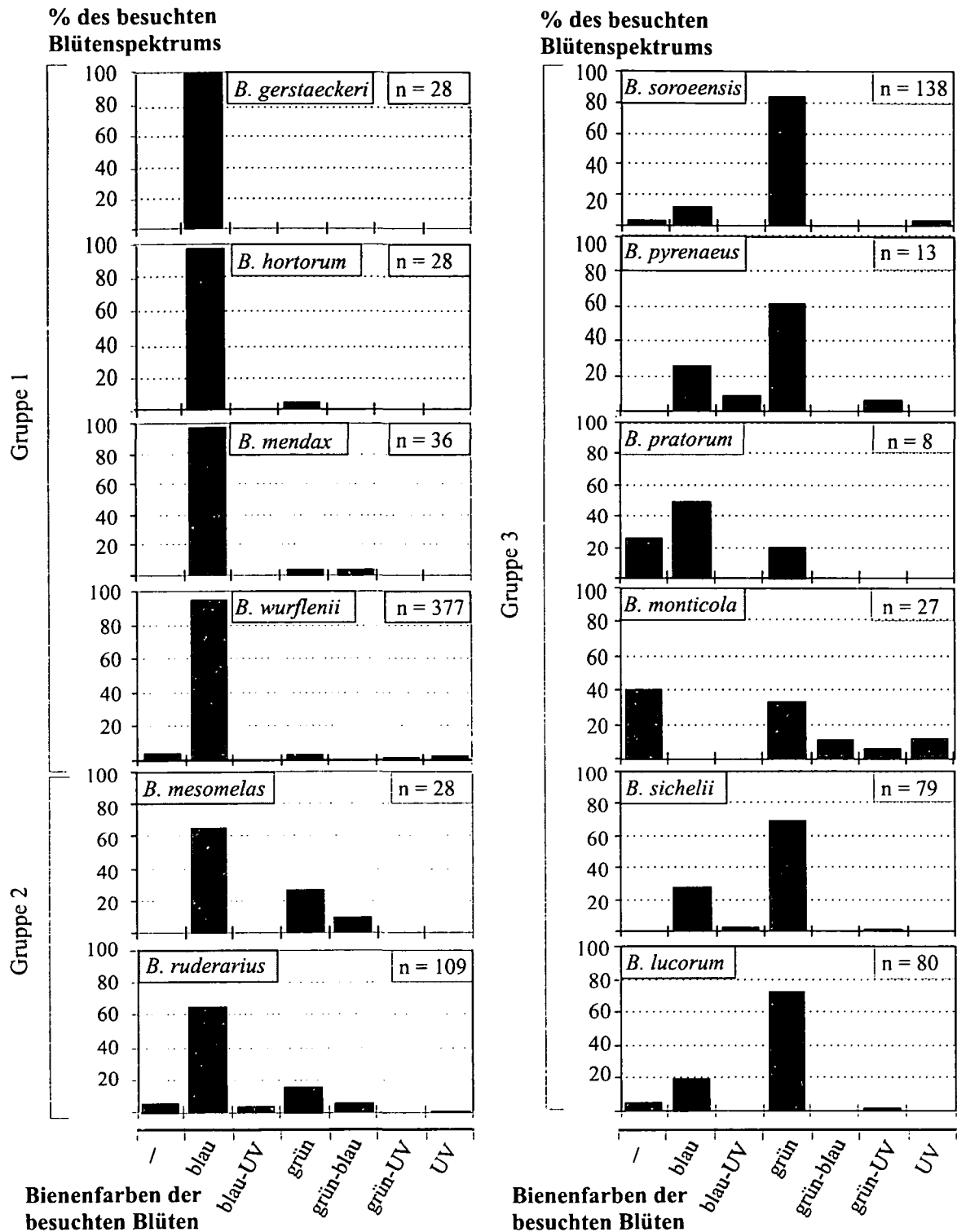


Abb. 6.19: Anteil der Blütenfarben am Blütenbesuchsspektrum der einzelnen Hummelarten (♀+♂). Alle Blütenbesuche bei denen Nektar oder Nektar und Pollen gesammelt wurde, sind berücksichtigt. Gruppe 1: Arten mit langer Proboscis; Gruppe 2: Arten mit mittellanger Proboscis. Gruppe 3: Arten mit kurzer Proboscis.

Fig. 6.19: Proportion of individuals of each bumblebee species (♀+♂) visiting flowers of the various colours. All flower visits involving gathering of nectar or nectar and pollen were included. Group 1: Species with long proboscis; Group 2: Species with medium-sized proboscis. Group 3: Species with short proboscis.

6.4. Diskussion

6.4.1. Anteil der Hummeln an der Blütenbesucher- und Bestäubergemeinschaft

In Gebirgen verschiedener Erdteile stellen Dipteren einen Großteil der Blütenbesucher (MOLDENKE 1976, MOLDENKE & LINCOLN 1979, ARROYO, PRIMACK & ARMESTO 1982, INOUE & PYKE 1988, MCCALL & PRIMACK 1992, TOTLAND 1994). Insbesondere die „Dipteren ohne Syrphidae“ (= Muscidae und Anthomyidae sowie Empididae) erreichten im Untersuchungsgebiet als einzige Besuchergruppe bei mehr als 20 Pflanzenarten eine Dominanz von mehr als 50% (Abb. 6.2, Tab. 6.3). Da sie an weit mehr Pflanzenarten hohe als niedrige Dominanzen in der Besuchergemeinschaft aufwiesen, kann man eine gut charakterisierbare Gruppe an Blüten abgrenzen, die in erster Linie von Fliegen besucht werden. Dabei handelt es sich offensichtlich um blütenökologisch generalistische Pflanzenarten mit weitem Besucherspektrum (Abb. 6.9, 6.14 und 6.17). Wegen ihrer großen Häufigkeit kamen Dipteren an geeigneten Blüten kaum in geringer Dominanz vor.

Hummeln erreichten bei zwölf Pflanzenarten Dominanzen über 50%. Die Hummeldichte auf den Blüten und Infloreszenzen der einzelnen Pflanzenarten variierte jedoch um über vier Zehnerpotenzen (Abb. 6.5), wobei Pflanzenarten mit Blütenköpfchen die höchsten Dichten aufwiesen. Alle übrigen Blütenbesuchergruppen waren nur bei einer oder wenigen Pflanzenarten dominant. Tag- und Nachtfalter sowie Schwebfliegen waren jedoch bei vielen Pflanzenarten als rezedente Besucher vertreten.

Dipteren und Hummeln waren die einzigen Blütenbesuchergruppen im Gebiet, die bei einer größeren Anzahl von Pflanzenarten die Blütenbesuchergemeinschaft dominierten und denen bestimmte Pflanzenarten zugeordnet werden konnten, deren Bestäubung sie offensichtlich weitgehend bewerkstelligen (vgl. KEVAN 1972, GALEN & KEVAN 1980, KREISCH 1993). MOLDENKE & LINCOLN (1979) fanden Hummeln im montanen Colorado in allen Biotopen als häufige Blütenbesucher, während „muscoide Fliegen“ in Wäldern und in der alpinen Tundra als Blütenbesucher dominierten. Einige Pflanzenarten bildeten sogar eigene „Morphen“ für Hummeln und Dipteren aus, die sich in Blütenform und Geruch unterscheiden (GALEN 1985). Typische Schwebfliegen-, Tagfalter- und Nachtfalterblumen dagegen waren im Untersuchungsgebiet, wie auch in Kalifornien und Skandinavien nur vereinzelt zu finden (vgl. MOLDENKE 1976, KREISCH 1996). KREISCH (1996) stellte einen vergleichsweise hohen Anteil schmetterlingsbestäubter Arten in den Alpen fest. Die Nachtfalter sind in der vorliegenden Untersuchung in ihrer Rolle als Blütenbesucher unterrepräsentiert, da nachts keine Beobachtungen durchgeführt wurden. Die tageszeitliche Nische tag- und nachtaktiver Schmetterlinge ist naturgemäß deutlich getrennt (ESCHE 1992). Ob es in Gebirgen gemäßigter Breiten mit tiefen Nachttemperaturen intensiven Blütenbesuch durch nachtaktive Schmetterlinge gibt, ist mangels vorhandener Untersuchungen zu diesem Thema schwer abzuschätzen.

Die Blütenbesuche durch Ohrwürmer (Dermaptera), Spinnen (Araneae) und Ameisen (Formicidae) machten nur einen verschwindenden Anteil aus und waren wohl oft zufällig. Allerdings sind kleine Blütenbesucher wie kleine Käfer (im Untersuchungsgebiet v.a. Staphyliniden) und Thripse bei der gewählten Methodik naturgemäß unterrepräsentiert. Die bedeutende Rolle einer Thrips-Art für die Bestäubung von *Calluna vulgaris* ist bekannt (FAEGRI & VAN DER PIJL 1979). Dagegen ist die Rolle kleiner Käfer noch kaum untersucht, weder was den Verzehr der Blütenressourcen noch was die Bestäubungsleistung betrifft. Einige auf den ersten Blick entomophile Pflanzenarten wie *Salix* spp, *Calluna vulgaris* ...

werden zu hohen Prozentsätzen vom Wind bestäubt (MEEUSE 1978, FAEGRI & VAN DER PIJL 1979) und können auch in Gebieten mit großem Bestäubermangel (HAGERUP 1951) überleben.

Bei allen blütenbesuchenden Arten ist die Dominanz als Blütenbesucher, die Rolle als Nektar- und Pollenkonsument und die Rolle als Pollenvektor zu unterscheiden. Artspezifische Faktoren, die für die Rolle einer Insektenart als Ressourcenkonsument eine Rolle spielen sind:

- Häufigkeit;
- Häufigkeitsverteilung im Gebiet. Bei sozialen Bienen ist diese in erster Linie durch ökonomische Faktoren (Blütenangebot, Ressourcenangebot, Entfernung zum Nest) bedingt. Bei allen anderen Blütenbesuchergruppen spielen weitere, nichtökonomische Faktoren eine wesentliche Rolle wie: Vorhandensein von Larvalhabitaten, Partnersuchverhalten, angeborene Oligolektie... (LOERTSCHER, ERHARDT & ZETTEL 1995).
- anatomische Eignung und physiologische Anpassung an den Besuch bestimmter Blüten. Nicht alle Blüten sind für einen Besucher nutzbar. Ebenso sind z.B. nicht alle Farben oder Gerüche für alle Blütenbesucher gleich gut wahrnehmbar;
- Blütenbesuchsgeschwindigkeit. Verschiedene Blütenbesucher „arbeiten“ verschieden schnell. So sind Schmetterlinge deutlich langsamere Blütenbesucher als z.B. Bienen (HERRERA 1989). Verschiedene Geschwindigkeit des Blütenbesuchs kann durch unterschiedlich hohe und andauernde Aktivität auf der Blüte, aber auch durch längere Flugzeiten und/oder -strecken (COURTNEY, HILL & WESTERMAN 1981, HERRERA 1989) verursacht sein;
- Art und Quantität der aufgenommenen Ressource. Je nach Größe, Behaarung und Verhalten eines Blütenbesuchers werden verschiedene Mengen an Nektar und/oder Pollen von diesem konsumiert, im Haarkleid aufgenommen oder verstreut. So tragen Dipteren, Käfer, Grabwespen wie auch Tagfalter (ESCHE 1992, vgl. aber auch CONNOR, DAVIS & RUSH 1995) relativ wenig Pollen am Körper. Kleine Staphyliniden und Thripse (vgl. PROCTOR, YEO & LACK 1996) fressen als Einzeltier sicherlich nur einen Bruchteil des Ressourcenvorrates einer Blüte. Dagegen dürften größere Blütenbesucher die Ressourcen ziemlich vollständig ausschöpfen;

Die Rolle, die ein Blütenbesucher als Pollenvektor für eine Pflanzenart spielt, ist zusätzlich von folgenden Faktoren abhängig:

- Pollenpräsentation am Körper: Blütenbesucher, die wenig Pollen am Körper transportieren, bringen mit weniger Wahrscheinlichkeit einige Pollenkörner auf die Narbe, ebenso solche, die die Narbe kaum berühren (Schmetterlinge: ESCHÉ 1992) oder solche, die den anhaftenden Pollen aus der Behaarung kämmen (Bienen: WESTERKAMP 1996).
- Blütenkonstanz: Blütenbesucher, die konstant eine Pflanzenart besuchen, übertragen mit höherer Wahrscheinlichkeit arteigenen Pollen auf die Narbe der besuchten Pflanzen.
- Durchschnittliche Flugstrecke: Arten, die weitere Strecken zwischen den Blüten zurücklegen, vermindern die Inzuchtrate. Gleichzeitig sinkt jedoch die Zahl der pro Zeiteinheit besuchten Blüten. So fliegen Schmetterlinge durchschnittlich größere

Distanzen zwischen den Blüten als andere Blütenbesucher (COURTNEY, HILL & WESTERMAN 1981, HERRERA 1989).

Die Vielzahl der Faktoren, die die Bedeutung eines Blütenbesuchers als Pollenvektor bestimmen, ist derzeit nicht einmal für häufige Blütenbesucher und Pflanzenarten annähernd abschätzbar. Für diese Untersuchung, die den Blick auf die Blütenbesucher richtet, ist deren Rolle als Ressourcenkonsumenten wesentlich, nicht die als Bestäuber. Auch die getroffene Einschätzung der Faktoren (Tab. 6.2), die zu ihrer Rolle als Ressourcenkonsumenten nötig sind (HERRERA 1989), ist nur als grobe Annäherung zu verstehen.

Die von Hummeln genutzten Pflanzenarten wurden im Mittel zu weniger als 40% von anderen Blütenbesuchern genutzt (Tab. 6.2). Das Ressourcenangebot dieser Pflanzenarten kann also zu höchstens 40% von anderen Blütenbesuchern beeinflusst sein. Unter Berücksichtigung der gegenüber Hummeln geringeren Blütenbesuchensintensität der meisten anderen Besuchergruppen erreicht dieser Wert im Mittel wahrscheinlich kaum 20% (Tab. 6.2. Variante 2). Bei den Blüten, die von kurzrüsseligen Hummelarten besucht wurden, war der Einfluß der anderen Blütenbesucher größer und ist zwischen 30 und 50% einzuschätzen.

Eine Einschätzung der Rolle, die Blütenbesucher als Bestäuber für verschiedene Pflanzenarten spielen, ist nur mit großer Vorsicht möglich. Zu lückenhaft sind die dafür nötigen Daten (s.o.). Gesichert ist jedoch, daß große Bienen nicht nur zu den schnellsten Blütenbesuchern sondern auch zu den effektivsten Pollenvektoren zählen (HERRERA 1987, PELLMYR & THOMPSON 1996, MICHAELSON-YEATES et al. 1997). Deshalb sollten sie zumindest für jene Pflanzenarten, deren Blüten sie zu mehr als 50% besuchten, die wichtigsten Bestäuber sein. Angesichts der hohen Effektivität ihres Blütenbesuchs ist ein großer Anteil an Bestäubung durch Hummeln freilich auch schon bei weit geringerem Anteil der Hummeln an der Blütenbesuchergemeinschaft denkbar. Zur Absicherung dieser Annahme müßten allerdings eingehendere Untersuchungen zur Bestäubungseffizienz verschiedener Blütenbesuchergruppen durchgeführt werden. Für Hummeln liegen relativ gute Daten vor (HEINRICH 1979b, HARDER 1990, WILSON & STINE 1996, PELLMYR & THOMPSON 1996, RADEMAKER, DE JONG & KLINKHAMER 1997), allerdings nicht für andere Blütenbesucher wie Fliegen und Käfer.

6.4.2. Aufteilung des Blütenspektrums innerhalb der Blütenbesuchergemeinschaft: Die Rolle von Corollalänge, Blütenfarbe und Blumentyp

Die Hummelgemeinschaft stellte bei Corollalängen von 2 bis 10 mm jeweils 20 bis 30% der Blütenbesucher. Bei längerröhriigen Blüten stellten Hummeln dagegen über 60% der Blütenbesucher (Abb. 6.9), sofern man die unzähligen Käfer in Blüten von *Gentiana acaulis* außer acht ließ. Ein ähnlich weites Spektrum an Corollalängen nutzten nur die übrigen Bienen, die im Gebiet vor allem durch die Honigbiene vertreten waren. Blütenbesuchende Schmetterlinge wurden fast nur an Blüten mit langer Corolla beobachtet, spielten jedoch insgesamt als Blütenbesucher eine bescheidene Rolle. Dipteren dominierten auf den kurzröhriigen Blüten, wobei die Syrphiden auf Blüten mit einer mittellangen Corolla von 2 bis 8 mm am stärksten vertreten waren.

Betrachtet man nur die Corollalängen der besuchten Blüten, sollten Hummelarten mit langer Proboscis sich in ihrer Nahrungs- (= Nektar-) Nische in erster Linie mit den Faltern überschneiden, kurzrüsselige mit Dipteren, im besonderen mit Schwebfliegen. Allerdings bevorzugten Hummeln eindeutig blaue (vgl. PITTIONI 1942) oder grüne Blüten (im Bienenspektrum; die meisten dieser Blüten reflektieren zusätzlich Rot, weshalb sie im menschlichen Spektrum gelb erscheinen). Dagegen spielten im Blütenspektrum der Dipteren

der UV-Anteil und Weiß die größte Rolle (Abb. 6.17). Den hohen Blütenbesucheranteil von Dipteren an weißen Blüten hatten MCCALL & PRIMACK (1992) auch in der Nearktis festgestellt. KEVAN (1978) stellte in arktischen Biotopen fest, daß UV keine große Rolle für die Anziehung von Blütenbesuchern spielt. Wie in KEVAN's Untersuchung (1978) zeigte die Blütenfarbe Gelb die unspezifischste Besuchergemeinschaft, während blaue Blüten von Bienen, einigen Schmetterlingen (vgl. SCHWARZ-WAUBKE, NEUMAYER & GROS 1998) und einigen Dipteren bevorzugt wurden. Die Bevorzugung von Hummeln für blaue Blüten ist teilweise angeboren (HARDER & REAL 1987, SMITHSON & MACNAIR 1996) und die Blütenfarbe beeinflusst die Schnelligkeit, mit der sich Bienen eine Blüte einprägen (PETRIKIN & WELLS 1995, vgl. WILSON & STINE 1996). Allerdings sind Hummeln lernfähig und besuchen jede attraktive Pflanzenart (HEINRICH 1979b), sodaß die angeborenen Präferenzen nur einen geringen Einfluß auf das Blütenbesucherverhalten ausüben dürften. Bei Schwebfliegen (LUNAU 1988, HASLETT 1989) und Schmetterlingen (PROCTOR, YEO & LACK 1996) sind dagegen sehr wirksame angeborene Farbpräferenzen bekannt geworden, die zwischen den Arten deutlich variieren. Im Gebiet stellte die Schwebfliegengemeinschaft an roten Blüten - mit und ohne UV-Reflexion - den höchsten Anteil. Tagfalter wurden in einer Untersuchung im Großglocknergebiet (SCHWARZ-WAUBKE, NEUMAYER & GROS 1998) je nach Art bevorzugt entweder an Arten mit Grün + Rot + UV-Reflexion oder an roten Arten gefunden, oder sie verhielten sich generalistisch in bezug auf die Blütenfarbe.

Hummeln spielten als Besucher der Blumentypen 1 und 2 nur eine verschwindende Rolle, während die Dipteren gerade diese Typen bevorzugt aufsuchten und die Blumentypen 3 und 6 gänzlich mieden (Abb. 6.14). Dipteren nutzten also auch im Hochgebirge das leicht ausbeutbare Segment des Blütenspektrums. Über den durchschnittlichen Nektargewinn der Blütenbesuche von Hummeln und Dipteren läßt sich aufgrund der vorhandenen Daten keine Aussage treffen. Zwar zeigt Abb. 5.14 für Blumentyp 2 ein relativ hohes Nektarangebot, doch wurden im Rahmen dieser Arbeit nur von solchen Pflanzenarten Nektarmessungen durchgeführt, die auch von Hummeln besucht wurden. Der größte Teil der Arten des Blumentyps 2 ist darin nicht vertreten. Auch der potentielle Pollengewinn an Blüten des Typs 2 war dem der von Hummeln genutzten Arten ähnlich, doch gelten dafür dieselben Vorbehalte. In welchem Ausmaß Dipteren Pollen benötigen, ist unklar. Musciden und manche Syrphiden (vgl. HASLETT 1989) sind regelmäßig dabei zu beobachten, wie sie Staubblätter abtupfen. Nektar- und Pollenangebotsmessungen der vielen Arten mit Scheiben- oder Trichterblüten sind nicht verfügbar und wären für einen ökonomischen Vergleich des Blütenbesuchs von Dipteren und Bienen dringend notwendig. Darüberhinaus wären umfangreichere Messungen der Besuchsintensität von Dipteren und Hummeln wünschenswert. Dipteren können viskoserer Nektar als alle anderen Blütenbesucher nutzen. Die gerade bei Fliegenblumen häufig zu beobachtende Drehung nach der Sonne führt durch den Parabolspiegeleffekt zur Erzeugung höherer Temperaturen innerhalb der Blüte (KEVAN 1975, LUZAR 1996). Neben dem positiven Effekt auf die Körpertemperatur der Besucher ist dieser Effekt vielleicht auch als Mechanismus zu deuten, der in den Blüten den Nektar schneller eindickt und damit für Fliegen attraktiv macht (CORBET 1978).

Die geschilderten Differenzen der bevorzugten Corollalängen, Blütenfarben und Blumentypen bewirken, daß im Mittel weniger als 40% aller Blütenbesuche auf den von Hummeln besuchten Blüten auf andere Besucher entfielen (Tab. 6.2), wobei bei langrüsseligen Hummeln dieser Anteil auf unter 10% fiel. Sie besuchten also typische „Hummelblumen“ (KUGLER 1942), auch wenn dieser Begriff nur auf einen kleinen Teil der tatsächlich von Hummeln genutzten Blüten zutrifft. Die relativ geringe Überschneidung mit den Dipteren und Schmetterlingen als den beiden anderen wesentlichen Bestäubergruppen der Alpen (KREISCH

1996) ist auf die Kombination verschiedener Präferenzen für Corollalängen und Blütenfarben zurückzuführen.

Das Blütenbesucherspektrum der von verschiedenen Hummelarten besuchten Blüten bestand zu einem hohen Anteil aus Hummeln. Doch nur bei wenigen Hummelarten stellten Individuen der eigenen Art einen bedeutenden Teil des Blütenbesucherspektrums der genutzten Pflanzen (Tab. 6.2). Nur bei *B. wurflenii* entfielen über 50% der Blütenbesuche auf den von ihm genutzten Blüten auf Individuen derselben Art. Bei den Blütenbesuchen dieser Art mußte potentielle intraspezifische Konkurrenz die interspezifische überwiegen (vgl. RANTA & VEPSÄLÄINEN 1981). *B. wurflenii* trat in hohen Dichten zu Ende der Blühsaison in Hochstaudengesellschaften auf, wo er bevorzugt *Aconitum napellus* s.l. nutzte. Die große Anzahl der beobachteten Tiere zum Ende der Blühsaison auf diesen Flächen verdeckt eventuell andere Verhältnisse auf anderen Flächen und zu anderen Zeiten. Bei allen anderen Arten blieb der Anteil von Individuen der eigenen Art am Blütenbesucherspektrum der genutzten Pflanzen unter 25%.

Corollalänge und Blütensymmetrie waren bei den Pflanzenarten, die sich im Blütenbesuch ähnelten (Abb. 6.4) zu über 2/3 gleich, der Hauptblühmonat zu über 60% und der Blumentyp zu über 50%. Dagegen konnte kein Zusammenhang mit der Blütenfarbe hergestellt werden. Allerdings konnten auch Blüten mit auf den ersten Blick völlig verschiedenen Eigenschaften eine ähnliche Blütenbesuchergilde aufwiesen. So unterscheiden sich *Campanula barbata* und *Hypericum maculatum* zwar im Blütenbau stark. Doch beide bieten eine große Menge Pollen an (*Campanula barbata* auch reichlich Nektar) und sind auch kurzrüsseligen Besuchern zugänglich (Kap. 6.3.1.2). In einer genaueren Analyse der Blütezeit von Pflanzenarten in Skandinavien wurde festgestellt, daß die Blütezeit von Arten mit ähnlichen Blütenbesuchergemeinschaften stärker variierte, als auf Basis zufälliger Streuung zu erwarten gewesen wäre (RANTA, TERÄS & LUNDBERG 1981). Dies kann als Konkurrenzvermeidungsstrategie gedeutet werden. Verschiedene Blüteneigenschaften von Pflanzen mit ähnlicher Blütenbesuchergemeinschaft deuten eher auf Konkurrenz der Pflanzen um Bestäuber hin (MOSQUIN 1971). Pflanzenarten mit einer ähnlichen Blütenbesuchergemeinschaft sollten sich in mindestens einer Eigenschaft unterscheiden, wenn sie miteinander um Bestäuber konkurrieren (GLEESON 1981, WASER 1983). Diese Unterschiede dürften in erster Linie in der Blütenfarbe zu suchen sein. Bei diesen Überlegungen ist die wichtige Rolle der evolutionären „constraints“ zu berücksichtigen, sowohl was Blütenbau, und -farbe als auch was die Blütezeit betrifft. Über das Gewicht dieser aus der Evolutionsgeschichte stammenden Einschränkungen und den Einfluß auf die Konkurrenz um Bestäuber herrscht noch weitgehend Unklarheit (PROCTOR, YEO & LACK 1996).

6.4.3. Aufteilung des Blütenspektrums innerhalb der Hummelgemeinschaft

Die Hummelgemeinschaft zerfiel bezüglich des Blütenbesuchs in einige Teilgruppen mit größerer Ähnlichkeit untereinander, Diese Gruppen waren allerdings gegenüber den anderen Blütenbesuchergruppen relativ geschlossen (Abb. 6.3). Langrüsselige Hummelarten bevorzugten Pflanzenarten mit langen (über 8 mm) Blumenkronröhren (Abb. 6.12) und die Blumentypen 5 und 6 mit bilateraler Symmetrie (Abb. 6.16). Diese Blüten waren signifikant häufiger blau als grün (im Bienenspektrum) gefärbt (Kap. 6.3.4). Arten mit kurzer Proboscis bevorzugten Blüten mit einer mittellangen (4-5,9mm) Corolla und radialer Symmetrie, die signifikant häufiger nicht blau gefärbt waren als die Blüten, die langrüsselige Hummelarten besuchten. Mindestens 75% aller Besuche dieser Arten erhielten Blüten des Typs 7. Nur bei den drei Arten der *pratorum*-Gruppe (*B. monticola*, *B. pratorum*, *B. pyrenaicus*) entfiel ein

beträchtlicher Teil der Blütenbesuche - bei *B. monticola* über ein Drittel - auf die Glöckchenblumen der Ericaceen (vgl. YALDEN 1984). *B. mesomelas* und *B. ruderarius* als Arten mit mittellanger Proboscis schließlich nutzten die Corollalängen von 4 bis 12 mm relativ gleichmäßig. Über 60% der von ihnen besuchten Blüten waren blau gefärbt und bilaterale und radiale Symmetrie waren zu ähnlichen Anteilen vertreten.

Die Blüten der Blumentypen 5 und 7, denen ein Großteil der Blütenbesuche der Arten mit langer bzw. kurzer Proboscis galt, waren diejenigen mit dem höchsten Nektarangebot pro Infloreszenz (Abb. 5.14).

Die Bevorzugung verschiedener Blütenfarben und Blumentypen durch die einzelnen Hummelarten läßt sich auf die Korrelation der Blütenfarben mit der Corollalänge zurückführen (s. Kap. 5.3.3). Inwieweit die nachgewiesenen Farb- und Gestaltpräferenzen (LUNAU 1990, 1991, WEST 1997) der Hummeln sich artspezifisch unterscheiden und so eine Rolle für die beobachtete Blütenwahl der einzelnen Arten spielen können, ist ungeklärt.

Der gefundene signifikante Zusammenhang zwischen der Proboscislänge der Hummelart und der mittleren Corollalänge der besuchten Pflanzenarten steht in Einklang mit vielen Untersuchungen, aber im Widerspruch zu Ergebnissen aus Skandinavien (RANTA & LUNDBERG 1980). Die Differenzen dürften zu einem Großteil darauf zurückzuführen sein, daß in Skandinavien einige generalistische langrüsselige Hummelarten (*B. balteatus*, *B. hyperboreus*) vorkommen, die in den Alpen und in den nichtarktischen Gebieten Nordamerikas fehlen. Schließt man die Spezialisten mit langer Proboscis (*B. gerstaeckeri*, *B. hortorum*, *B. mendax*) aus der Analyse aus, läßt sich der gefundene Zusammenhang zwischen Proboscislänge und der Corollalänge der besuchten Blüten nicht mehr bestätigen. BARROW & PICKARD (1984) fanden eine signifikante Beziehung zwischen Corolla- und Proboscislänge auch intraspezifisch zwischen verschiedenen Größenklassen der ♂♂ einer Art (vgl. PAULUS 1988, SOWIG 1988).

Der mittlere Nektargewinn pro Blütenbesuchszeit stieg mit zunehmender Corollalänge (Abb. 5.3.3), während kein signifikanter Zusammenhang mit dem Blumentyp, der Blütensymmetrie oder der Blütenfarbe gefunden werden konnte. Dies zeigt die wichtige Rolle, die der Corollalänge als entscheidender Blüteneigenschaft zukommt. Allerdings ist in dieser Berechnung des Nektargewinns pro Bearbeitungszeit die Flugzeit nicht inbegriffen, die wesentlich von den Entfernungen der einzelnen Infloreszenzen oder Blüten abhängt. Auch ist die Häufigkeit von Flügen auf köpfchenförmigen Blütenständen mit ihren vielen Einzelblüten stark reduziert. Für einen Vergleich der Netto-Energiebilanz spielt der verschiedene Energieverbrauch bei der Ausbeutung der verschiedenen Blumentypen offensichtlich eine wesentliche Rolle (vgl. Kap. 7).

Die für das reine Pollensammeln wesentlichen Blüteneigenschaften konnten im Rahmen dieser Untersuchung nicht erhoben werden, da reines Pollensammeln ohne Nektarsaugen sehr selten und nur bei wenigen Arten beobachtet wurde (Anhang 6.4 und 6.5).

Da sich die Blumentypen in ihrer mittleren Corollalänge deutlich unterschieden (Kap. 5.3.3) und Hummeln bezüglich der Blütenfarben lernfähig sind (HEINRICH 1979b), dürfte neben dem Ressourcenangebot vor allem die Corollalänge das entscheidende Kriterium dafür sein, ob eine Blüte besucht wird oder nicht (vgl. INOUE 1980). Sie stellt eine anatomische, kaum zu umgehende Barriere für Besucher mit kürzeren Mundwerkzeugen dar. Die Corollalänge stand in signifikantem Zusammenhang mit dem Blumentyp, der Blütensymmetrie und der Blütenfarbe (s. Kap. 5.3.3.2), aber auch mit dem Energiegewinn pro Zeit (s. Kap. 5.3.3.3,

Abb. 5.18). Der nicht nachweisbare Zusammenhang mit dem Pollenangebot kann durch die geringe Datengrundlage bedingt sein.

Präferenzen für einen bestimmten Blumentyp und für verschiedene Blütensymmetrie sind zwar nicht auszuschließen, haben wegen der gefundenen Merkmalskomplexe der Blüteneigenschaften (Kap. 5.3.3) aber kaum zusätzlichen Erklärungswert. Denn selbst bei Bienen, die bilateral symmetrische Blüten überproportional nutzen, ist keine angeborene Präferenz für bilaterale Symmetrie nachgewiesen. Bütennaive Honigbienen (MOLLER & SORCI 1998) und Hummeln (WEST 1997) bevorzugen radiärsymmetrische Blüten.

Der fehlende Zusammenhang von Nahrungsselektivität und Proboscislänge in der Untersuchung einer anderen Hummelgemeinschaft (NEUMAYER 1992) läßt allerdings vermuten, daß zusätzlich zur Belohnung und zur Corolla-Proboscis-Relation auch angeborene Unterschiede der Nahrungsselektivität eine Rolle für das Blütenbesuchsverhalten spielen. Ob diese allein durch die verschiedene Körpergrößenvariation der einzelnen Arten (SOWIG 1989) erklärt werden kann, bleibt offen. Viele Freilanduntersuchungen des Blütenbesuchs von Hummelarten sind leider nicht in dieser Hinsicht auswertbar, da meist nur die Nahrungsnischenbreite nach Colwell & Futuyma (MÜHLENBERG 1976) oder nach Simpson (MÜHLENBERG 1993) errechnet wurde. In diesen Index geht allerdings die Häufigkeit der einzelnen Ressourcenklassen nicht ein, weshalb ein Vergleich zwischen verschiedenen Arbeiten nicht zulässig ist (HASLETT 1989).

6.4.4. Zusammenhang von Nahrungsselektivität und Nahrungsnischenüberlappung mit der Corolla- und Proboscislänge.

Die Nahrungsselektivitätswerte $S(B)$ variierten stärker als im Flachland (NEUMAYER 1992). Eine signifikant positive Korrelation mit der Proboscislänge war nur 1994 nachweisbar. Die Nahrungsselektivitäten $S(B)$ der einzelnen Arten korrelierten zwischen den beiden Untersuchungsjahren nicht signifikant miteinander. Das belegt die hohe Variabilität der Blüten-Besucher-Beziehungen im Hochgebirge. Nahrungsselektivität und mittlere Nahrungsnischenüberlappung korrelierten 1994 signifikant miteinander und mit dem Anteil von Hummeln am Besucherspektrum der genutzten Pflanzenarten. Deshalb ist Selektivität des Blütenbesuchs in der untersuchten Hummelgemeinschaft keine Strategie, um die Überlappung der Nahrungsnische mit anderen Hummelarten und damit mögliche Konkurrenz zu vermeiden. Die drei Arten mit der längsten Proboscis waren bezüglich des Blütenbesuchs sehr selektiv und sind als Spezialisten für die Bedienung komplizierter Blüten (LAVERTY & PLOWRIGHT 1988) anzusehen.

Nahrungsselektivitäten können sich auf verschiedene räumliche und zeitliche Dimensionen beziehen: Regional und längerfristig nutzt ein Blütenbesucher einen bestimmten Anteil des gesamten Blütenangebots. Lokal und kurzfristig (auf einem Sammelflug) können Blütenbesucher einer Art sich ebenfalls selektiver verhalten als andere. Dies kann durch angeborene Unterschiede von Farb- und Formpräferenzen, verschiedene Lerngeschwindigkeiten und foraging rules und auch durch eine unterschiedlich starke Größenvariation verursacht sein. Wie Tab. 6.4 zeigt, differierten die Werte der Nahrungsselektivität $S(B)$ sehr, je nachdem ob sie über die ganze Untersuchungszeit errechnet wurden oder als gewichtetes Mittel der Werte für jede Fläche und jeden Beobachtungstag ($S(B)_{\text{gewMitt}}$). Der erste Wert [$S(B)$] war tendenziell zumindest im Jahr 1994 höher

- bei Arten mit längerer Proboscis,
- bei Arten, die Blüten mit einem hohen Anteil an Hummelbesuch nutzten
- und bei Arten mit höherer durchschnittlicher Nahrungsnischenüberlappung.

Im Jahr 1995 waren diese Korrelationen nicht nachweisbar: Die Nahrungsselektivitäten konnten von den drei Spezialisten wegen mangelnder Individuenzahlen nicht errechnet werden (Tab. 6.4), und die mittlere Abundanz erreichte kaum 60% des Wertes von 1994. Die Unterschiede waren in erster Linie auf den stark verminderten Besuch der Hochstauden zurückzuführen (Tab. 3.2). Aus diesem Grund wurden nur die Werte des Jahres 1994 weiter analysiert.

Beim zweiten Wert der Nahrungsselektivität „ $S(B)_{\text{gewMit}}$ “, dem gewichteten Mittelwert aller Einzelwerte, ergaben sich die oben angeführten Korrelationen von $S(B)$ mit der Proboscislänge, dem Anteil von Hummeln am Besucherspektrum der genutzten Blüten und der mittleren Nahrungsnişhenüberlappung nicht. Beide Werte der Nahrungsselektivität korrelierten auch miteinander nicht signifikant. Die Werte von $S(B)_{\text{gewMit}}$ waren einander ähnlicher als die von $S(B)$. Beim konkreten Sammelflug verhielten sich also Hummelarten mit kurzer und langer Proboscis gleich selektiv. Über größere Zeiträume oder Flächen (Wert „ $S(B)$ “) dagegen waren die langrüsseligen Arten durchschnittlich selektiver. Da $S(B)$ signifikant negativ mit der Anzahl der besuchten Pflanzenarten korreliert, ist die höhere Selektivität der spezialisierten langrüsseligen Hummelarten allein auf die geringere Anzahl der von ihnen besuchten Pflanzenarten zurückzuführen. Beim konkreten Sammelflug in ihren bevorzugten Blütenfeldern unterscheiden sich Spezialisten und Generalisten nicht mehr, weil offensichtlich alle Arten pro Untersuchungsfläche eine oder wenige relativ dominante Pflanzenarten bevorzugen (vgl. HEINRICH 1979a).

7. Wie optimal sammeln Hummeln?

7.1. Einleitung

Zahlreiche Arbeiten haben nachgewiesen, daß Blütenbesucher Nektar und/oder Pollen nach Optimalitätskriterien sammeln. Insbesondere $\delta\delta$ sozialer Bienen sind dafür ein ausgezeichnetes Objekt, da sie im Freiland kaum anderen Tätigkeiten nachgehen als solchen, die mit dem Nahrungssammeln in Zusammenhang stehen (LOERTSCHER, ERHARDT & ZETTEL 1995). Die Theorie des Optimal Foraging (CHARNOV 1976, PYKE, PULLIAM & CHARNOV 1977) geht von der Prämisse aus, daß Blütenbesucher den Gewinn optimieren und durch diese Optimierung die Gesamtfitness erhöhen. Das relevante Belohnungskriterium sollte bei Nektar die Netto-Energiebilanz (Energiegewinn - Energieverbrauch) pro Zeit oder die Energieeffizienz (Netto-Energiebilanz pro eingesetzter Energie) (SEELEY 1995) sein. Ebenso sollten Blütenbesucher den Pollengewinn pro Zeit oder pro eingesetzter Energie optimieren. Zwar fand BERTSCH (1984), daß Hummelmännchen einen physiologischen Streß durch H_2O -Überschuß erlitten und höher konzentrierten Nektar bevorzugten. Doch bei Sammlerinnen, die den Nektar zum Nest transportieren, wo er eingedickt wird, sollte dieses Problem nicht gravierend sein.

Die Theorie des Optimal Foraging wurde in verschiedene Richtungen detaillierter untersucht. So wurden Regeln für die optimale Ausnutzung von Blüten einer Infloreszenz (CORBET et al. 1981, PYKE 1982b), von Blütenfeldern (HEINRICH 1979c, PYKE 1980, LÜTZENKIRCHEN 1983) und für optimale Abflugentscheidungen (HODGES 1985a, 1985b) und Entscheidungen zum Wechsel der besammelten Pflanzenart (WOODWARD & LAVERTY 1992) aufgestellt.

Eingeschränkt wird der Erklärungswert der Optimal foraging-Theorie durch verschiedene „constraints“ (HEINRICH 1983, CHEVERTON, KACELNIK & KREBS 1985): So ist optimales Verhalten im strengen Sinn nur bei unbeschränktem Wissen des Blütenbesuchers möglich. Dagegen wissen Bienen nur sehr wenig über das Ressourcenangebot und dessen Verteilung: Sie schätzen die Zeit mit einem Fehler (vgl. BATESON & KACELNIK 1996), überschätzen die Flugkosten (CIBULA & ZIMMERMAN 1984) und haben kein räumliches Gedächtnis (CHEVERTON, KACELNIK & KREBS 1985). Auch erstreckt sich das Gedächtnis nur über eine (CRESSWELL 1990) oder wenige (REAL, ELLNER & HARDER 1990, REAL 1991) Blüten, von denen sie sich Anflugrichtung, Richtungswechsel und Energiegewinn merken (PYKE 1978). Hummeln unterschätzen subjektiv häufige Ereignisse (REAL 1991) und gehen von einer räumlich autokorrelierten Nektarverteilung aus. Stark variierende Blütenressourcen erschweren die Beurteilung und werden deshalb gemieden (HARDER & REAL 1987). Die Anziehung der Hummeln durch eine sehr attraktive „magnet species“ kann dazu führen, daß andere Arten vernachlässigt werden und das Sammelverhalten nicht mehr optimal ist (LAVERTY 1992). Hummeln orientieren sich bei der Abschätzung des Ressourcenangebots vor dem Anflug an sekundären Merkmalen wie z.B. der Größe des Displays (OHASHI & YAHARA 1998), was ebenfalls zu nichtoptimalem Sammeln führen kann. Von der Kenntnis der evolutionären Beschränkungen hängt die adäquate Auffassung von Optimalität ab: Die Energiemaximierung von Hummeln erstreckt sich nur über kurze Zeit. Das kann sinnvoll sein, wenn die evolutionäre Beschränkung u.a. in einer beschränkten Gedächtnisleistung besteht und/oder wenn die Verteilung der Blütenressourcen stark räumlich autokorreliert ist (REAL 1991, BELISLE & CRESSWELL 1997). Bei Blütenbesuchern, deren Nester über lange Zeit versorgt werden müssen und die einen beträchtlichen Energiebedarf haben, ist die Nutzung nur weniger annähernd optimaler Pflanzenarten angesichts der großen Schwankungen des Nektar-, Pollen- und Besucherangebots gefährlich. So kann es längerfristig sinnvoll sein, mehrere, auch suboptimale Pflanzenarten zu nutzen (LÜTZENKIRCHEN 1983, SEELEY 1995).

Während also viele Untersuchungen sich einem Teilproblem des „Optimal Foraging“ gewidmet haben und viele Annahmen bestätigen konnten, wurde bisher noch nicht überprüft, wie nahe das reale Sammelergebnis von Hummeln am theoretischen Optimum liegt. Mit den Daten der Temperatur, der Anatomie von Blüte, Proboscis und Hummelkörper, der Blütendichte, des Nektar- und potentiellen Pollengewinnes sowie des Energieverbrauchs für jede Hummelart pro Pflanzenart und Zeit läßt sich ein Modell erstellen, das die Nähe zum möglichen Optimum abschätzt. Ausgangspunkt ist die Frage, welche Blüten auf einer bestimmten Fläche und zu einem bestimmten Zeitpunkt für jede Hummelart den größten Energie- und Pollengewinn bzw. die höchste Netto-Energiebilanz pro Zeit liefern. Daraus ergeben sich die Fragestellungen dieses Kapitels:

- Wie hoch ist die Netto-Energiebilanz und der potentielle Pollengewinn bei Ausbeutung bestimmter Pflanzenarten durch die einzelnen Hummelarten? (In Blüten verfügbarer Pollen kann nicht vollständig von Bienen gesammelt werden. Daher ist im Folgenden vom „potentiellen Pollengewinn“ die Rede)
- Wie nahe kommt der Blütenbesuch von Hummeln dem jeweiligen Optimum?
- Lassen sich Strategien zur Belohnungsmaximierung, Kostenminimierung oder Effizienzsteigerung erkennen?
- Unterscheiden sich einzelne Arten hinsichtlich dieser Strategien?

7.2. Material und Methoden

Ein Modell des Energiehaushalts muß die wesentlichen Einnahmen- und Ausgabenposten berücksichtigen. Wenn eine komplexe Hummel- und Pflanzengemeinschaft untersucht werden soll, ist dies beim vorliegenden Datenbestand nicht ohne einige Verallgemeinerungen möglich. Nicht alle Daten, die das Ergebnis einer Untersuchung an einer oder wenigen Arten sind, sind auf komplexere Systeme sinnvoll anwendbar. Die meisten der getroffenen Vereinfachungen sollten keine unververtretbaren Auswirkungen auf das Ergebnis haben. Im Folgenden soll die Datengrundlage des hier errechneten Modells erläutert und jeweils an einem Beispiel dargestellt werden¹ (Fußnoten beziehen sich auf die Anmerkungen am Ende von Kap. 7.2):

7.2.1. Ausgangsparameter

	Beispiel:
1. Die Temperatur wurde für jede Datenerhebung zu den Blütenbesuchsdaten gemessen (s. Kap. 2.2.1) (n = 90).	Annahme: 15°C
2. Die Flächengröße wurde für jede Untersuchungsfläche gemessen (n = 10).	Annahme: Fl = 1000 m ²
3. Das Blütenangebot wurde an jedem Beobachtungstag gezählt (s. Kap. 4.2.1) (n = 45)	Annahme: n _{Bl} = 1000
4. Die Radialzellenlänge wurde für jede häufige Hummelart an einer Serie von ♂♂ und ♂♂ gemessen (s. Anhang 7.3) (n = 203, 17 spp.)	Annahme: Rl = 3 mm
5. Die Proboscislänge wurde für jede Hummelart und -kaste gemessen (s. Kap. 6.2.2) (n = 203, 17 spp, davon 101 ♂♂)	Annahme: Problge = 9 mm
6. Die Corollalänge wurde für jede von Hummeln besuchte Pflanzenart gemessen (s. Anhang 4.1) (n = 155)	Annahme: Corlge = 3 mm
7. Aus der Radialzellenlänge wurde die Flügellänge errechnet. Die Flügellänge (von der Flügelbasis bis zum Ende der Radialzelle) beträgt nach SOWIG (1988) 3,286 * die Radialzellenlänge. Diese Beziehung gilt für alle von SOWIG (1988) untersuchten 12 Arten, weshalb sie hier für alle Arten verwendet wird.	Annahme: Fl = 9,86 mm
8. Das Leergewicht einer Hummel m _h wurde mit Hilfe der Formel m _h = 0,344 * Flügellänge ^{2,798} (SOWIG 1988) errechnet. Auch diese Beziehung gilt für alle von SOWIG (1988) untersuchten 12 Arten, weshalb sie hier für alle Arten verwendet wird.	m _h = 0,207 g = 207 mg
9. Die Gesamtmasse einer Hummel (mit Honigmagenfüllung) (m _g) wurde für diese Untersuchung mit 1,2 * m _h angenommen, da keine Meßdaten der Gesamtmasse und der mittleren Honigmagenfüllung von Hummeln zur Verfügung standen.	m _g = 1,2 * 207 mg = 248,4 mg = 0,248 g

7.2.2 Energieverbrauch²

7.2.2.1 Blütenbesuchszeiten

	Beispiel:
10. Die Blütenbesuchszeiten (= Handlingzeit + Saugzeit) wurden aus den Mittelwerten aller Beobachtungen, ungeachtet der aufgenommenen Art, errechnet (zur Methodik s. Kap. 5.2.4) (n = 9933 Blütenbesuche von 266 Hummeln an 45 Pflanzenarten).	Annahme: $t_{\text{Bltbes}} = 2 \text{ s}$
11. Korrektur der Blütenbesuchszeiten (10) für langrüsselige Hummelarten mit folgender Formel: „ $y = x * (0,3204x + 0,5369)$ “ ³ .	$T_{\text{bltbes-korr}} = (T_{\text{bltbes}} * [0,3204 * T_{\text{bltbes}} + 0,5369]) = 2,36 \text{ s}$

7.2.2.2 Flugzeiten

	Beispiel:
12. Aus den Zeitaufnahmen des Blütenbesuchs wurde für jede Pflanzenart die korrigierte Blütenbesuchszeit (= Handlingzeit + Saugzeit) (s. 11) ermittelt.	$t_{\text{Bltbes-korr}} = 2,36 \text{ s}$
13. Aus den Zeitaufnahmen des Blütenbesuchs wurde für jede Pflanzenart der mittlere Zeitabstand zwischen zwei Flügen errechnet.	Annahme: $t_{\text{kr}} = 12 \text{ s}$
14. Aus den Daten der Blütenbesuchszeit (korrigierte Blütenbesuchszeit) (11) und dem mittleren Zeitabstand zwischen zwei Flügen wurde die mittlere Anzahl an besuchten Blüten zwischen zwei Flügen errechnet.	$n_{\text{Blt-kr}} = 12 \text{ s} / 2,36 \text{ s} = 5,08$
15. Aus den Daten der Blütenbesuchszeit wurde der Anteil von „Langflügen“ (> 2 s Dauer) und „Kurzflügen“ (< 2 s Dauer) errechnet.	Annahme: $n_{\text{Langfl}} : n_{\text{Kurzfl}} = 0,33 : 0,67$
16. Aus dem Verhältnis von „Lang-“ und „Kurzflügen“ (15) wurde die mittlere Anzahl der besuchten Blüten bzw. Infloreszenzen pro Blütenfeld errechnet ⁴ .	$n_{\text{besuchGr}} = (n_{\text{Kurzfl}} / n_{\text{Langfl}}) + 1 = 3$
17. Für „Kurzflüge“, die den Großteil aller Flüge ausmachten (vgl. WASER 1982) (15) wurde eine mittlere Entfernung von 10 cm und eine Dauer von 1,22 Sekunden (nach Daten aus SOWIG 1988) angenommen (vgl. Abb. 7.1).	Annahme: $s_{\text{Kurzfl}} = 0,1 \text{ m}$; $t_{\text{Kurzfl}} = 1,22 \text{ s}$

<p>18. Die Strecken der „Langflüge“ wurden folgendermaßen errechnet: Für die Blütenfelder (16) wurde eine regelmäßige Verteilung auf den Untersuchungsflächen angenommen. Die durchschnittliche Entfernung der Blütenfelder wurde errechnet als</p> $e = \sqrt{\frac{\text{Flächengröße}}{n_{\text{Bl}}/x}}$ <p>e: Mittlere Entfernung der Blütenfelder n_{Bl}: Gesamtanzahl der Blüten bzw. Infloreszenzen einer Fläche x: Anzahl der Blüten/Infloreszenzen, die durchschnittlich in einem Blütenfeld anzutreffen sind.</p> <p>Die Strecke jedes „Langfluges“ wurde der Einfachheit halber von der Mitte des einen Blütenfeldes zur Mitte des nächsten angenommen.</p>	$s_{\text{Langfl}} = \sqrt{1000/(1000/3)} = 1,73 \text{ m}$
<p>19. Die mittlere Entfernung der Blütenfelder wurde mittels folgender Fluggeschwindigkeitskurve aus der durchschnittlichen Entfernung der Blütenfelder (18) errechnet⁵:</p> $t = 4 * \left(\frac{\sqrt{s}}{\sqrt{s+1}} \right) + \left(\frac{s}{6} \right)$	$t_{\text{Langfl}} = 3,47 \text{ s}$
<p>20. Aus der Flugzeit für „Kurzflüge“ (1,22 s)(17) und Langflüge (19) und dem Verhältnis „Kurzflug“/„Langflug“ wurde die mittlere Flugzeit errechnet.</p>	$t_{\text{Fl}} = (0,33 * 3,47) \text{ s} + (0,67 * 1,22 \text{ s}) = 1,97 \text{ s}$
<p>21. Aus der Anzahl der besuchten Blüten zwischen zwei Flügen (14) und der mittleren Flugzeit (20) wurde die mittlere Gesamtflugzeit pro Blütenbesuch errechnet.</p>	$t_{\text{Fl/Bl}} = t_{\text{Fl}}/n_{\text{Bl-kr}}$ $= (1,97/5,08) \text{ s} = 0,39 \text{ s}$
<p>22. Aus der korrigierten Blütenbesuchszeit (12) und der Gesamtflugzeit pro Blütenbesuch wurde der Anteil der Flugzeit p und der Blütenbesuchszeit (1 - p) am gesamten Zeitaufwand für einen Blütenbesuch errechnet.</p>	$p = 1 - (t_{\text{Blbes-korr}}/[t_{\text{Blbes-korr}} + t_{\text{Fl/Bl}}])$ $= 1 - (2,36/[2,36+0,39]) = 0,14$ $(1 - p) = 0,86$
<p>23. Aus der mittleren Gesamtflugzeit pro Blütenbesuch (21), der Gesamtmasse der Hummeln (9) und dem Anteil der Flugzeit am Zeitaufwand für den Blütenbesuch (22) wurde mit Hilfe der Formel $C_n = 1593,5 * m_g * p$ (s. SOWIG 1988) der Flugenergieverbrauch pro Stunde errechnet.</p>	$C_{\text{fl}} = (1593,5 * 0,248 \text{ g} * 0,14) \text{ J/h} = 55,33 \text{ J/h}$

<p>24. Aus dem Leergewicht einer Hummel m_h (8) und dem Anteil der Bearbeitungszeit/Blüte am Gesamtzeitaufwand $1 - p$ (22) wurde mit der Formel $C_{\text{sitz}} = c * m_h * (1 - p)$ (Sowig 1988) der Ruheenergieverbrauch pro Stunde errechnet.</p> <p>c : relativer Energieverbrauch des Thorax einer Hummel = 122,4 J</p> <p>(zur Herleitung s. SOWIG (1988), wobei die Kalorienwerte in Joule umgerechnet wurden).</p>	$C_{\text{sitz}} = (122,4 * 0,207 * 0,86) \text{ J/h} = 21,79 \text{ J/h}$
<p>25. Der passive Energieverlust errechnet sich nach folgender Formel (SOWIG 1988):</p> $C_p = k' (T_{\text{Th}} - T_a)$ <p>$k' = 22,3 (m_h / 2,95)^{0,45}$ (zu m_h s.(8))</p> <p>T_{Th}: Thoraxtemperatur (als 37°C angenommen)</p> <p>T_a: Außentemperatur (1)</p>	$C_p = 22,3 * ([0,248/2,95]^{0,45} * [37 - 15]) \text{ J/h} = 160,99 \text{ J/h}$
<p>26. Die Aufheizung des Thorax während des Fliegens errechnet sich nach SOWIG (1988) durch die Formel $C_{\text{hflieg}} = 811,6 * m_g * p$ aus dem Anteil der Flugzeit p am gesamten Zeitaufwand für einen Blütenbesuch (22) und der Gesamtmasse einer Hummel (9).</p>	$C_{\text{hflieg}} = (811,6 * 0,248 * 0,14) \text{ J/h} = 28,18 \text{ J/h}$
<p>27. Die Aufheizung während des Sitzens errechnet sich nach SOWIG (1988) aus dem relativen Energieverbrauch des Hummelthorax c (s. 26) und dem Leergewicht einer Hummel m_h (8) durch die Formel:</p> $C_{\text{hsitz}} = 0,67 * c * m_h$	$C_{\text{hsitz}} = (0,67 * 122,4 * 0,207) \text{ J/h} = 16,98 \text{ J/h}$
<p>28. Der Energieverlust über den aufgeheizten Thorax setzt sich nach der Formel $C_{\text{th}} = \max (C_p - C_{\text{hflieg}} - C_{\text{hsitz}}, 0)$ aus folgenden Komponenten zusammen:</p> <p>C_p: passiver Energieverlust (s. 25)</p> <p>C_{hflieg}: Aufheizung des Thorax während des Fliegens (s. 26)</p> <p>C_{hsitz}: Aufheizung des Thorax während des Sitzens (s. 27)</p>	$C_{\text{th}} = \max (160,99 \text{ J/h} - 28,18 \text{ J/h} - 16,98 \text{ J/h}, 0 \text{ J/h}) = 115,83 \text{ J/h}$

7.2.3 Einnahmen

7.2.3.1 Nektar:

Von 44 Pflanzenarten, auf die 98,78% aller Hummelbesuche, bei denen Nektar gesammelt wurde, entfielen, wurde zumindest ein vollständiger Nektartagesgang á 5 * 10 Blüten gemessen (s. Anhang 5. 1; zur Methodik s. Kap. 5.2.1). Insgesamt lagen Daten von 6715 Blüten vor.

	Beispiel:
<p>29. Die Nektarmenge pro Blüte wurde mit Mikrokapillaren gemessen und mit folgender Formel korrigiert (s. Abb. 5.1), da der Anteil des extrahierbaren Nektar bei kleinerem Nektarangebot geringer wird:</p> $p = 1 - \left(\frac{\left(\frac{1}{3}\right)}{(x + 0,09\beta)} \right)^2 \quad y = \frac{x}{p}$ <p>x = gemessene Nektarmenge (µl) p = Anteil der extrahierten Nektarmenge y = vorhandene Nektarmenge (µl)</p>	<p>Annahme: x = 0,2µl y = 0,25µl</p>
<p>30. Die Nektarkonzentration wurde mittels Refraktometer bestimmt. Die Werte wurden anschließend mittels Umrechnungstabelle von mg Zucker/mg Nektar in mg Zucker/µl Nektar umgerechnet.</p>	<p>Annahme: $k_{(mg/mg)} = 40\%$ $k_{(mg/\mu l)} = 47\%$</p>
<p>31. Aus der Nektarkonzentration (mg Rohrzuckeräquivalent/µl Nektar) (30) und der Nektarmenge pro Blüte (29) wurde das Rohrzuckeräquivalent pro Blüte errechnet und aus diesem der Energiegewinn pro Blüte (Energiegehalt von 1 mg Rohrzucker = 16,2 J).</p>	<p>$y * k_{(mg/\mu l)} = (0,25 * 0,47) = 0,1175$ mg Rohrzuckeräquivalent/Blüte $= 1,88 \text{ J/Bl}$</p>
<p>32. Aus der korrigierten Blütenbesuchszeit (12) und der Gesamtflugzeit/Blüte (21) wurde der Zeitaufwand/Blütenbesuch und daraus die Anzahl der pro Stunde besuchten Blüten errechnet.</p>	<p>$t_{\text{Blbes}} = (2,36s + 0,39) s = 2,75 s$ Blüten/t = 3600/2,75 $= 1309 \text{ Bl/h}$</p>
<p>33. Aus dem Energiegewinn pro Blüte (31) und der Anzahl der besuchten Blüten pro Stunde (32) errechnet sich der Energiegewinn pro Stunde.</p>	<p>$E_{\text{gew}}/t = (1309 * 1,88) \text{ J/h}$ $= 2460,92 \text{ J/h}$</p>
<p>34. Aus dem Energiegewinn pro Stunde (33) und dem Energieverbrauch (28) pro Stunde errechnet sich die Energiebilanz pro Stunde.</p>	<p>$E_{\text{bil}}/t = (2460,92 -$ 115,83) J/h $= 2345,09 \text{ J/h}$</p>

7.2.3.2 Pollen

Von 31 Pflanzenarten, auf die 78,11% aller Hummelbesuche, bei denen Pollen gesammelt wurde, entfielen, wurde zumindest ein vollständiger Pollentagesgang á 5 * 10 Blüten gemessen (s. Anhang 5. 2; zur Methodik s. Kap. 5.2.2). Insgesamt lagen Daten von 2846 Blüten vor.

	Beispiel:
35. Der verfügbare Pollen wurde aus den Blüten extrahiert und später ausgezählt.	Annahme: $n = 10000$ Pollenkörner/Blüte
36. Von jeder relevanten Pflanzenart wurden die Pollenkörner vermessen und das Volumen errechnet (s. Anhang 5.6; $n = 403$ von 41 Arten).	Annahme: $V_{pk} = 10.000 \mu\text{m}^3$
37. Aus dem Volumen (36) und der Anzahl der Pollenkörner pro Blüte (35) wurde das Volumen des verfügbaren Pollens pro Blüte errechnet (s. Tab. 5.5).	$V_{Pol} = 1.000.000 \mu\text{m}^3$
38. Aus dem Volumen des verfügbaren Pollens pro Blüte (37) und der Anzahl der besuchten Blüten pro Stunde (32) errechnet sich das Volumen des potentiellen Pollengewinns pro Stunde.	$Pol_{Gew} = 1.000.000 \mu\text{m}^3 * 1309$ $= 1.309.000.000 \mu\text{m}^3$ $= 1,31 \text{ mm}^3$

7.2.4. Optimalitätstest

	Beispiel
39. Für jede Hummelart und -kaste wurde aus den Daten der Corolla- und Proboscismorphologie (Corolladurchmesser an keiner Stelle < Proboscis- und Kopfdurchmesser; zur Methode s. Kap. 6.2.2) die Liste der regulär nutzbaren Pflanzenarten erhoben.	Annahme: 25 Pflanzenarten regulär nutzbar
40 -a. Für jeden Blütenbesuch einer Hummel (außer reinem Pollensammeln oder/und Nektarraub) wurden von allen auf der Untersuchungsfläche zum Beobachtungszeitpunkt blühenden und regulär nutzbaren (39) Blütenpflanzenarten errechnet: Energiegewinn pro Blüte (31) und Zeit (33); Netto-Energiebilanz pro Zeit (34); potentieller Pollengewinn pro Blüte (37) und Zeit (38).	Annahme: 3 blühende und regulär nutzbare Pflanzenarten: $E_{Gew}/Bl(1) = 1,88 \text{ J/Bl}$; $E_{Gew}/Bl(2) = 3 \text{ J/Bl}$; $E_{Gew}/Bl(3) = 1 \text{ J/Bl}$; $E_{Bil}/t(1) = 2345,09 \text{ J/h}$ $E_{Bil}/t(2) = 2500 \text{ J/h}$ $E_{Bil}/t(3) = 1000 \text{ J/h}$ (usw.)
-b. Für Blütenbesuche, bei denen nur Pollen gesammelt und/ oder Nektardiebstahl durchgeführt wurde, wurden die gleichen Werte wie in (40a) errechnet, aber ohne Berücksichtigung der regulären Nutzbarkeit der Blüte (39).	

<p>41. Für jeden Beobachtungszeitpunkt und -ort wurde von allen auf der Untersuchungsfläche zum Beobachtungszeitpunkt blühenden Blütenpflanzenarten das Blütenangebot erhoben sowie deren Anteil a am Gesamtblütenangebot errechnet</p>	<p>Annahme: $a_1 = 30\%$ $a_2 = 10\%$ $a_3 = 60\%$</p>
<p>42. Aus allen jeweils auf einer Untersuchungsfläche zum Zeitpunkt eines Hummelbesuchs blühenden Pflanzenarten wurden errechnet: Maximaler Energiegewinn pro Blüte (31) und Zeit (33); Maximale Netto-Energiebilanz pro Zeit (34); Maximaler potentieller Pollengewinn pro Blüte (37) und Zeit (38).</p>	<p>$\text{Max}(E_{\text{gew}}/\text{Bl.}) = 3 \text{ J/h}$ $\text{Max}(E_{\text{bil}}/t) = 2500 \text{ J/h}$ (usw.)</p>
<p>43. Für jeden Blütenbesuch wurde der prozentuelle Anteil am Maximum (31, 33, 34, 37, 38; 42) (pro Untersuchungsfläche und Zeitpunkt) folgender Werte errechnet: Energiegewinn pro Blüte und Zeit; Netto-Energiebilanz pro Zeit; Pollengewinn pro Blüte und Zeit.</p>	<p>$(E_{\text{gew}}/\text{Bl.})/(\text{Max}[E_{\text{gew}}/\text{Bl.}]) = 1,88/3 = 62,67\%$ $(E_{\text{bil}}/t)/(\text{Max}[E_{\text{bil}}/t]) = 2345,09/2500 = 93,80\%$ (usw.)</p>
<p>44. Für ein Wahrscheinlichkeitsmodell (WM) wurde angenommen, daß alle Pflanzenarten nach ihrer Häufigkeit (a) (41) genutzt werden. Für dieses Modell wurden ebenfalls (pro Untersuchungsfläche und Zeitpunkt) folgende Werte errechnet: Energiegewinn pro Blüte (31) und Zeit (33); Netto-Energiebilanz pro Zeit (34); potentieller Pollengewinn pro Blüte (37) und Zeit (38):</p> <p>z.B.: WM: $E_{\text{bil}}/t = (a_1 * E_{\text{bil}}/t(1)) + (a_2 * E_{\text{bil}}/t(2)) + (a_n * E_{\text{bil}}/t(n)).$</p>	<p>$\text{WM}(E_{\text{Gew}}/\text{Bl.}) = (1,88 * 0,3) + (3 * 0,1) + (1 * 0,6) \text{ J/h} = 1,46 \text{ J/Bl.}$ $\text{WM}(E_{\text{bil}}/t) = (0,3 * 2345,09) + (0,1 * 2500) + (0,6 * 1000) \text{ J/h} = 1553,53 \text{ J/h}$ (usw.)</p>
<p>45. Für jeden Blütenbesuch wurde (pro Untersuchungsfläche und Zeitpunkt) für folgende Werte die Differenz zum Wahrscheinlichkeitsmodell (31, 33, 34, 37, 38; 44) errechnet: Energiegewinn pro Blüte und Zeit; Netto-Energiebilanz pro Zeit; Pollengewinn pro Blüte und Zeit.</p>	<p>$(E_{\text{Gew}}/\text{Bl.}) : (\text{WM}[E_{\text{Gew}}/\text{Bl.}]) = 1,88 : 1,46; D = + 28,77\%$ $(E_{\text{bil}}/t) : (\text{WM}[E_{\text{bil}}/t]) = 2345,09 : 1553,53 \text{ J/h};$ $D = + 50,95\%$ (usw.)</p>
<p>46. Für die einzelnen Hummelarten wurden die Differenzen zum Maximalwert (43) und zum Wahrscheinlichkeitsmodell (45) ausgewertet und auf Unterschiede zwischen den Arten geprüft.</p> <p>- Je nachdem, ob die beobachtete Hummel Nektar, Pollen oder beides zusammen sammelte, wurden nur die Nektardaten, nur die Pollendaten oder beide zusammen ausgewertet.</p> <p>Bei Nektarraub oder reinem Pollensammeln wurde nach (40b) vorgegangen.</p>	

Anmerkungen (Die Nummern entsprechen den Fußnoten im Kapitel 7.2):

¹ Folgende in der Literatur nachgewiesene Zusammenhänge konnten in diesem Modell nicht berücksichtigt werden, weil keine entsprechend umfangreichen Daten zur Verfügung standen:

- Zwischenartliche Unterschiede der Sammelgeschwindigkeiten (vgl. VINTROVA 1981, BERG et al. 1984) und der Bearbeitungszeiten komplizierter Blüten (LAVERTY & PLOWRIGHT 1988);
- Zusammenhang von Proboscislänge, Corollalänge, Körpergröße und Nektarkonzentration mit der Blütenbesuchszeit (HARDER 1986). Zum Großteil beziehen sich die angeführten Zusammenhänge nur auf die Saugzeit, die gegenüber der Flug- und Blütenbearbeitungszeit weniger ins Gewicht fällt (LÜTZENKIRCHEN 1983).
- Zusammenhang der Blütenbesuchszeit mit der Umgebungstemperatur. Diese Einflüsse werden besonders unter 10°C relevant (LÜTZENKIRCHEN 1983). Allerdings fand nur ein Bruchteil aller Blütenbesuche unter diesem Grenzwert statt (Abb. 3.6). Da neben der Lufttemperatur auch die Strahlungswärme für Hummeln eine wichtige Rolle spielt, ist die Bewertung dieses Faktors für Freilandarbeiten kaum möglich.

Stattdessen waren mit Hilfe der gemittelten Blütenbesuchszeiten der Brutto-Energiegewinn und der potentielle Pollengewinn pro Zeit nur als Mittelwerte für alle beobachteten Arten zu errechnen. Lediglich die mit steigender Differenz von Proboscis- und Corollalänge feststellbare Verlängerung der Blütenbesuchszeit konnte nachgewiesen werden und wurde berücksichtigt (11, vgl. Anmerkung 2). Da von ♂♂ keine eigenen Messungen der Blütenbesuchszeiten vorlagen, wurden für sie die Werte der ♀♀ verwendet. Diese können nur für die kurzen Zeiten des aktiven Blütenbesuchs als Annäherung dienen, denn zwischendurch gehen ♂♂ oft lange Zeit anderen Tätigkeiten nach (HEINRICH 1975b).

Bei Honigbienen ist die Sammelgeschwindigkeit auch von Menge und Qualität der Belohnung abhängig (SEELEY 1995, GIURFA 1996). Auch dieser - bisher bei Hummeln noch nicht nachgewiesene - Zusammenhang konnte nicht berücksichtigt werden.

Der Energieverbrauch sammelnder Hummeln wird nach SOWIG (1988) berechnet, der die Daten von HEINRICH (1975), PYKE (1980) und BERTSCH (1984) verwendet und z.T. korrigiert. Wie bei SOWIG (1988) wird der mittlere Energieverbrauch und nicht der Höchstwert verwendet.

² Hummeln setzen beim Nahrungssammeln folgende energieverbrauchende Aktivitäten:

- Flug zwischen Nest und Sammelareal;
- Flug zwischen Blütenfeldern;
- Bewegung (Flug, Landung, Abflug oder laufend) innerhalb eines Blütenfeldes von Blüte (Infloreszenz) zu Blüte (Infloreszenz);
- Blütenbearbeitung;
- Nektar und/oder Pollenaufnahme.

Der Flug zwischen Nest und Sammelareal wird wegen fehlender Daten im dargestellten Modell nicht berücksichtigt. Bei zufälliger Nestverteilung der einzelnen Arten heben sich etwaige Differenzen der Ausgaben dafür zwischen den einzelnen Arten auf.

³ Hummelarten mit langen Mundwerkzeugen können an kurzröhriigen Blüten weniger schnell sammeln als Arten, deren Proboscislänge die Corollalänge nur wenig übertrifft (PLOWRIGHT & PLOWRIGHT 1997, vgl. TEMELES 1996).

Die vorhandenen Daten der Blütenbesuchszeiten (= Handlingzeit + Saugzeit) von Blüten (Kap. 5.2.4) wurden dahingehend ausgewertet (Abb. 7.1).

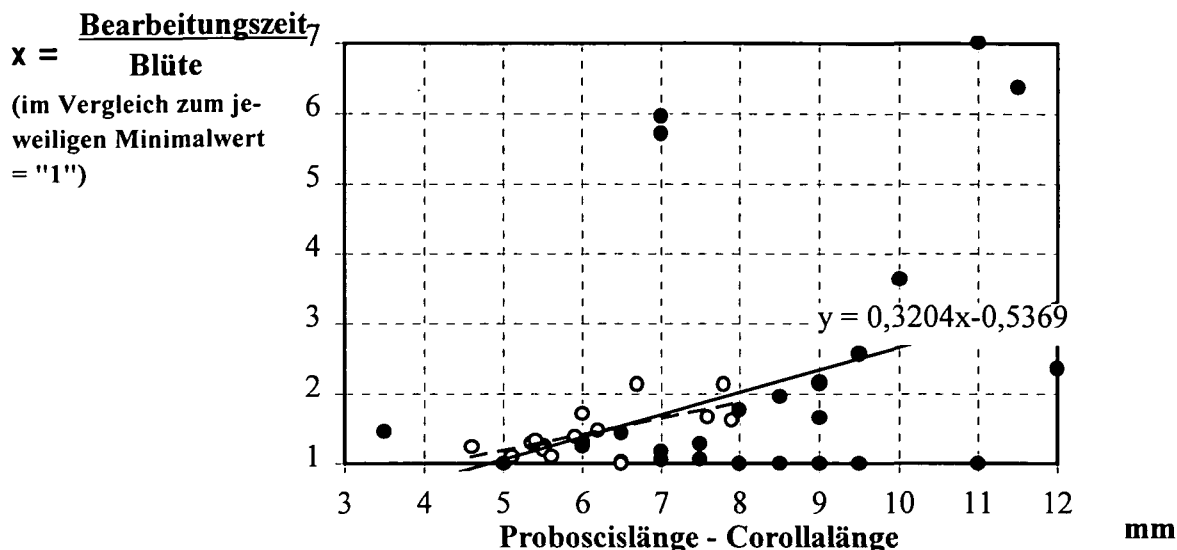


Abb. 7.1: Änderung der durchschnittlichen Blütenbesuchszeit (= Handlingzeit + Saugzeit) mit steigender Proboscislänge. x = Faktor, um den die Blütenbesuchszeit von Hummelarbeiterinnen mit einer Proboscislänge über 10 mm gegenüber der jeweils minimalen Blütenbesuchszeit an derselben Pflanzenart erhöht ist. Berücksichtigt wurden alle Pflanzenarten mit einer Corollalänge unter 6,5 mm, auf denen mindestens ein Blütenbesuch einer Hummelart mit kurzer ($l < 10$ mm) und einer mit mittellanger oder langer ($l > 10$ mm) Proboscis aufgenommen werden konnte. Die Corollalänge wurde ab dem Punkt gemessen, an dem die Röhre einen Durchmesser von 2 mm erreichte. Die Messung der Proboscislänge erfolgte deshalb für diese Analyse ebenfalls ab dem Punkt, an dem der Kopf 2 mm Durchmesser erreichte. Es wurden nur Blütenbesuche ausgewertet, die ausschließlich der regulären Nektaraufnahme dienten. Die schwarzen Kreise und die durchgezogene Regressionsgerade stellen die gemessenen Werte dar ($n = 32$). Die offenen Kreise und die strichlierte Regressionsgerade beziehen sich auf die bearbeiteten Vergleichsdaten bei PLOWRIGHT & PLOWRIGHT (1997) ($n = 13$).

Fig. 7.1: Variation of mean flower visiting time (= handling time + sucking time) with increasing proboscis length. x = factor, by which the flower visiting time of bumblebee species with a proboscis length over 10 mm is increased against the minimal visiting time on the same plant species. Only plant species were taken into consideration, which have a corolla length smaller than 6,5 mm and on which at least one feeding visit of a bumblebee species with a short ($l < 10$ mm) proboscis and one of a species with a medium sized or large ($l > 10$ mm) proboscis was observed. Corolla length was measured from the basal point, where the diameter widened to 2 mm. Thus for this analysis the length of the extended proboscis was also measured from the point, where the head diameter reached 2 mm. Only primarily nectar foraging flower visits were included. Black circles and the solid regression line show the measured values ($n = 32$). Open circles and the broken line refer to adapted comparative data of PLOWRIGHT & PLOWRIGHT (1997) ($n = 13$).

Dafür wurden nur Pflanzenarten berücksichtigt, von denen mindestens eine Serie von Blütenbesuchen jeweils einer kurzrüsseligen und einer langrüsseligen Hummelart aufgenommen werden konnte. Aus den Daten wurden die Anzahl der Blüten pro Zeiteinheit und daraus der durchschnittliche Besuchszeit pro Blüte errechnet. Für Blüten mit einer Corollalänge unter 6,5 mm korrelierte der Zeitaufwand signifikant mit der Differenz „Proboscislänge - Corollalänge“ ($r = 0,3629$, $n = 32$, $p > 95\%$) (Abb. 7.1: schwarze Punkte). Die Regressionsgerade „ $y = x * (0,3204x + 0,5369)$ “ erreicht ein Signifikanzniveau von 96,2%. Mittels dieser Regressionsgeraden wurden die Daten über den Zeitaufwand pro Blütenbesuch korrigiert, wenn:

- die Proboscis der Hummeln mindestens 5 mm länger als die Corolla der besuchten Blüten war,
- die Corollalänge unter 6,5 mm betrug
- und die Hummel Nektar sammelte.

Bei Blüten mit einer längeren Corolla ergab sich kein signifikanter Zusammenhang. Für Vergleichszwecke wurden die Daten von PLOWRIGHT & PLOWRIGHT (1997) verwendet. Unter den von ihnen untersuchten Hummelarten befanden sich solche mit kurzer und mittellanger Proboscis. Die besuchte Pflanzenart war *Trifolium repens*. Zu den angegebenen Rüssellängen wurde jeweils 1 mm dazugezählt, um zu berücksichtigen, daß selbst in engen Kleeblüten auch der Kopf ein Stückchen in die Corolla eintauchen kann (vgl. Kap. 6.2.1). Mit den solcherart aufbereiteten Daten ergaben sich sehr ähnliche Werte wie für die eigenen Daten (Abb. 7.1: weiße Kreise). Insbesondere war die Steigung der Regressionsgeraden (strichlierte Linie) sehr ähnlich.

⁴ Blüten sind oft geklumpt verteilt. Flüge blütenbesuchender Hummeln führen über längere Strecken, wenn die Hummeln von einem Blütenfeld zum nächsten fliegen. Sie können aber auch nur von einer Blüte oder Infloreszenz zur nächsten innerhalb eines Blütenfeldes führen. Deshalb wurden die Flüge differenziert in „Kurzflüge“ innerhalb von Blütenfeldern und „Langflüge“ zwischen diesen. Die gesamte Flugstrecke und die Flugzeit ändern sich mit der Verteilung der Blüten auf einer Fläche beträchtlich (Abb. 7.2). Die Veränderung der Flugstrecke mit der Höhe (HEINRICH 1979c) oder Variation (OTT, REAL & SILVERFINE 1985) der Belohnung konnte hier nicht berücksichtigt werden. Stattdessen wurden die Mittelwerte aller Beobachtungen verwendet.

Da die Klumpung des Blütenangebotes nicht direkt gemessen wurde, wurde dafür ein indirektes Maß verwendet. Zu einem guten Teil ist sie durch die Wuchsform der betreffenden Pflanzenart vorgegeben. Deshalb wurde das aus den Aufnahmen der Beobachtungszeit für jede Pflanzenart ermittelte mittlere Verhältnis von „Langflügen“ zu „Kurzflügen“ (15) auf das Blütenangebot der betreffenden Art übertragen. Waren z.B. zwei Drittel aller Flüge von Hummeln bei der Nutzung einer Pflanzenart „Kurzflüge“, so wurde angenommen, daß im Mittel jeweils 3 Blüten oder Infloreszenzen ein Blütenfeld bilden (vgl. Abb. 7.2 (B)). Wichtig ist, für jede Pflanzenart die Einheit (Synfloreszenz, Infloreszenz, Einzelblüte) zur Berechnung heranzuziehen, die tatsächlich im Regelfall per Flug angesteuert wird.

In Ausnahmefällen flogen Tiere manchmal innerhalb eines Blütenstands, auf dem sie sich sonst zu Fuß fortbewegten (z.B. benachbarte Körbchen von *Cirsium spinosissimum*) oder sie erreichten Blüten zu Fuß, die im Regelfall nur fliegend erreicht wurden (z.B. zwei zufällig nahe beisammenstehende Einzelblüten von *Campanula scheuchzeri*). Diese Ausnahmefälle konnten nicht berücksichtigt werden. Bei einigen wenigen Arten (z.B. *Aconitum napellus*

agg.) flogen die Hummeln regulär auch zwischen Blüten innerhalb einer Infloreszenz. In diesem Fall wurden Blüten innerhalb einer Infloreszenz behandelt wie Einzelblüten.

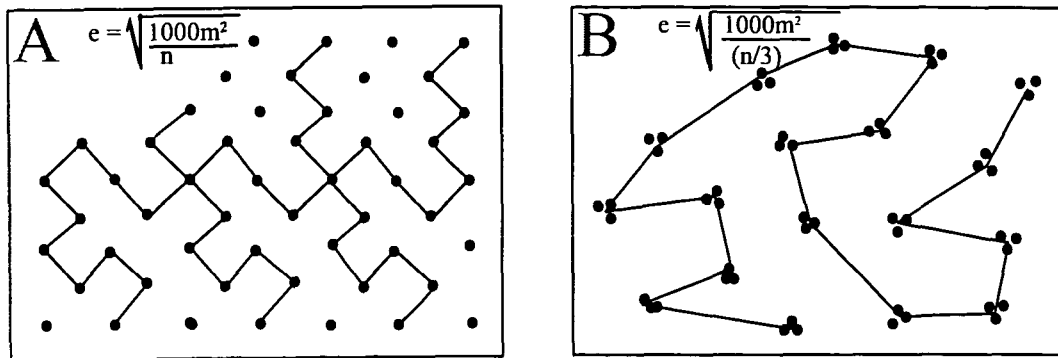


Abb. 7.2: „Langflug“-Strecken in Blütenfeldern mit verschiedener Agglomeration der Blüten. Als Flächengröße wurde für diese Abbildung jeweils 1000m² genommen.

Fig. 7.2: "Long flight"-distances in flower patches with different agglomerations of flowers. Area was assumed as 1000 m² for this figure.

⁵ SEELEY (1995) gibt die Fluggeschwindigkeit von Honigbienen mit 25 kmh⁻¹ (= 6,94 ms⁻¹) an, HOCKING (1953) mit 2,58 ms⁻¹. Die effektive Geschwindigkeit bei den kurzen Flügen zwischen den Blütenbesuchen liegt sicher deutlich unter dem Wert von SEELEY. Andererseits erscheint die Annahme einer effektiven Fluggeschwindigkeit von 0,1 ms⁻¹ durch KUNIN & IWASA (1996) zumindest für weitere Flüge als wesentlich zu niedrig. Um der langsameren Fluggeschwindigkeit im Nahbereich - bedingt durch Ab- und Anflug - Rechnung zu tragen, wurde die in Abb. 7.3 dargestellte Beschleunigungskurve verwendet. Vorgaben für diese Kurve waren:

- Eine Flugzeit von 2,2 Sekunden für 0,4 Meter (Daten aus Versuchen von SOWIG (1988));
- Eine stetige Annäherung an die in Anlehnung an SEELEY (1995) angenommene Standardfluggeschwindigkeit von 6 ms⁻¹ ausgehend von 0 ms⁻¹ zu Beginn.

Laut HARDER (1985, 1988) ist die Fluggeschwindigkeit eine Funktion der Strecke und der Flügellänge. Größere Hummeln sollten langsamer fliegen als kleinere. Er führt allerdings selbst an, daß sich diese Situation über längere Strecken umkehren könnte. Die Größenvariation innerhalb einer Kaste ist zu gering, um nennenswerten Einfluß auf die Fluggeschwindigkeit zu haben.

Die Kurve nach HARDER ist in Abb. 7.3 für eine Flügellängen von 9 mm (= Mittel aller gemessenen Werte) und eine Körpermasse von 160 mg eingetragen. Für das vorliegende Modell werden jedoch die Werte von SOWIG (1988) verwendet, da die Flugzeit von 2,2 s für 0,4 m sehr gut belegt ist. Die HARDER'sche Formel gibt für diese Strecke nur 1,24 s an. Die verwendete Flugzeitkurve und damit der Energieverbrauch ist also eher eine über- als unterschätzende Annäherung.

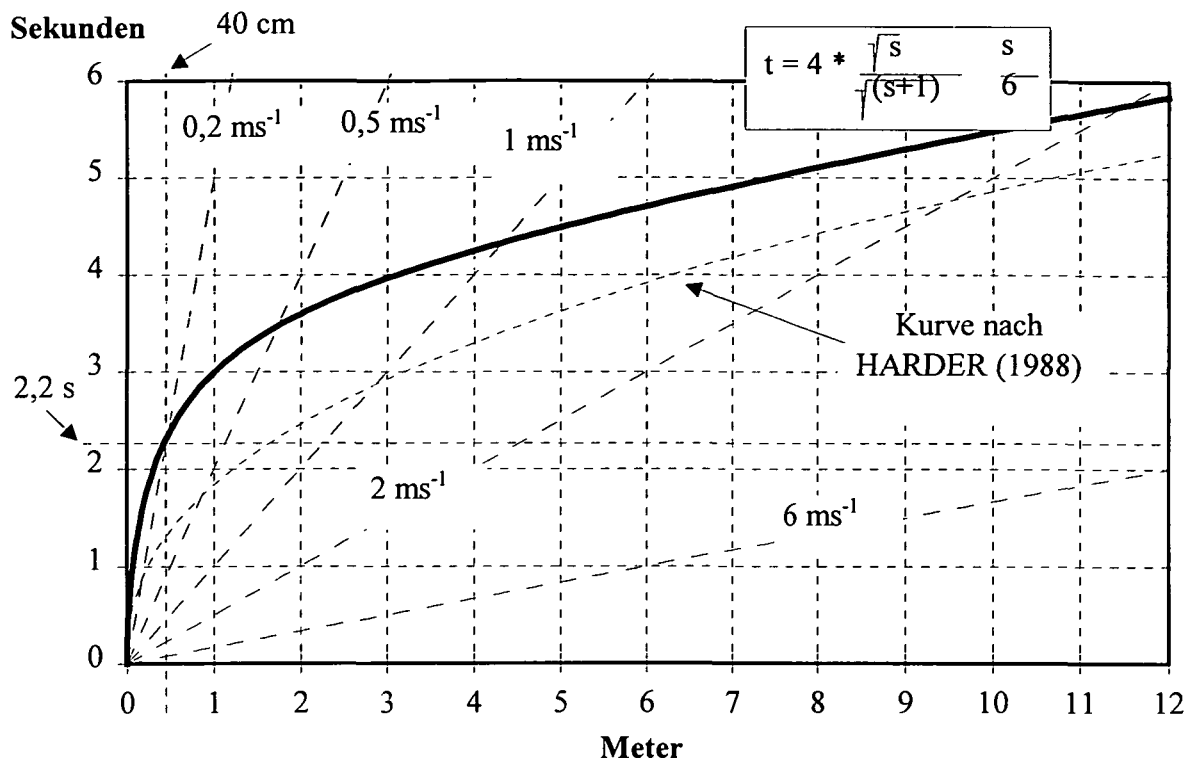


Abb. 7.3: Zeit-Entfernung-Beziehung der für die Modellerstellung verwendeten Fluggeschwindigkeitskurve (dicke Linie) im Vergleich zu verschiedenen fixen Fluggeschwindigkeiten. Mit steigender Strecke werden die Differenzen zwischen der verwendeten Fluggeschwindigkeitskurve und dem Modell von Harder (1988) immer geringer. Bei Strecken unter 5 m differieren beide Modelle allerdings bis über 40%.

Fig. 7.3: Time-distance relation of the applied flight velocity curve (thick line) compared to various steady flight velocities. With increasing distance the differences between the used flight velocity curve and the curve according to HARDER (1988) become smaller. For distances smaller than 5 m both models differ to more than 40%.

7.3. Ergebnisse

7.3.1. Energiegewinn, -verbrauch und Netto-Energiebilanz beim Blütenbesuch

Hummelarten mit langer Proboscis (*Bombus gerstaeckeri*, *B. hortorum*, *B. mendax*, *B. wurflenii*) wiesen in allen Kästen beim Nektarsammeln die höchsten Energiegewinne pro Blüte auf (Tab. 7.1.A, Tab. 7.2.A, Tab. 7.3). Die Gewinne pro Blüte waren bei den Arten mit kurzer Proboscis durchgehend um mindestens 40% niedriger. Die Arten mit mittellanger Proboscis hatten als ♀♀ ähnliche Nektargewinne wie die langrüsseligen Arten; ♂♂ und ♂♂ jedoch erzielten die niedrigsten Gewinne pro Blüte überhaupt. Die Höhe des Gewinnes pro Blüte korrelierte signifikant negativ mit dem Anteil der Körbchen- und Köpfchenblumen (Abb. 6.16) (♂♂: $r = -0,9255$, $n = 11$, $p > 99,99\%$).

Der Energiegewinn pro Blüte war bei ♂♂ langrüsseliger Arten beim reinen Nektarsammeln höher als beim Sammeln von Nektar und Pollen (t-Test für ungleiche Varianzen: $p = 97,97\%$). Dagegen war der Energiegewinn pro Blüte bei Arten mit kurzer oder mittellanger Proboscis

signifikant niedriger, wenn sie nur Nektar sammelten, als wenn sie Nektar und Pollen sammelten (Tab. 7.1) (t-Test für ungleiche Varianzen, Arten mit kurzer Proboscis: $p > 99,99\%$; Arten mit mittellanger Proboscis: $p = 99,69\%$). Diese Arten nutzten beim Pollensammeln bevorzugt Blüten, die als Einzelblüten viel Nektar zur Verfügung stellten, aber über die Zeit keinen höheren Energiegewinn lieferten.

Im Mittel erreichten Hummeln beim Nektarsammeln über 75% der maximal erreichbaren Netto-Energiebilanz (Tab. 7.1.B). Bei Blütenbesuchen, die dem Nektar- und Pollenerwerb galten, lag dieser Wert im Durchschnitt bei 66% des Maximums. Hummelarten mit kurzer ($n = 216$), mittellanger ($n = 64$) und langer ($n = 349$) Proboscis unterschieden sich signifikant in der Netto-Energiebilanz reiner Nektarbesuche (t-Tests für gleiche bzw. ungleiche Varianzen; p jeweils $> 99,99\%$). Bei Blütenbesuchen, die dem Nektar- und Pollenerwerb galten, konnten dagegen keine signifikanten Unterschiede der Netto-Energiebilanz zwischen den einzelnen Proboscislängenklassen gefunden werden. Arten mit kurzer Proboscis (v.a. *B. lucorum* und *B. soroeensis*) nutzten die ihnen zugängliche Auswahl an Blüten beinahe optimal, während Arten mit langer (*B. gerstaeckeri*, *B. hortorum*, *B. mendax*) oder mittellanger Proboscis (*B. ruderarius*, *B. mesomelas*) weiter vom Optimum entfernt waren. Auffällig sind die niedrigen Netto-Energiebilanzen von *B. ruderarius* im Vergleich zum erreichbaren Optimum. Die Mittelwerte des Energiegewinns pro Stunde und des Anteils am Höchstwert aller jeweils blühenden Pflanzen korrelierten signifikant ($r = 0,8071$, $n = 12$, $p > 99,9\%$). Die Arten, die die ihnen zugänglichen Blüten am effektivsten nutzten, hatten also auch die höchsten realen Netto-Energiebilanzen. Bei den Blütenbesuchen, die dem Nektar- und Pollensammeln galten, unterschied sich der Anteil der Netto-Energiebilanz am Höchstwert aller jeweils blühenden Pflanzen nur zwischen Arten mit kurzer ($n = 35$) und langer ($n = 76$) Proboscis signifikant (t-Test für ungleiche Varianzen, $p > 99,99\%$).

Tab. 7.1: Energiegewinn, Netto-Energiebilanz (A) und Anteil am potentiellen Maximalwert der Netto-Energiebilanz (B) der $\varnothing\varnothing$ beim Nektarsammeln. Die Einteilung in Proboscislängenklassen erfolgte nach den eigenen Messungen (Abb. 6.11). Als kurz wurde eine Proboscis unter 8,5 mm Länge bewertet, als mittellang eine solche von 8,5 bis 10,9 mm und als lang eine solche ab 11 mm. Nur Arten angeführt, von denen mindestens fünf vollständige Datensätze vorlagen. Zur Messung der Proboscislänge s. Abb. 7.3. Der Anteil am potentiellen Maximalwert der Netto-Energiebilanz (B) wurde errechnet, indem für jede Hummelbeobachtung die möglichen Netto-Energiebilanzen bei Nutzung jeder der vorkommenden Pflanzenarten erhoben wurden. In einem zweiten Schritt wurde dann die faktische Netto-Energiebilanz mit der jeweils maximal möglichen verglichen.

Table 7.1: Energy gain, net-energy balance (A) and proportion of the potential highest energy balance (B) of $\varnothing\varnothing$ when collecting nectar. Classification of proboscis length classes was according to measurements summarized in fig. 6.11. A proboscis with a length below 8,5 mm was classified as short, one with a length between 8,5 and 10,9 mm as medium sized and one longer than 11 mm as long. Only species with at least five complete data sets are included. For measurement of proboscis length see fig. 7.3. The proportion of the highest possible value of net-energy balance (B) was surveyed by calculating the net-energy balances for utilization of each of the occurring plant species. In a second step the real net-energy balance was compared with the highest possible value.

A: Energiegewinn pro Blüte und Netto-Energiebilanz pro Zeit

Art	Energiegewinn/Blüte (J/Blüte)						Netto-Energiebilanz/Zeit (J/h)			
	reines Nektarsammeln			Nektar+Pollensammeln			reines Nektarsammeln		Nektar+Pollensammeln	
	Mittel	Stabw	n	Mittel	Stabw	n	Mittel	Stabw	Mittel	Stabw
<i>ruderarius</i>	0,32	0,43	58	0,63	0,61	7	670,48	934,29	690,43	768,13
<i>mesomelas</i>	0,58	0,77	6	1,58	0,00	5	898,67	1022,65	2126,79	44,32
<i>pratorum</i>	0,32	0,35	5				1246,11	1449,07		

<i>mendax</i>	1,86	0,65	30				1420,73	561,49		
<i>hortorum</i>	2,08	0,62	22				1540,42	541,48		
<i>wurflenii</i>	1,99	0,60	297	1,77	0,80	64	1467,73	489	1323,09	682,48
<i>pyrenaeus</i>	0,50	0,23	9				1989,10	958,37		
<i>sichelii</i>	0,64	0,42	49	2,07	1,21	9	2398,74	1523,54	1493,60	288,13
<i>monticola</i>	0,78	0,58	8	2,11	0,94	5	3386,67	2359,51	2161,84	1687,32
<i>soroensis</i>	0,78	0,47	100	2,67	1,51		2347,15	1060,02		
<i>lucorum</i>	0,69	0,72	45	1,9	1,68	18	2343,53	1571,45	1295,38	764,63
Proboscislänge										
lang	1,99	0,60	349	1,78	0,79	67	1468,27	497,88	1334,36	678,06
mittel	0,35	0,47	64	0,97	0,67	12	691,87	936,62	1288,91	932,51
kurz	0,73	0,55	216	1,98	1,49	36	2356,19	1367,40	1509,86	882,48
Mittelwert										
	1,34	0,88	629	1,75	1,08	11	1694,19	1070,97	1384,56	772,39

B: Anteil am jeweils möglichen Höchstwert der Netto-Energiebilanz

Art	Prozent des Maximums			
	reines Nektarsammeln		Nektar+Pollensammeln	
	Mittel	Stabw	Mittel	Stabw
<i>ruderarius</i>	31,11	32,82	44,63	40,76
<i>mesomelas</i>	40,71	45,31	99,70	0,66
<i>pratorum</i>	63,53	49,83		
<i>mendax</i>	67,89	32,54		
<i>hortorum</i>	71,41	30,31		
<i>wurflenii</i>	80,24	25,32	59,15	28,09
<i>pyrenaeus</i>	84,54	32,10		
<i>sichelii</i>	85,62	33,58	83,30	38,16
<i>monticola</i>	87,08	28,98	100,00	0,00
<i>soroensis</i>	91,32	26,83		
<i>lucorum</i>	95,95	3,46	72,46	40,16
Proboscislänge				
lang	77,62	27,39	58,77	27,60
mittel	35,72	35,98	67,58	41,36
kurz	89,91	26,98	80,70	33,87
Mittelwert:	77,76	31,92	66,55	32,51

Auch bei den ♀♀ (Tab. 7.2) wiesen Arten mit verschiedenen Proboscislängen deutliche Unterschiede der Netto-Energiebilanz pro Zeit auf. Durch die geringeren Individuenzahlen waren allerdings manche dieser Differenzen nicht signifikant. Arten mit mittlerer Proboscislänge erzielten die höchste Netto-Energiebilanz pro Zeit. Gemessen am Höchstwert aller jeweils blühenden Pflanzen wiesen die Arten mit mittellanger und kurzer Proboscis bei reinen Nektarbesuchen die höchsten Netto-Energiebilanzen auf. Arten mit langer Proboscis zeigten deutlich niedrigere Prozentwerte, die sich auch von den Werten der Arten mit mittlerer oder kurzer Proboscis signifikant unterschieden:

t-Tests für ungleiche Varianzen:

- Arten mit kurzer Proboscis (n = 18): Arten mit langer Proboscis (n = 33): p = 98,71%
- Arten mit langer Proboscis (n = 33): Arten mit mittellanger Proboscis (n = 17): p = 99,24%

Bei Sammelflügen für Nektar und Pollen konnte aufgrund zu geringer Individuenzahlen kein Unterschied zwischen den Proboscislängenklassen festgestellt werden

Tab. 7.2: Energiegewinn, Netto-Energiebilanz (A) und Anteil am jeweils höchsten möglichen Wert der Netto-Energiebilanz (B) der ♀♀ beim Nektarsammeln. Zur Methodik s. Tab. 7.1. Die Einteilung der einzelnen Arten in Proboscislängenklassen erfolgte nach den Messungen der ♂♂ (Abb. 6.11, vgl. Tab. 7.1). Nur Arten angeführt, von denen mindestens fünf vollständige Datensätze vorlagen.

Table 7.2: Energy gain, net-energy balance (A) and proportion of the highest possible value of energy balance (B) of ♀♀ when collecting nectar. For methods see table 7.1. Classification of the single species into proboscis length classes was according to measurements of ♂♂ (fig. 6.11, see also table 7.1). Only species with at least five complete data sets are included.

A: Energiegewinn pro Blüte und Netto-Energiebilanz pro Zeit

Art	Energiegewinn/Blüte (J/Blüte)						Netto-Energiebilanz/Zeit (J/h)			
	reines Nektarsammeln			Nektar+Pollensammeln			reines Nektarsammeln		Nektar+Pollensammeln	
	Mittel	Stabw	n	Mittel	Stabw	n	Mittel	Stabw	Mittel	Stabw
<i>gerstaeckeri</i>	2,18	0,5	18	2,21	0,41	9	1547,35	446,24	1610,37	347,36
<i>lucorum</i>	0,97	0,65	8				1529,32	1246,69		
<i>monticola</i>	1,40	0,16	5				946,50	883,78		
<i>ruderarius</i>	1,47	0,55	17	1,59	0,80	8	1839,99	776,56	2230,52	1079,21
<i>wurflenii</i>	1,59	0,87	9	0,83	0,75	5	1307,43	1126,52	217,60	408,23
Proboscislänge										
lang	1,93	0,68	33	2,81	2,31	17	1340,87	888,51	1472,87	714,78
mittel	1,97	1,72	17	1,60	0,76	9	1839,99	776,56	2352,98	1013,82
kurz	1,16	0,58	18	1,83	0,82	4	1228,16	985,33	1733,95	2263,00
Mittelwert:	1,76	1,17	68	1,85	1,51	30	1529,01	847,02	1390,71	816,85

B: Prozent des erzielbaren Maximalwertes

Art	Prozent des Maximums			
	reines Nektarsammeln		Nektar+Pollensammeln	
	Mittel	Stabw	Mittel	Stabw
<i>gerstaeckeri</i>	69,92	29,19	77,77	27,42
<i>lucorum</i>	85,66	19,79		
<i>monticola</i>	83,47	36,95		
<i>ruderarius</i>	87,23	22,63	87,20	33,57
<i>wurflenii</i>	64,99	43,76	46,18	52,33
Proboscislänge				
lang	69,29	37,04	66,90	32,68
mittel	87,23	22,63	90,01	29,60
kurz	87,21	23,45	83,48	33,03
Mittelwert:	77,67	29,51	68,63	31,13

Zu den Zeiten aktiven Blütenbesuchs war die Effektivität des Nahrungssammelns der ♂♂ wesentlich weiter gestreut als die der ♀♀ (Tab. 7.3). Wiederum zeigte *B. ruderarius* das am wenigsten effiziente Blütenbesuchsverhalten. Der Anteil der Netto-Energiebilanz am Höchstwert aller jeweils blühenden Pflanzen stand bei ♂♂ in keinem erkennbaren Zusammenhang mit der Proboscislänge.

Tab. 7.3: Energiegewinn, Netto-Energiebilanz und Anteil am jeweils höchsten möglichen Wert der Netto-Energiebilanz blütenbesuchender Hummel Männchen. Es wurde angenommen, daß die ♂♂ beim Blütenbesuch gleich viele Blüten pro Zeit besuchen wie die ♀♀.

Table 7.3: Energy gain, net-energy balance and proportion of the highest possible net-energy balance of flower visiting bumblebee ♂♂. It was assumed, that the number of flowers per unit time was as high for flower visiting ♂♂ than for ♀♀.

Art	Energiegewinn/Blüte (J/Blüte)		Netto- Energiebilanz/Zeit		Prozent des Maximums		n
	Mittel	Stabw	Mittel	Stabw	Mittel	Stabw	
<i>B. ruderarius</i>	0,09	0,15	203,34	341,32	11,77	22,42	38
<i>B. pyrenaicus</i>	0,37	0,62	661,22	1120,38	28,14	36,20	12
<i>B. soroeensis</i>	0,37	0,35	1077,67	1221,36	56,60	54,16	7
<i>B. hortorum</i>	1,81	0,76	1170,29	634,37	64,54	38,85	6
<i>B. sichelii</i>	0,46	0,48	1502,51	1480,86	83,30	38,16	24
<i>B. lucorum</i>	0,69	0,50	2090,04	1467,39	84,88	38,25	8
<i>B. wurflenii</i>	1,75	0,95	1502,28	555,82	85,85	25,88	81
Proboscislänge:							
lang	1,72	0,74					
mittel	0,09	0,15					
kurz	0,43	0,49					
Mittelwert:	0,93	0,98					

Bei den Hummelarten mit der höchsten Netto-Energiebilanz im Vergleich zum möglichen Maximum war auch die Streuung der Netto-Energiebilanzen am geringsten (Abb. 7.4). Es handelt sich durchwegs um Arten mit kurzer Proboscis. Keine kurzrüsselige Hummelart besuchte zu weniger als 60% die jeweils ökonomisch optimalen Blüten, keine langrüsselige Art zu mehr als 50%. Von den Arten mit mittellanger Proboscis wies nur *B. mesomelas* über 60% Blütenbesuche an der energetisch optimalen Pflanzenart auf.

Während des gesamten Juli und August erzielten die kurzrüsseligen Arten die höchste Netto-Energiebilanz pro Stunde (Abb. 7.5). Arten mit langer Proboscis konnten erst im August in ausreichender Dichte festgestellt werden. Weder sie noch die Arten mit mittellanger Proboscis hatten bezüglich der Netto-Energiebilanz zu einem Zeitpunkt einen Vorteil gegenüber den kurzrüsseligen Arten.

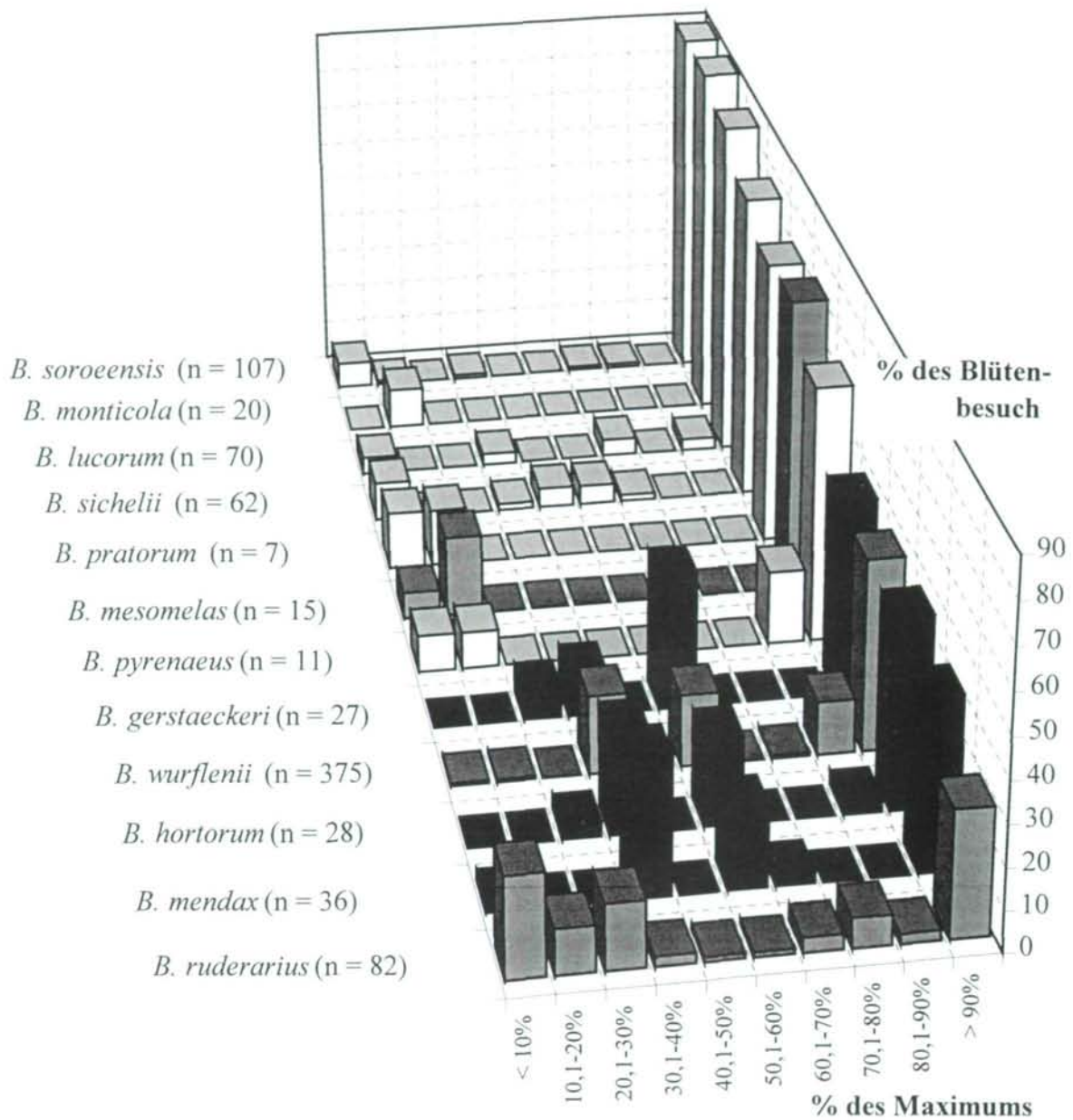


Abb. 7.4: Streuung der Netto-Energiebilanz der einzelnen Blütenbesuche der verschiedenen Hummelarten. Schwarze Säulen: Hummelarten mit langer Proboscis. Graue Säulen: Arten mit mittellanger Proboscis; Weiße Säulen: Arten mit kurzer Proboscis.

Nur Arten mit mindestens fünf Individuen (σ σ + $\sigma\sigma$), von denen vollständige Angaben über Energieverbrauch und Energiegewinn vorlagen, wurden berücksichtigt.

Fig. 7.4: Distribution of net-energy balance of the single flower visits of the various bumblebee species. black columns: Bumblebee species with long proboscis; grey columns: Species with medium-sized proboscis; white columns: Species with short proboscis.

Only species with at least five individuals (σ σ + $\sigma\sigma$) with complete data sets of energy expenditure and energy gain, were taken into consideration.

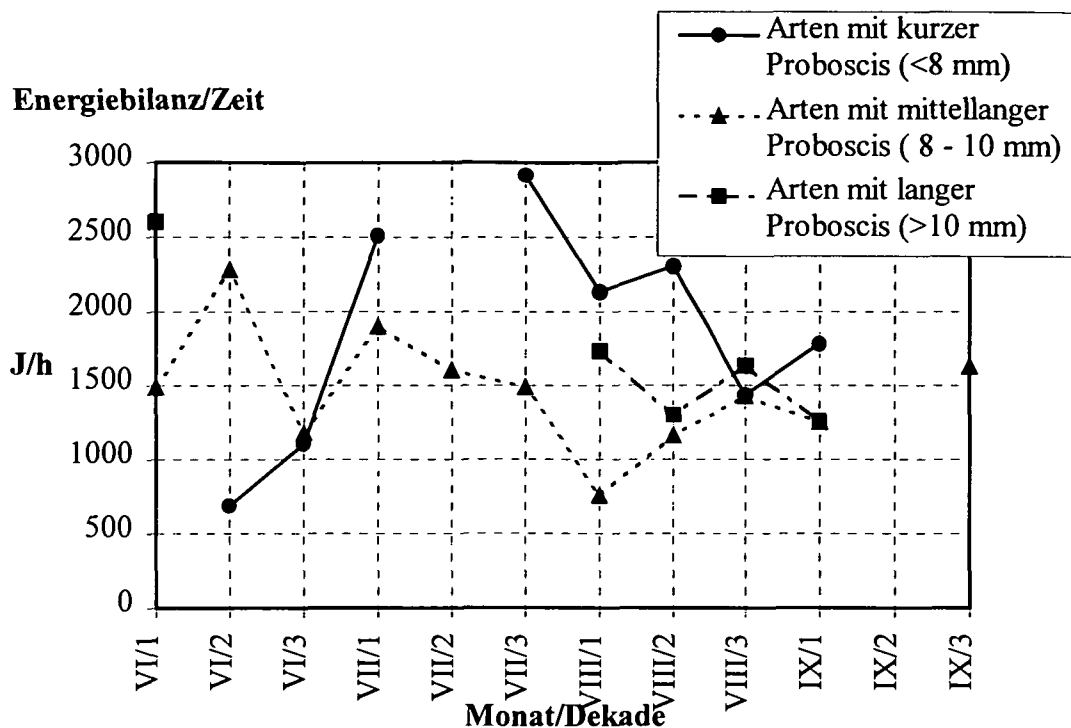


Abb. 7.5: Mittlere Netto-Energiebilanz pro Stunde von Hummelarten mit kurzer, mittellanger und langer Proboscis im Jahresverlauf. Zu den Proboscislängen s. Abb. 6.11. Nur Arten mit mindestens fünf Individuen (♀ + ♂), von denen vollständige Angaben über Energieverbrauch und Energiegewinn vorlagen, wurden berücksichtigt. Nur Datenpunkte mit mindestens drei Nachweisen einer Proboscislängenkategorie sind abgebildet.

Fig. 7.5: Mean net-energy balance per hour throughout the year for bumblebee species with short, medium-sized and long proboscis. For proboscis length classes see fig. 6.11. Only species with at least five individuals (♀ + ♂) with complete data sets on energy expenditure and energy gain, were taken into consideration. Data points are only shown if they represent at least three records of a proboscis length class.

7.3.2. Analyse der Rolle von Energiegewinn und Energieverbrauch beim Blütenbesuch

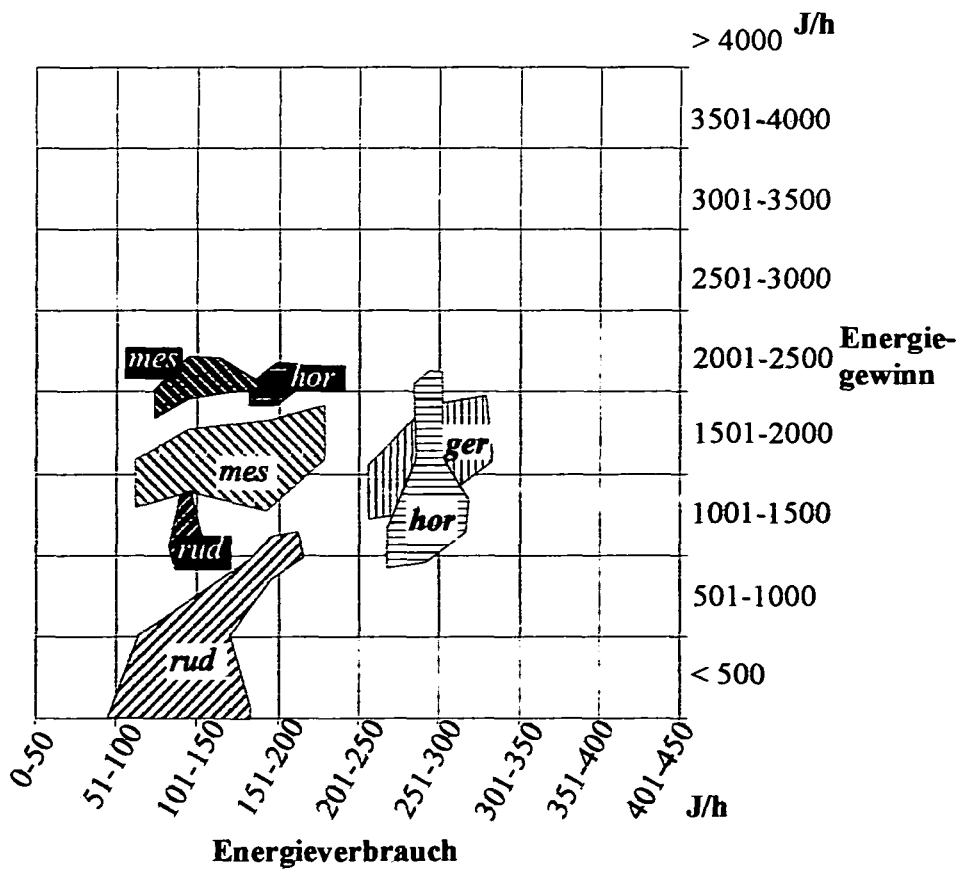
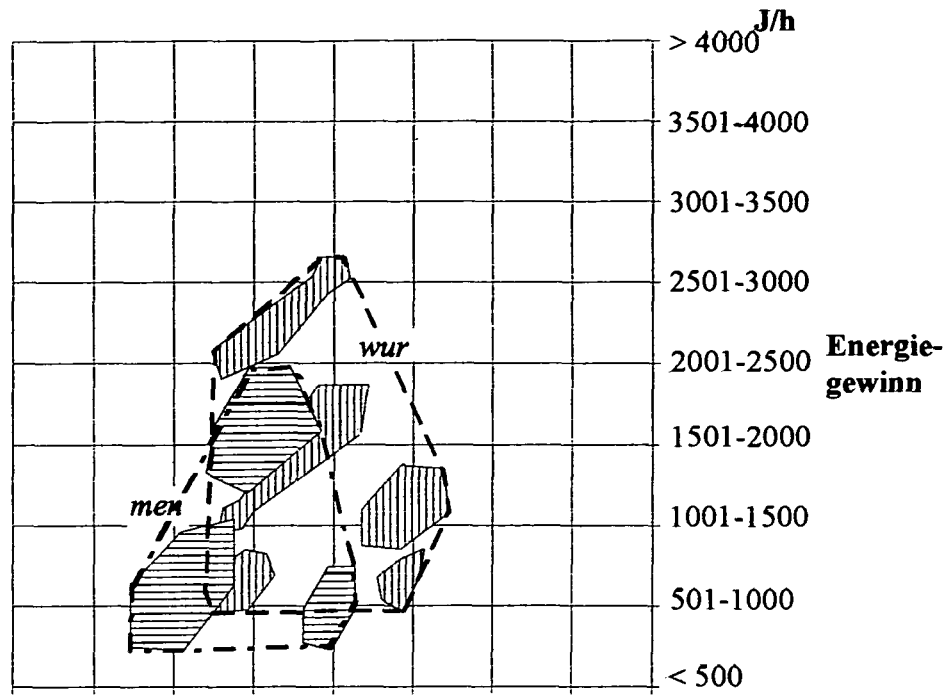
Abb. 7.6 und Anhang 7.4 zeigen den Energiegewinn und die Netto-Energiebilanz sowie den Energieverbrauch beim Blütenbesuch der einzelnen Hummelarten im Freiland. In Teil A und B von Abb. 7.6 sind die Hummelarten mit langer bzw. mittellanger Proboscis dargestellt. Während *B. wurflenii* und *B. mendax* sich generalistisch verhielten, nutzten die übrigen vier Arten nur einen relativ kleinen Bereich der untersuchten Nischendimensionen. Von *B. gerstaeckeri* konnten nur junge Königinnen beim Blütenbesuch beobachtet werden. Diese Art nutzt ausschließlich Eisenhut (*Aconitum*)-Arten. Der einzige sehr hohe Peak in Anhang 7.4 zeigt die Bevorzugung einer Art (*Aconitum napellus* s.l.). Andere Arten blieben ungenützt, auch wenn sie einen höheren Netto-Energiegewinn zu bieten gehabt hätten. Energiegewinn und -kosten der Nutzung dieser einen Art variierten natürlich ebenfalls in Abhängigkeit von Nektarangebot, Bestandesdichte, Temperatur und Körpermasse der Hummel, doch war die Variation gering. Die Variation des Energiegewinns (y-Achse) war stärker als die des Energieverbrauchs pro Zeit (x-Achse). Bei *B. hortorum* befand sich der Peak der Nutzung in einem ähnlichen Bereich wie bei *B. gerstaeckeri*. *B. mendax* und *B. wurflenii* verhielten sich generalistisch und nutzten verschiedene Bereiche an Energiegewinn und -verbrauch. Dabei erzielten sie z.T. geringere, z.T. aber auch wesentlich höhere Energiegewinne pro Zeit als die Spezialisten.

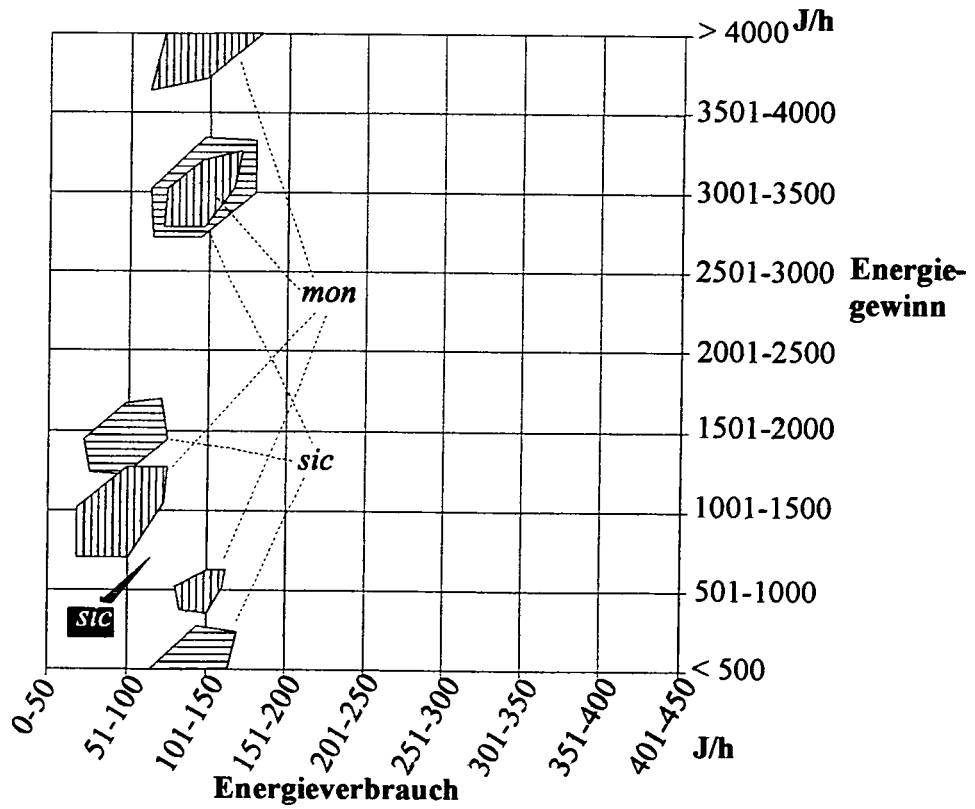
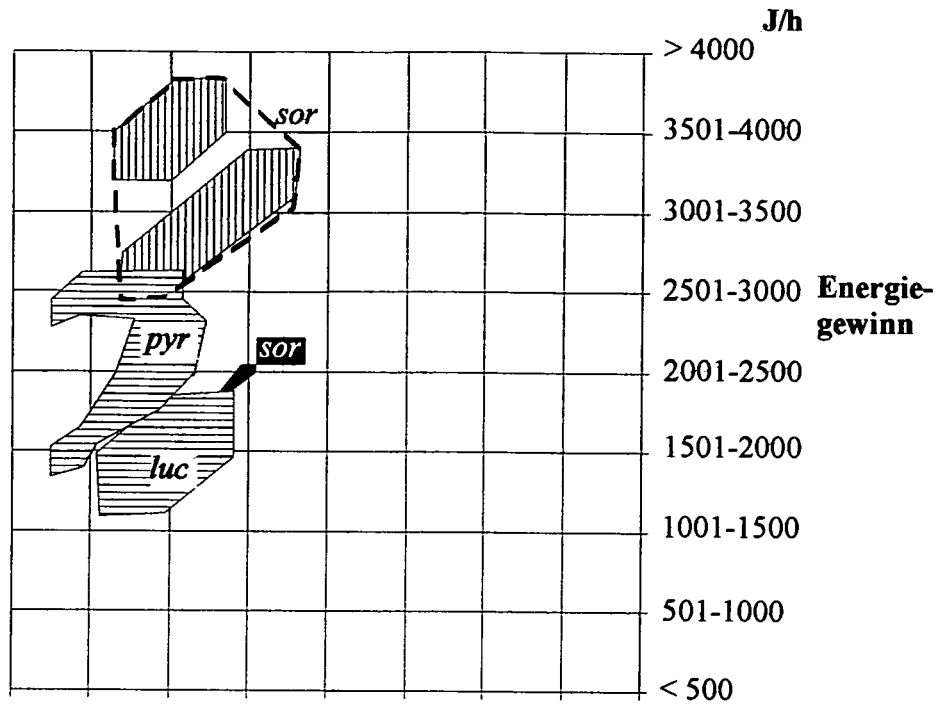
B. mesomelas und *B. ruderarius* als Arten mit mittellanger Proboscis zeigten jeweils einen ziemlich breiten Peak, der sich bei den beiden Arten, die häufig zusammen vorkamen, allerdings kaum deckte. Beide Arten verbrauchten bei ihren Blütenbesuchen wesentlich weniger Energie (kaum über 200 Jh⁻¹). Darin glichen sie den Arten mit kurzer Proboscis. Allerdings war auf den Flächen, auf denen sie vorkamen, auch kaum ein Angebot an ausbeutbaren Blüten vorhanden, das hohen Energieeinsatz erfordert hätte. *B. ruderarius* nutzte wie *B. mendax* auffälligerweise Blüten nicht, die bei gleichem oder sogar leicht geringerem Energieverbrauch mehr Ertrag geboten hätten als die tatsächlich besuchten. Die fünf ausgewerteten Arten mit kurzer Proboscis nutzten durchwegs Pflanzenarten, für deren Ausbeutung wenig Energie erforderlich war. Die Schwankungen der Netto-Energiebilanz pro Zeit waren wesentlich stärker als die des Energieaufwandes. Dabei bevorzugte *B. soroeensis* deutlich die energiereichsten Blüten und nahm dafür auch einen höheren Energieverbrauch in Kauf als z.B. *B. lucorum* und *B. pyrenaicus*. *B. monticola* und *B. sichelii* verhielten sich sehr generalistisch. Der mittlere Energiegewinn der ♂♂ variierte je nach Art zwischen unter 1000 bis ca. 3000 Jh⁻¹ (Abb. 7.7). Ein Großteil verbrauchte beim Besammeln der Blüten zwischen 120 und 160 Jh⁻¹. Nur *B. wurflenii* und *B. hortorum* hatten einen Energieverbrauch von 200-250 Jh⁻¹.

Bei den ♀♀ bewegten sich die Energiegewinne in einem ähnlichen Rahmen wie bei den ♂♂, der Energieverbrauch lag durchwegs über 200 Jh⁻¹. Allerdings wurde mangels verfügbaren Datenmaterials die Körpermasse der Königinnen einheitlich auf 400 mg geschätzt. Einige Arten (*B. ruderarius*, *B. soroeensis*, *B. monticola* ...) dürften geringere Körpermassen und dadurch einen geringeren Energieverbrauch aufweisen. Wiederum war der Energieverbrauch bei den Arten *B. wurflenii*, *B. hortorum* und diesmal zusätzlich *B. gerstaeckeri* am höchsten, die überwiegend langröhrige Blüten nutzten. Der mittlere Energiegewinn der ♂♂ war in den Zeiten, in denen sie Blüten besuchten (vgl. Tab. 7.2) in einer den ♂♂ vergleichbaren Höhe. Der Energieverbrauch war im Mittel leicht höher als bei diesen. Arten mit langer Proboscis zeigten auch bei den ♂♂ einen höheren Energieverbrauch.

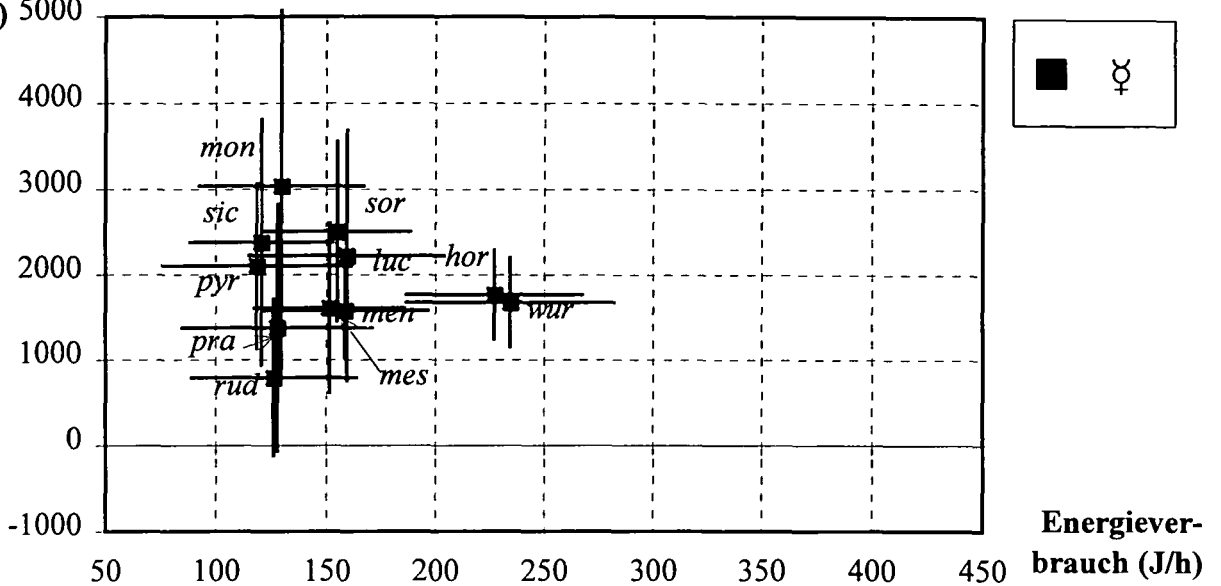
Abb. 7.6a, b: Von verschiedenen Hummelarten bevorzugt genutzte bzw. gemiedene Raten an Energiegewinn und Energieverbrauch pro Stunde. Es wurden nur Hummelarten berücksichtigt, von denen mindestens 20 Individuen beim reinen Nektarsammeln beobachtet werden konnten. Mit einer Ausnahme wurden nur Sammelflüge von Arbeiterinnen ausgewertet. Da von *B. gerstaeckeri* nur junge ♀♀ beim Nektarsammeln beobachtet werden konnten, wurden diese ebenfalls berücksichtigt. Dargestellt sind alle Bereiche von Energiegewinn und -verbrauch, in denen die Nutzungshäufigkeit mindestens 10% höher (dunkle Schraffur auf hellem Hintergrund) oder niedriger (helle Schraffur auf dunklem Hintergrund) als die Vorkommenshäufigkeit war.

Fig. 7.6a, b: Rates of energy gain and expenditure per hour of various bumblebee species. At least 20 nectar collecting individuals per species included. With one exception only foraging flights of workers were evaluated. As only young ♀♀ of *B. gerstaeckeri* could be observed foraging for nectar, they were also included. All ranges of energy gain and expenditure are shown, in which frequency of utilization was at least 10% higher (black hatching on white background) or lower (white hatching on black background) the frequency of occurrence.





**Energiegewinn
(J/h) 5000**



**Energiegewinn
(J/h) 5000**

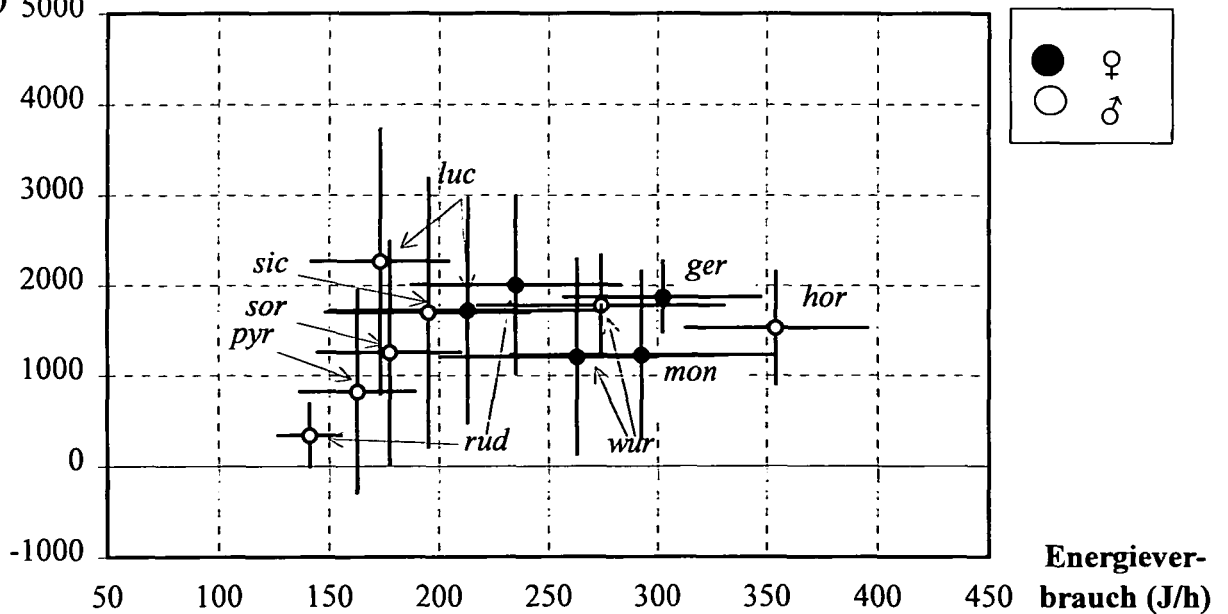


Abb. 7.7: Mittlerer Energiegewinn und Energieverbrauch der einzelnen Hummelarten beim Nektarsammeln. Berücksichtigt wurden alle Blütenbesuche bei denen Nektar allein oder Nektar und Pollen gesammelt wurde. Die Fehlerlinien zeigen die Standardabweichung.

Fig. 7.7: Mean energy gain and energy expenditure of the bumblebee species while collecting nectar. All flower visits are included, in which nectar alone or nectar and pollen were collected. Error lines show standard deviations.

♂♂ verschiedener Arten nutzten Blüten, die im Mittel 30 bis 90% des jeweiligen höchsten möglichen Werts an Energie lieferten. Sie hatten dafür einen Energieaufwand von im Mittel 102 bis 115% des jeweiligen Minimalwerts aller blühenden Pflanzen (Abb. 7.8). ♀♀ und ♂♂ nutzten ähnliche Bereiche von Energiegewinn und -verbrauch. In allen drei Kästen hatten Arten, die langröhrlige Blüten nutzten (*B. gerstaeckeri*, *B. hortorum*, *B. mendax*, *B. wurflenii*), den höchsten Energieaufwand im Vergleich zum Minimum. Sie hatten aber in keinem Fall höhere Raten des Energiegewinns als die übrigen Hummelarten. Alle übrigen Arten zeichneten sich durch sehr niedrige Energieverbrauchsdaten aller Kästen beim Nektarsammeln aus (102-106% des jeweiligen Minimalwerts aller blühenden Pflanzen).

Wenn jede Art alle ihr zugänglichen Blüten ohne jede Präferenz entsprechend ihrer Häufigkeit nutzen würde (Wahrscheinlichkeitsmodell: Abb. 7.9), würde sich der Energiegewinn im Mittel zwischen 40 und 80% des jeweils größten möglichen Werts aller blühenden Pflanzen bewegen, der Energieverbrauch zwischen 105% und 120% des jeweiligen möglichen Minimums. Aus dem Wahrscheinlichkeitsmodell (Abb. 7.9) ergibt sich keinerlei Unterschied zwischen Arten mit langer oder kurzer Proboscis. Gerade bei den ♂♂ sind die Ergebnisse des Wahrscheinlichkeitsmodells für die einzelnen Arten sehr ähnlich. Die Unterschiede von mittlerem Energiegewinn und -verbrauch beim Blütenbesuch resultierten also nicht aus Umgebungsbedingungen am Vorkommensort der einzelnen Hummelarten sondern aus deren Sammelstrategie.

Abb. 7.10 zeigt die Tendenz der einzelnen Arten bezüglich Maximierung des Energiegewinns und Minimierung des Aufwands. Unter den ♂♂ (Abb. 7.10.a) zeigten *B. hortorum*, *B. mendax* und *B. wurflenii*, die alle bevorzugt langröhrlige Blüten nutzten, keine deutliche Präferenz bezüglich Energieverbrauch - oder gewinn. Die übrigen acht Arten, von denen ausreichend Daten zur Verfügung standen, reduzierten den Energieaufwand deutlich, erhöhten allerdings den Energiegewinn nicht entscheidend. Bei den ♀♀ (Abb. 7.10.b oben) ist das Bild - bedingt durch die geringeren Individuenzahlen - weniger deutlich. *B. gerstaeckeri* und *B. hortorum* zeigten wiederum weniger Tendenz zur Minimierung des Energieaufwands als *B. lucorum* oder *B. mesomelas*. Bei den übrigen Arten waren die Differenzen zwischen dem Wahrscheinlichkeitsmodell und dem realen Blütenbesuch weniger klar. Zum Teil waren die Präferenzen der Tiere nicht eindeutig, zum anderen war das Wahrscheinlichkeitsmodell bei einigen Arten schon nahe am Optimum. Bei den ♂♂ (Abb. 7.10.b unten) ergab sich ein ähnliches Bild wie bei den ♀♀. Die Tendenz zur Minimierung des Energieverbrauchs scheint bei ihnen noch stärker als bei den ♀♀, während keine durchgehende Tendenz zur Maximierung des Energiegewinns festzustellen war.

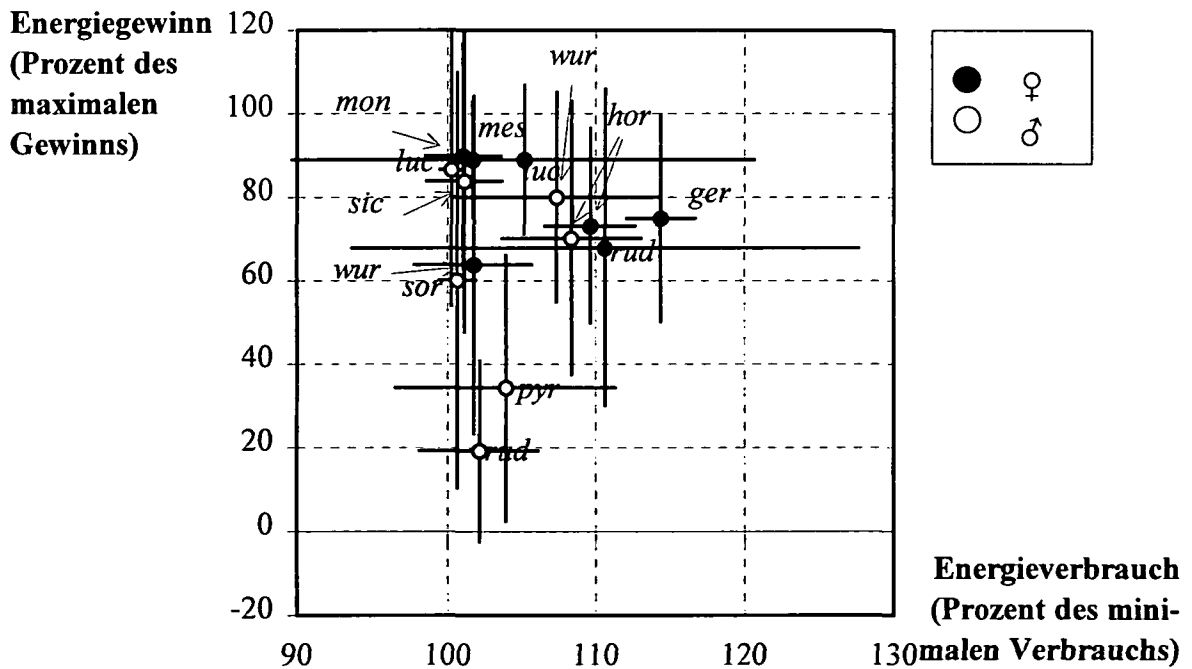
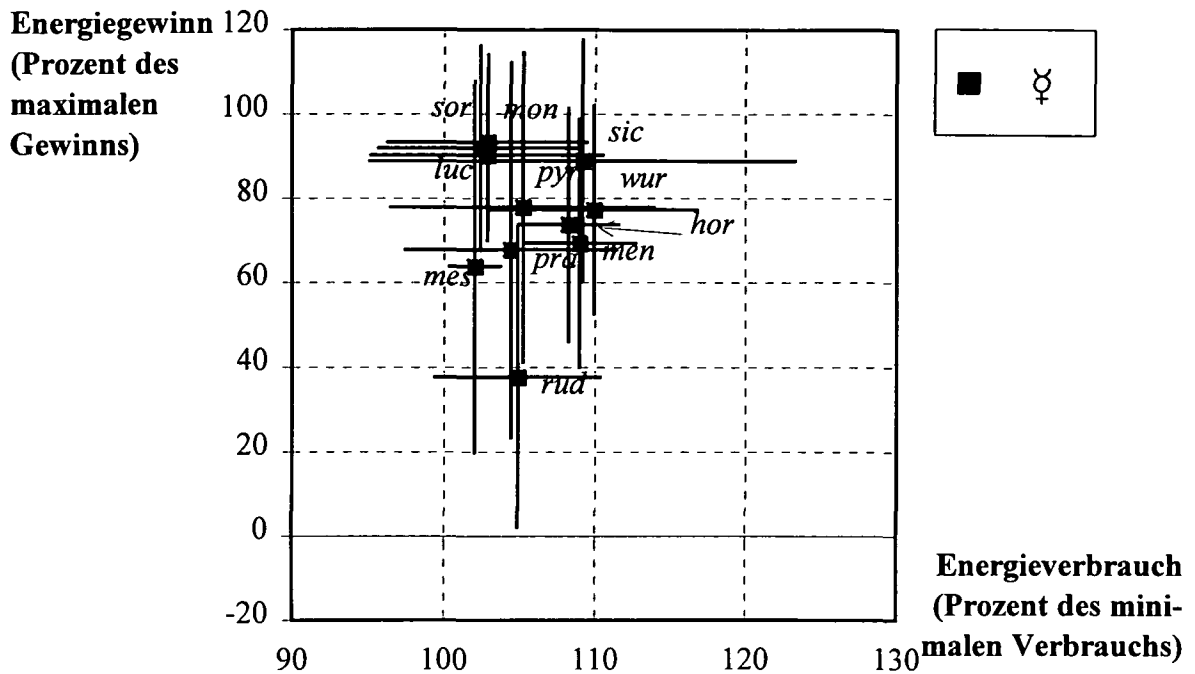


Abb. 7.8: Energieverbrauch und Energiegewinn des Blütenbesuchs als Prozent des minimalen Verbrauchs bzw. des maximalen Gewinns. Zur Datengrundlage s. Abb. 7.7. Der Anteil am möglichen Maximalwert der Netto-Energiebilanz (B) wurde errechnet, indem für jede Hummelbeobachtung die möglichen Netto-Energiebilanzen bei Nutzung jeder auf der Untersuchungsfläche blühenden Pflanzenart erhoben wurden. In einem zweiten Schritt wurde dann die reale Netto-Energiebilanz mit der jeweils maximal möglichen verglichen.

Fig. 7.8: Energy expenditure and energy gain of flower visitation as percentage of lowest expenditure or highest gain respectively. For data set see fig. 7.7. The proportion of the highest possible value of net-energy balance (B) was surveyed by calculating the net-energy balances for utilization of each of the plant species flowering on the study plots. In a second step the real net-energy balance was compared with the highest possible value.

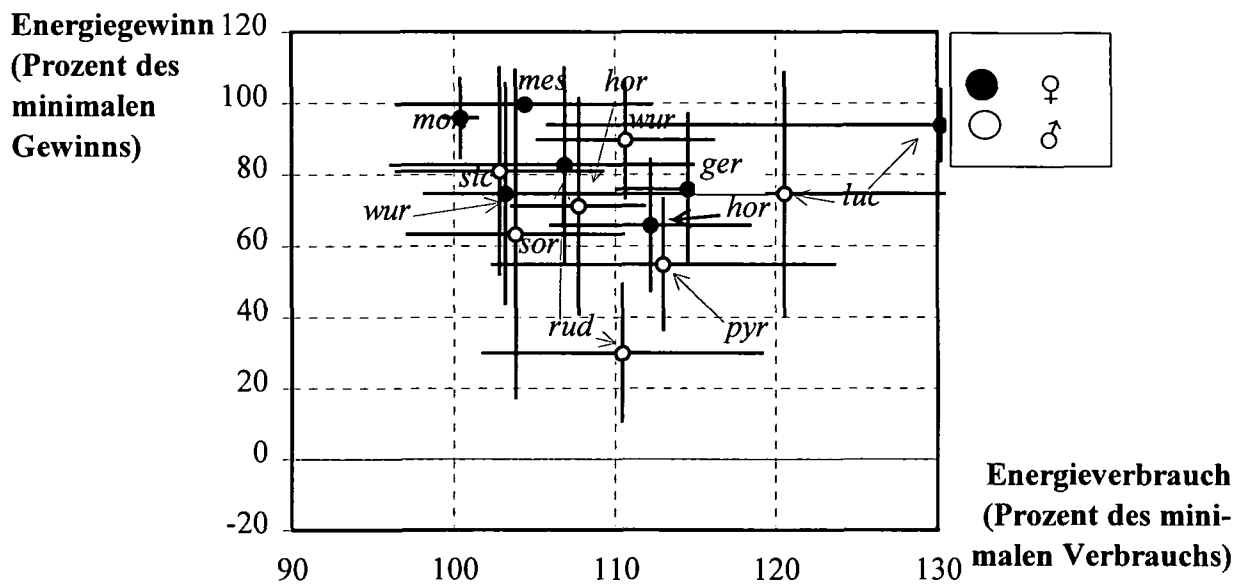
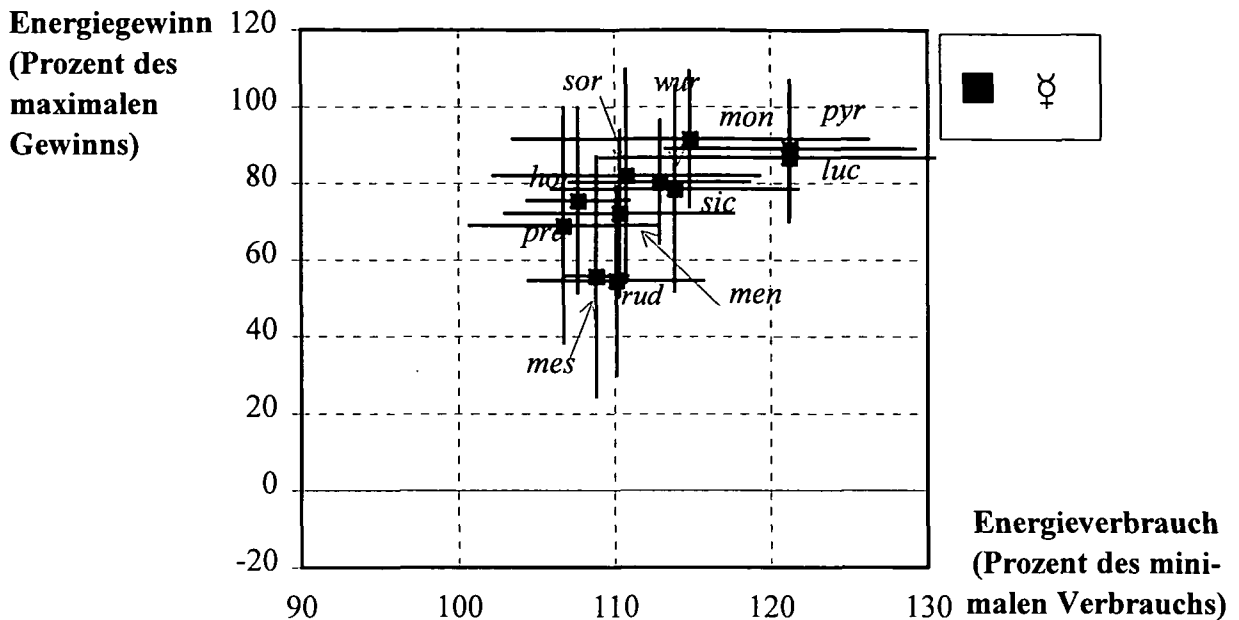


Abb. 7.9: Energieverbrauch und Energiegewinn bei Nutzung aller potentiellen Nahrungspflanzen entsprechend ihrer Häufigkeit (Wahrscheinlichkeitsmodell). Dargestellt ist der Energieverbrauch als Prozent des minimalen Verbrauchs und der Energiegewinn als Prozent des maximalen Gewinns. Zur Datengrundlage s. Abb. 7.8. Als potentielle Nahrungspflanzen wurden alle Arten bewertet, die insgesamt mindestens drei Hummelbesuche erhielten.

Fig. 7.9: Energy expenditure and energy gain by utilization of all potential flower food plants according to their frequency (probability model). Energy expenditure and energy gain are shown as percentage of lowest expenditure and highest gain respectively. For data set see fig. 7.8. All flower species that incurred a total of at least 3 bee visits were included in the analysis.

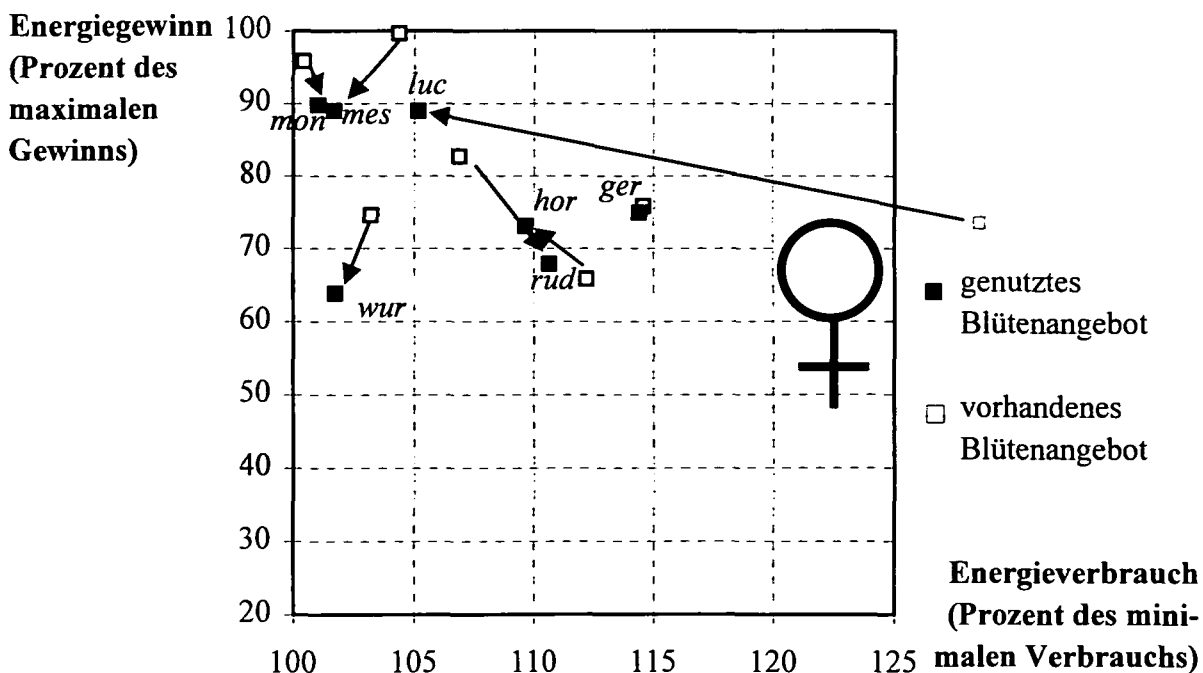
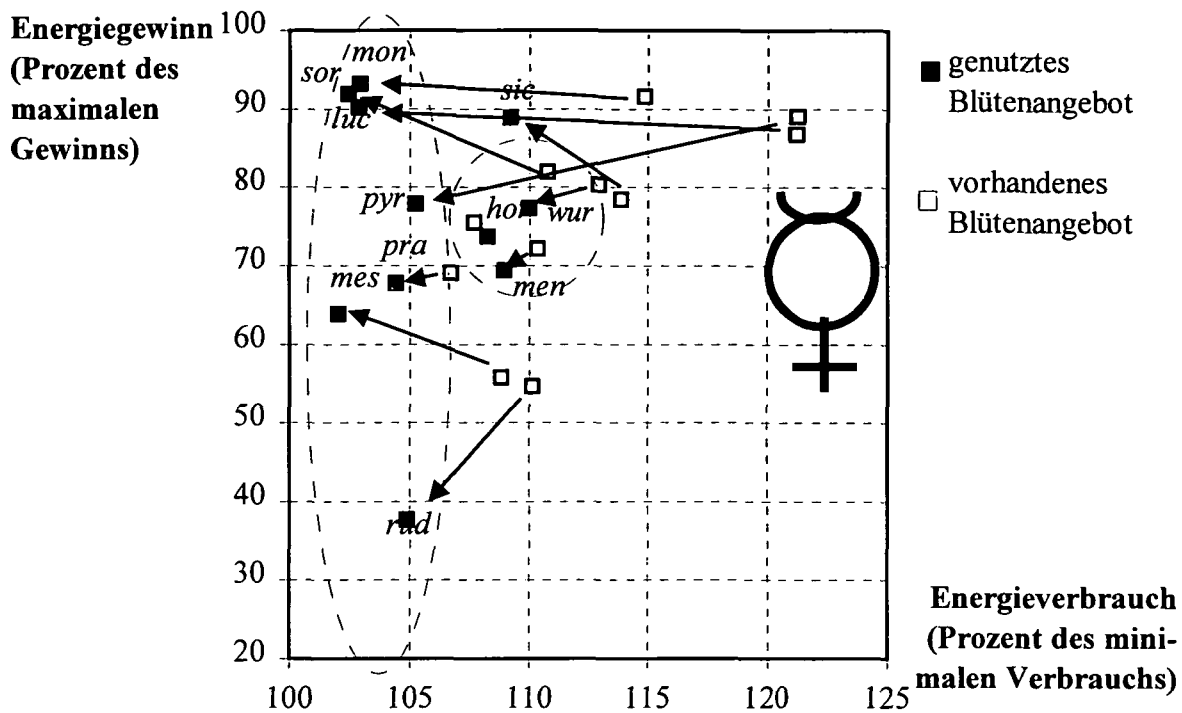


Abb. 7.10: Trends der Hummelarten und -kassen in ihrem Energiegewinn und -verbrauch. a: ♀+♂.
Fig. 7.10: Trends of bumblebee species and castes in their energy gain and expenditure. a: ♀+♂.

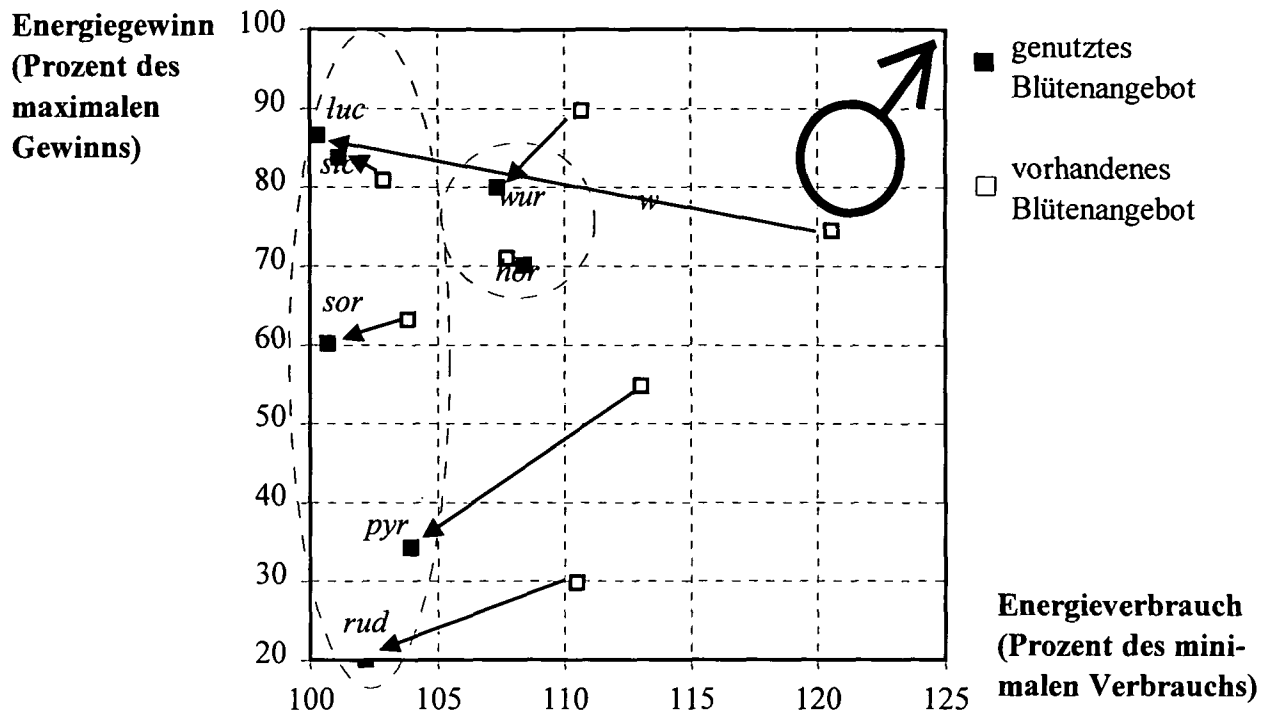


Abb. 7.10: Trends der Hummelarten und -kassen in ihrem Energiegewinn und -verbrauch. b: ♂.

Fig. 7.10: Trends of bumblebee species and castes in their energy gain and expenditure. b: ♂.

7.3.3. Nektarraub

Nektarerwerb durch Blüteneinbruch konnte im Gebiet nur bei zwei Hummelarten (*B. lucorum*, *B. wurflenii*) beobachtet werden. Die getroffene Annahme, daß die Handlingzeit beim Nektareinbruch (z.T. sekundär durch schon vorgebissene Löcher) ähnlich der anderer Hummeln beim regulären Nektarsammeln ist, wurde durch die - allerdings wenigen - Zeitaufnahmen nektarraubender Hummeln bestätigt.

Unter dieser Annahme bringt Blüteneinbruch eine deutliche Erhöhung des Energiegewinns gegenüber dem Gewinn, der bei regulärem Blütenbesuch möglich gewesen wäre (Tab. 7.4: b). Die meisten Pflanzenarten, in deren Blüten eingebrochen wurde, wären für die betreffenden Arten bei regulärer Nutzung wegen zu geringer Proboscislänge nicht nutzbar gewesen.

Tab. 7.4: Netto-Energiebilanz blüteneinbrechender ♂♂ und ♀♀ als Prozent der höchsten beobachteten Bilanz bei Nutzung der jeweils vorkommenden Blüten. Nektarraub wurde nur bei *B. wurflenii* und *B. lucorum* beobachtet.

a: Vergleich mit der maximalen Netto-Energiebilanz bei Nutzung aller vorhandenen Blüten.

b: Vergleich mit der maximalen Netto-Energiebilanz bei Nutzung aller regulär zugänglichen Blüten. Die Blütenbesuchszeit für Nektarraub wurde als gleich hoch angenommen wie die bei regulären Blütenbesuchen.

Table 7.4: Net-energy balance of nectar-robbing ♂♂ and ♀♀ as percentage of the highest observed net-energy gain for all flower species concerned. Nectar-robbing was only observed in *B. wurflenii* and *B. lucorum*.

a: Comparison with the maximum net-energy balance utilizing all available flowers.

b: Comparison with the maximum net-energy balance utilizing all available and regularly exploitable flowers. Flower visiting time for nectar-robbing was assumed as that of regular flower visits.

	a		b		n
	Prozent des Maximalertrags	Stabw.	Prozent des Maximalertrags	Stabw.	
Nektarraub	77,71	23,61	110,91	33,34	24

Da durch Blüteneinbruch prinzipiell fast alle Blüten ausbeutbar sind, wurde in Tab. 7.4: a der Energiegewinn mit dem maximal möglichen Gewinn, unabhängig davon, wie lang die Corolla der Blüte war, verglichen. Mit 77,71% des Maximums wurde ein sehr ähnlicher Anteil am höchsten möglichen Wert aller jeweils blühenden Pflanzen erreicht, wie er auch bei regulärem Blütenbesuch erzielt wurde (Tab. 7.1).

7.3.4. Energievorrat der genutzten Blüten

Der Energievorrat der Pflanzenarten, die von Hummelarten mit kurzer Proboscis genutzt wurden, variierte im Jahresverlauf stark. Er war Ende Juli/Anfang August mit durchschnittlich fast 1 Million Joule pro 1000 m² am höchsten, sank gegen Ende August aber relativ weit ab (Abb. 7.11). Dagegen erreichte der mittlere Energievorrat der Pflanzenarten, die von Hummeln mit mittellanger oder langer Proboscis genutzt wurden, kaum mehr als 300.000 Joule pro 1000m².

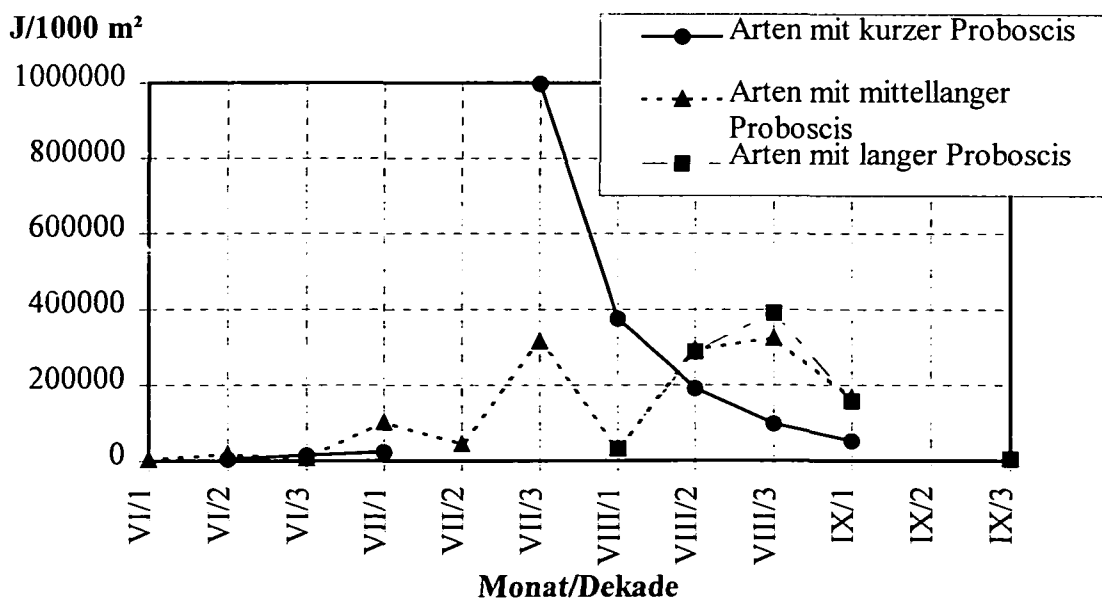


Abb. 7.11: Mittlerer Energievorrat der von Hummelarten mit verschiedener Proboscislänge genutzten Blüten pro 1000 m² im Jahresverlauf. Von den Hummelarten mit langer Corolla lagen aus dem Zeitraum vor Mitte August nicht ausreichend Daten für eine Auswertung vor. Für kurzrüsselige Arten konnte aus demselben Grund die zweite Julidekade nicht berücksichtigt werden.

Fig. 7.11: Mean energy reserve of flowers, utilized by bumblebee species with different proboscis length per 1000 m² throughout the year. Sufficient data for evaluating bumblebee species with a long proboscis did not exist before the middle of August. For the same reason the second 10 day period of July could not be included for short-tongued species.

Allerdings schwankte er im Jahresverlauf auch weniger. In Spitzenzeiten konnten wesentlich mehr Hummeln von den Pflanzenarten leben, deren Blüten eine kurze Corolla haben, als von solchen mit langer Corolla. Dem entsprach auch die weitaus größere Anzahl an Hummeln mit kurzer Proboscis während dieser Monate (Anhang 3.3). Hummeln, die langröhrlige Blüten nutzen, hatten jedoch ein stabileres Angebot im Jahresverlauf zur Verfügung.

7.3.5. Pollen

Pollen wurde weniger effektiv geerntet als Nektar (Tab. 7.5). Die Effektivität beim reinen Pollensammeln war nicht signifikant verändert gegenüber der Effektivität, mit der Pollen bei Blütenbesuchen gesammelt wurden, die der gleichzeitigen Ernte von Nektar und Pollen galten. Dabei ist zu berücksichtigen, daß Pollen aktiv oder passiv beim Nektarsammeln geerntet werden kann. Es ist nur mit einer gewissen Unschärfe möglich, zu unterscheiden, was die Tiere sammeln. Erst nachdem ein Pollenhöschen sichtbar ist, kann Pollensammeln eindeutig nachgewiesen werden:

Tab. 7.5: Potentieller Pollengewinn als Prozent des jeweils möglichen Maximalgewinnes. Ausgewertet wurden alle Besuche von ♀♀ und ♂♂ aller Arten, bei denen Pollen gesammelt wurde. Von den insgesamt 17 beobachteten reinen Pollenbesuchen konnten nur neun nach dem potentiellen Pollengewinn pro Zeit quantifiziert werden. Der Anteil am möglichen Maximalgewinn wurde errechnet, indem für jede Hummelbeobachtung der Pollengewinn bei Nutzung jeder der vorkommenden Pflanzenarten erhoben wurden. In einem zweiten Schritt wurde dann der faktische Pollengewinn mit dem jeweils maximal möglichen verglichen.

Table 7.5: Potential pollen gain as percentage of maximum possible gain. All visits of ♀♀ and ♂♂ of all species during which pollen was collected, were evaluated. Only 9 out of the 17 observed 'pure' pollen visits could be quantified according potential pollen gain per time. Proportions of the maximum possible pollen gain were surveyed by calculating the pollen gains of each of the occurring plant species. In a second step the real pollen gain was compared with the highest possible value.

Aktivität	Prozent des Maximalwertes		
	Mittelwert	Stabw.	n
Pollensammeln	17,42	33,10	9
Nektar+Pollensammeln	30,60	42,50	145

Der potentielle Pollengewinn (zur Definition s. Kap. 7.1) differierte für die einzelnen Arten sehr stark (Tab. 7.6, Abb. 7.15). Die höchsten Gewinne pro Zeit erzielten wie beim Nektar (Tab. 7.1) Arten mit kurzer Proboscis. Die Arten, die die höchsten Gewinne erzielten, erreichten auch höhere Anteile am maximal erreichbaren potentiellen Pollengewinn pro Zeit. Sie sammelten also effektiver als die, die insgesamt weniger Pollen pro Zeit ernteten (Korrelation, $r = 0,7115$, $n = 8$, $p > 95\%$).

Mit steigendem potentiellen Pollengewinn nahm die Variationsbreite exorbitant zu (Abb. 7.12). Der Energieverbrauch bewegte sich im gleichen Bereich wie beim Nektarsammeln. Ein Zusammenhang zwischen Energieverbrauch und potentiellen Pollengewinn pro Zeit war nicht nachweisbar. Die Variation des Energieverbrauchs pro Zeit war bei den Sammelflügen, bei denen sowohl Nektar als auch Pollen gesammelt wurde, sehr hoch. Im Durchschnitt aller Sammelflüge für Nektar (Abb. 7.6) waren sie deutlich geringer. Die geringsten potentiellen Pollenerträge pro Zeit erhielten die Hummelarten die ausschließlich (*B. gerstaeckeri*) oder vorwiegend (*B. wurflenii*) auf *Aconitum napellus* s.l. gefunden wurden.

Tab. 7.6: Potentieller Pollengewinn der einzelnen Hummelarten. Wegen der geringen Anzahl reiner Pollensammelflüge wurden nur die Beobachtungen von Tieren, die Nektar und Pollen sammelten, ausgewertet. Es sind nur Arten berücksichtigt, von denen mindestens fünf Beobachtungen vorlagen.

Table 7.6: Potential pollen gain of the various bumblebee species. Because of the small number of 'pure' pollen visits only observations of individuals foraging for nectar and pollen were evaluated. Only species with at least five observations are included.

Art	Potentieller Pollengewinn						n
	$\mu\text{m}^3/\text{Blüte} (*1000)$		mm^3/h		Prozent des Maximalwertes		
	Mittel	Stabw.	Mittel	Stabw.	Mittel	Stabw.	
<i>B. gerstaeckeri</i>	2848,33	63,21	2,34	0,05	0,56	0,29	9
<i>B. wurflenii</i>	53864,18	73142,41	4,17	8,29	8,67	25,86	69
<i>B. mesomelas</i>	18273,88	6797,16	22,54	6,97	10,70	3,95	7
<i>B. monticola</i>	17544,13	18659,74	46,57	98,84	91,22	23,22	7
<i>B. ruderarius</i>	32238,98	27165,35	53,79	60,59	35,34	38,57	13
<i>B. soroeensis</i>	179268,82	161749,18	157,23	136,16	89,16	26,54	6
<i>B. sichelii</i>	123170,03	182113,82	228,25	249,27	77,78	44,09	9
<i>B. lucorum</i>	135736,42	127688,09	228,60	275,65	69,04	39,73	17

Im Vergleich mit dem jeweils erzielbaren Minimum (Abb. 7.13) des Energieverbrauchs und dem Maximum des potentiellen Pollengewinns zeigten *B. gerstaeckeri* und die ♂♂ von *B. wurflenii* wieder die höchsten Energieausgaberraten. Auffallenderweise bewegten sich die Königinnen von *B. wurflenii* jedoch nahe am minimalen Energieverbrauch. Dabei sind allerdings die niedrigen Individuenzahlen zu berücksichtigen.

potentieller Pollengewinn (mm^3/h)

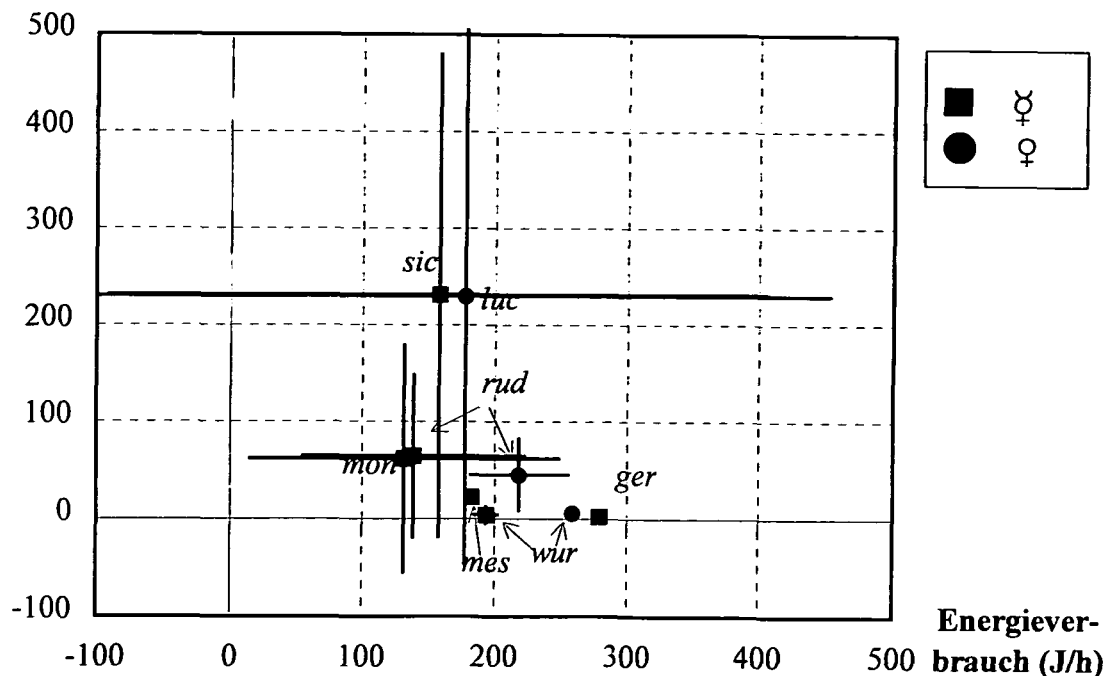


Abb. 7.12: Mittlerer potentieller Pollengewinn und Energieverbrauch der Hummerarten beim Pollensammeln. Berücksichtigt wurden alle Blütenbesuche bei denen Pollen allein oder Nektar und Pollen gesammelt wurden. Die Fehlerlinien zeigen die Standardabweichung.

Fig. 7.12: Mean potential pollen gain and energy expenditure of bumblebee species when collecting pollen. All flower visits in which only pollen or nectar and pollen were collected, are included. Error lines indicate standard deviations.

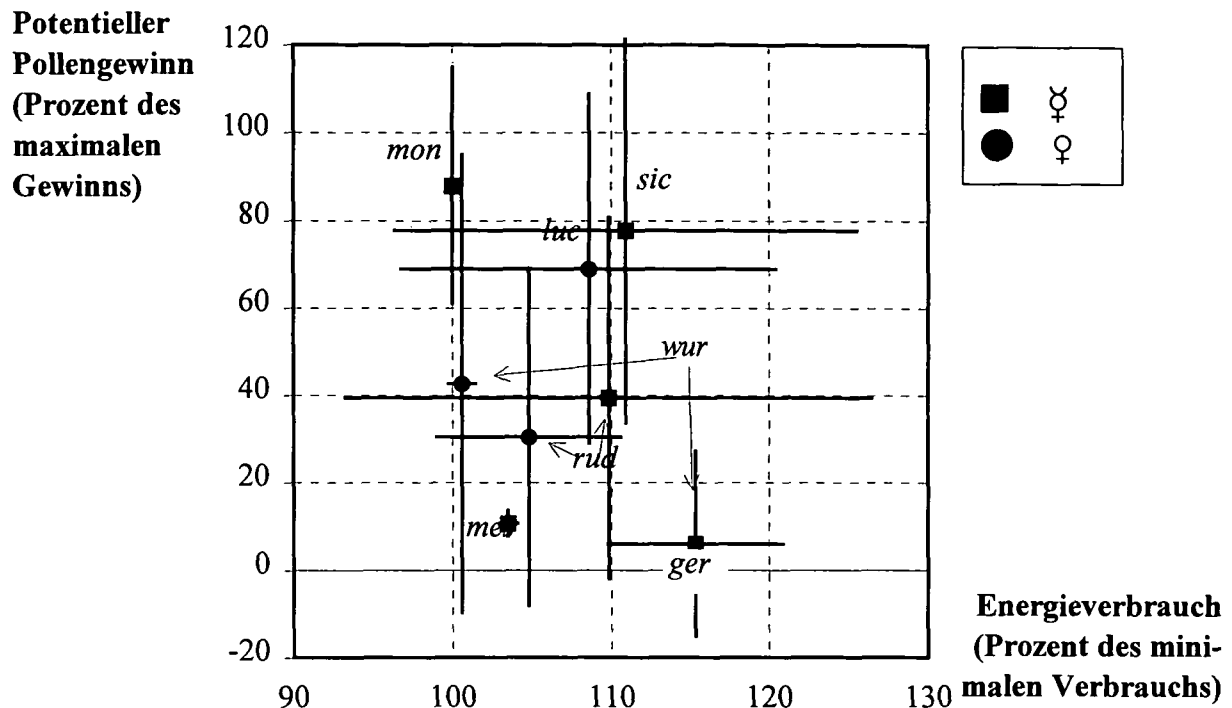


Abb. 7.13: Potentieller Pollengewinn und Energieverbrauch der Hummelarten als Prozent des minimalen Verbrauchs bzw. des maximalen Gewinns. Zur Datengrundlage s. Abb. 7.7. Der Anteil am jeweils höchstmöglichen Pollengewinn wurde errechnet, indem für jede Hummelbeobachtung der Pollengewinn bei Nutzung jeder der auf einer Untersuchungsfläche vorkommenden Pflanzenarten erhoben wurden. In einem zweiten Schritt wurde dann der faktische Pollengewinn mit dem jeweils maximal möglichen verglichen.

Fig. 7.13: Potential pollen gain and energy expenditure of bumblebee species as percentage of lowest expenditure and highest gain respectively. For data source see fig. 7.7. The proportion of the highest possible pollen gain was surveyed by calculating the pollen gains of each of the occurring plant species on a study plot. In a second step the real pollen gain was compared with the highest possible value.

Abb. 7.14 stellt den potentiellen Pollengewinn und den Energieverbrauch der Sammelflüge der dem Wahrscheinlichkeitsmodell (vgl. Abb. 7.12) gegenüber. Von den ♂♂ zeigte nur *B. wurflenii* keine deutliche Tendenz zur Reduktion des Energieverbrauchs. Alle übrigen Arten reduzierten den Energieverbrauch gegenüber einem wahllosen Blütenbesuch deutlich und keine dieser Arten zeigte einen Energieverbrauch von über 12% über dem jeweiligen Minimum. Eine Erhöhung des potentiellen Pollengewinns ist dagegen nicht festzustellen (Abb. 7.13). Dies kontrastiert für die meisten Arten mit den Befunden beim Nektargewinn (Abb. 7.10). Bei den ♀♀ ist dieser Befund weniger deutlich.

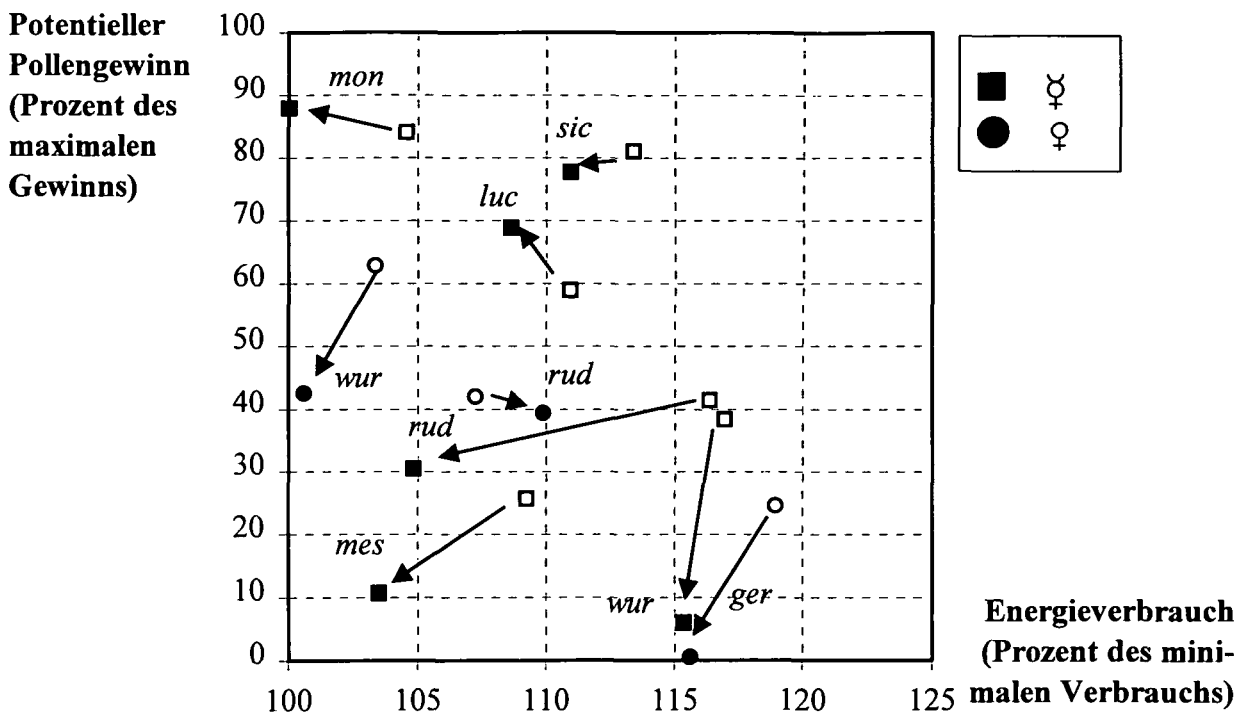


Abb. 7.14: Trends der Hummelarten und -kasten für potentiellen Pollengewinn und Energieverbrauch beim Blütenbesuch. Weiße Punkte: Potentieller Pollengewinn und Energieverbrauch (als Prozent des maximalen Gewinns und minimalen Verbrauchs) bei Nutzung aller potentiellen Nahrungspflanzen nach ihrer Häufigkeit (Wahrscheinlichkeitsmodell); Schwarze Punkte: Potentieller Pollengewinn und Energieverbrauch (als Prozent des maximalen Gewinns und des minimalen Verbrauchs) beim realen Blütenbesuch; Der Pfeil zeigt den Abstand der Mittelwerte des realen Blütenbesuchs von denen des Wahrscheinlichkeitsmodells.

Fig. 7.14: Trends of bumblebee species and castes in their potential pollen gain and energy expenditure when visiting flowers. White symbols: Potential pollen gain and energy expenditure (as percentage of highest gain and lowest expenditure) when exploiting all food plants according to their frequency (probability model). Black symbols: Potential pollen gain and energy expenditure (as percentage of highest gain and lowest expenditure respectively) in actual flower visitation; The arrow indicates the distance of means of actual flower visitation and those of the probability model.

7.3.6. Unterschiede der Sammelstrategie zwischen den einzelnen Arten

Tab. 7.7 zeigt die energetisch relevanten Faktoren, die für die Optimierung des Sammelverhaltens Bedeutung haben können: Energiegewinn pro Blüte, Energiegewinn pro Zeit, Energieverbrauch pro Zeit, Netto-Energiebilanz (= Energiegewinn - Energieverbrauch) und Energieeffizienz (Netto-Energiebilanz/Energieverbrauch) pro Zeit. Die Hummelarten wurden danach gruppiert, ob sie gegenüber dem Wahrscheinlichkeitsmodell den Energiegewinn maximierten und/oder den Verbrauch minimierten. Die Zuordnung von *B. pratorum* war schwierig. Zwar zeigte er wie die Arten der ersten Gruppe keine größere Abweichung vom Wahrscheinlichkeitsmodell, doch lag der Energieverbrauch näher am Optimalwert als bei den Arten der ersten Gruppe. Hierin glich er *B. pyrenaeus* und *B. ruderarius*.

Tab. 7.7: Ökonomische Faktoren mit potentieller Relevanz für das Nektarsammeln der Hummelarten.

a: Mittlerer Anteil am jeweils erreichbaren Maximum und Minimum (Energieverbrauch).

b: Veränderung dieser Indikatoren bei den Sammelflügen gegenüber einem Wahrscheinlichkeitsmodell nichtselektiven Blütenbesuchs. Berücksichtigt sind alle Blütenbesuche durch ♂♂, bei denen Nektar gesammelt wurde. Gr. = Artengruppe (s. Text); Verbr. = Verbrauch.

Table 7.7: Economic factors with potential relevance to foraging flights of bumblebee species.

a: Mean proportion of the obtainable maximum and minimum (energy expenditure).

b: Variation of these indicators between real foraging flights and the probability model with non-selective flower visitation. All flower visits of ♂♂ in which nectar was collected are included. Gr. = species group (see text); Verbr. = expenditure.

Gr.	Art	a: Prozent des Optimalwertes					b: Differenz: Blütenbesuch - Modell				
		Gewinn /Blüte	Gewinn /Zeit	Verbr. /Zeit	Bilanz /Zeit	Effizienz	Gewinn /Blüte	Gewinn /Zeit	Verbr. /Zeit	Bilanz /Zeit	Effizienz
1	<i>B. hortorum</i>	96,70	73,72	108,24	72,92	68,26	5,69	-1,84	0,58	-2,33	-8,36
1	<i>B. mendax</i>	79,45	69,39	108,95	67,32	64,02	5,49	2,80	-1,36	-6,36	-13,73
1	<i>B. wurflenii</i>	73,18	77,33	109,95	74,95	71,18	-12,31	-3,02	-2,95	-3,09	-2,62
2	<i>B. pratorum</i>	32,09	67,78	104,43	55,39	44,81	-37,27	-1,27	-2,29	-8,85	-19,99
2	<i>B. pyrenaicus</i>	63,21	77,94	105,22	65,33	62,61	-16,87	-11,16	-16,00	-14,91	-22,16
2	<i>B. ruderarius</i>	15,64	37,67	104,86	27,01	27,68	-18,73	-16,97	-5,25	-24,47	-25,86
3	<i>B. soroeensis</i>	72,21	91,94	102,41	84,60	83,16	-15,31	10,03	-8,34	-2,11	4,40
3	<i>B. monticola</i>	77,47	93,26	102,89	91,07	86,71	-6,55	1,69	-11,93	16,77	-1,22
3	<i>B. lucorum</i>	42,77	90,20	102,85	86,24	86,95	-21,91	3,41	-18,34	3,71	3,10
3	<i>B. sichelii</i>	50,24	88,89	109,19	79,56	69,25	-29,09	10,42	-4,66	-4,10	-12,07
3	<i>B. mesomelas</i>	26,91	63,86	102,89	67,52	66,45	-5,58	8,08	-6,79	-4,02	4,86

Abb. 7.15. zeigt die Resultierenden, die sich ergeben, wenn die Mittelwerte des Wahrscheinlichkeitsmodells auf „0“ gesetzt und die Artengruppen zusammengefaßt werden (gewichtetes Mittel).

- Die Arten der Gruppe 1 (*B. hortorum*, *B. mendax*, *B. wurflenii*) bevorzugten langröhriige Blüten und zeigten kaum eine Differenz von Energiegewinn und -verbrauch pro Zeit gegenüber dem Wahrscheinlichkeitsmodell. Allerdings nutzten sie die Blüten mit dem größten Nektarangebot pro Blüte (Tab. 7.1).
- Die Arten der zweiten Gruppe (*B. pratorum*, *B. pyrenaicus* und *B. ruderarius*) zeigten ein deutlich anderes Verhalten. Bei ihnen nahmen die Werte für den Energiegewinn (x) und diejenigen für dem Energieverbrauch (y) gegenüber dem reinen Wahrscheinlichkeitsmodell ab (-6,62%*x*; -20,47%*y*).

- Die übrigen Arten minimierten den Verbrauch und maximierten den Gewinn (-6,83%x; +19,75%y).

Alle drei Gruppen unterschieden sich sowohl hinsichtlich des Energieverbrauchs wie des Energiegewinns signifikant voneinander (t-Test, p jeweils $> 99,99\%$). In der dritten Artengruppe korrelierten die Erhöhung des Energiegewinns und die Senkung des Verbrauchs (jeweils gegenüber dem Wahrscheinlichkeitsmodell) signifikant negativ. ($r = 0,7884$, $n = 5$, $p > 95\%$). Arten, die den Energieverbrauch stärker senkten, nahmen damit eine weniger starke Erhöhung des Energiegewinns in Kauf und umgekehrt. Bei den Arten der ersten und zweiten Gruppe konnte dieser Zusammenhang nicht nachgewiesen werden. Auch bei Analyse aller Daten aller Arten zusammen ergab sich keine signifikante Korrelation. Der geschilderte Mechanismus wirkt also offensichtlich nur innerhalb der Artengruppe, die für die Blütenwahl einen Kompromiß zwischen Maximierung des Energiegewinns und Minimierung des Verbrauchs eingeht.

Beim Pollensammelverhalten unterschieden sich die drei Gruppen ebenfalls deutlich (Abb. 7.14).

- Artengruppe 1: *B. wurflenii* und *B. gerstaeckeri* (von *B. hortorum* und *B. mendax* lagen zu wenig Daten vor) ernteten im Mittel über 20% weniger Pollen, als sie ernten könnten, wenn sie alle Blüten nur nach ihrer Häufigkeit nutzen. Sie sparten dabei auch nicht nennenswert an Energie gegenüber dem Wahrscheinlichkeitsmodell.
- Artengruppe 2: *B. ruderarius* (von *B. pyrenaicus* und *B. pratorum* lagen zu wenige Daten vor) senkte den Energieverbrauch im Vergleich zum Wahrscheinlichkeitsmodell am stärksten, erntete aber auch weniger Pollen, als ein Blütenbesuch ohne jede Präferenz ergeben hätte.
- Artengruppe 3 bewegte sich hinsichtlich des Energieverbrauchs wie auch des potentiellen Pollengewinns nahe am Wahrscheinlichkeitsmodell.

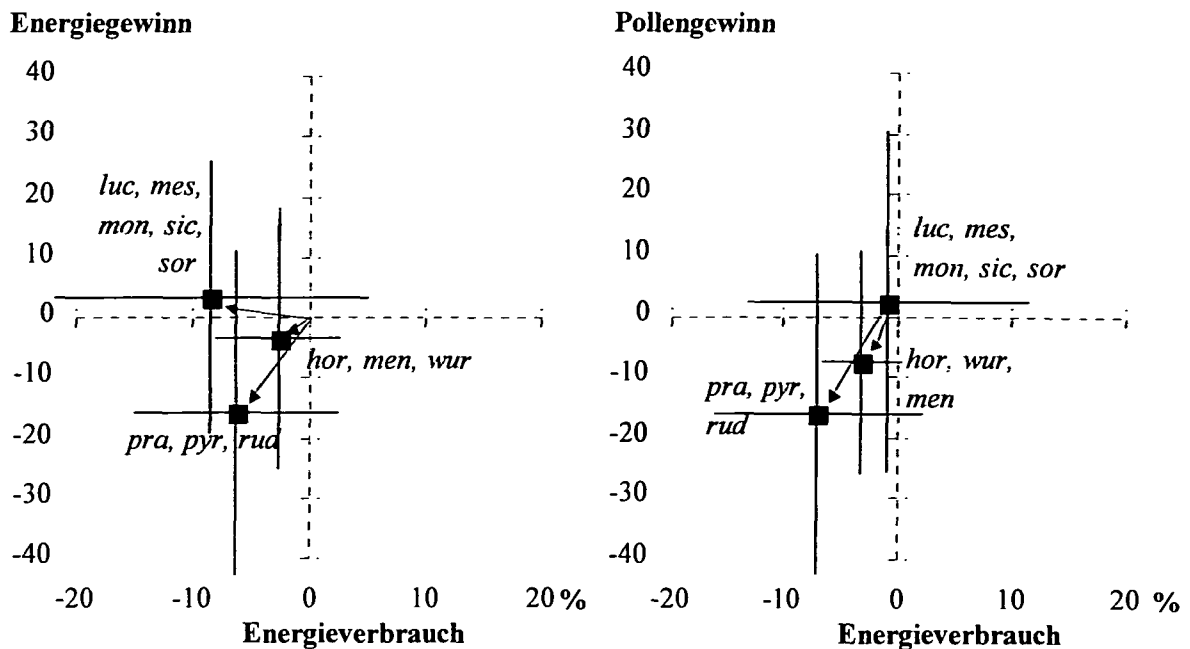


Abb. 7.15: Prozentueller Unterschied des Energiegewinns und potentiellen Pollengewinns sowie des Energieverbrauchs zwischen realen Blütenbesuchen und einem Modell nichtselektiven Blütenbesuchs durch ♂♂ der drei Artengruppen (= Wahrscheinlichkeitsmodell [s. Abb. 7.9 und 7.14]). Die Gruppierung der Arten erfolgt wie in Abb. 7.10.b. Pflanzenarten mit insgesamt mindestens drei Hummelbesuchen wurden als potentielle Nahrungspflanzen berücksichtigt. Nur Hummelarten mit mindestens fünf Nachweisen von Blütenbesuchen durch ♂♂ wurden ausgewertet.

Nullpunkt: Energiegewinn und -verbrauch nach dem Wahrscheinlichkeitsmodell;

Endpunkt des Pfeiles: Energiegewinn und -verbrauch des realen Blütenbesuchs;

Fehlerlinien: Standardabweichung.

Fig. 7.15: Difference in percentage of energy gain, potential pollen gain and energy expenditure between actual flower visits and a model of non-selective flower visitation by ♂♂ of the three species groups (= probability model [see fig. 7.10 and 7.15]). Grouping was made as in fig. 7.11b. Plant species with at least three bumblebee visits were considered as potential food sources. Only bumblebee species with at least five records of flower visits by ♂♂ were evaluated.

Zero point: Energy gain and expenditure according to probability model ;

Final point of the arrow: Energy gain and expenditure of actual flower visitation;

Error lines: Standard deviation.

Die Differenzen des potentiellen Pollengewinns waren zwischen *B. wurflenii* (Artengruppe 1), und der Artengruppe 3 (*B. lucorum*, *B. mesomelas*, *B. monticola*, *B. sichelii* und *B. soroeensis*) signifikant verschieden (t-Test für ungleiche Varianzen, $p = 95,49\%$). *B. ruderarius* (Artengruppe 2) unterschied sich von keiner der beiden anderen Gruppen signifikant. Dagegen investierte er signifikant weniger Energie als die beiden anderen Artengruppen, die sich wiederum darin voneinander nicht unterschieden.

7.4. Diskussion

Ob und inwieweit Hummel ihr Nahrungssammeln optimieren, war Gegenstand zahlreicher Untersuchungen der letzten zwei Jahrzehnte (z.B. CHARNOV 1976, PYKE, PULLIAM & CHARNOV 1977, HEINRICH 1979b, 1979c, HODGES 1985a, 1985b, CHEVERTON, KACELNIK & KREBS 1985, WOODWARD & LAVERTY 1992) und hat trotz berechtigter Kritik an einem zu dogmatischen Gedankengebäude (HEINRICH 1983), das insbesondere die evolutionären Zwänge vernachlässigte (CHEVERTON, KACELNIK & KREBS 1985, STEPHENS & KREBS 1986) zu einem Satz weithin anerkannter Theorien des Optimal Foraging blütenbesuchender Insekten geführt. Viele davon konnten auch in anderen ökologischen Systemen bestätigt werden. Im Mittelpunkt des Interesses stand bisher allerdings fast immer das Verhalten einer kleinen Gruppe von Tieren mit einer beschränkten Wahlmöglichkeit an Ressourcen. Im konkreten Fall wurde häufig das Verhalten von Hummeln weniger Arten an einzelnen Infloreszenzen oder an wenigen natürlichen oder künstlichen Arten von Blüten getestet. Die Prüfung des „optimal foraging theorems“ an komplexeren Gesellschaften mit einer breiteren Nahrungswahlmöglichkeit stand - u.a. wegen des beträchtlichen notwendigen Datenmaterials - aus.

Hummeln bieten sich als Objekte dafür an: Einerseits sind viele Daten über den Energiestoffwechsel bekannt (HEINRICH 1979B, SOWIG 1988). Andererseits verarbeiten Bienen nur zwei Ressourcen, Nektar und Pollen. Zumindest Quantität und Qualität des von den einzelnen Pflanzenarten angebotenen Nektars ist - bei einigem Zeitaufwand - gut meßbar, und die Größe des Blütenangebotes ist leicht zu erheben.

Mit dieser Arbeit wird ein erster Versuch unternommen, zu überprüfen, wie weit das Nahrungssammeln der Hummeln im Feld „optimal“ ist. Allerdings muß man sich mit einigen

Einschränkungen abfinden, wenn man den Energiehaushalt komplexerer Blüten-Bestäuber-Systeme ermitteln will.

- Nicht von allen Pflanzenarten wurden Nektar- und Pollenproben gesammelt. Arten, die nicht von Hummeln befliegen wurden, wurden nicht berücksichtigt. Wir gehen von der gut begründeten Annahme aus, daß geringe Attraktivität einer Pflanzenart für Hummeln durch zu geringes oder schlecht ausbeutbares (z.B. durch zu hohe Konzentration) Ressourcenangebot verursacht ist (HEINRICH 1979b). Im Einzelfall können es auch das zu seltene Vorkommen und die damit verbundenen zu hohen Ausbeutungskosten gewesen sein, die dazu führten, daß bestimmte Pflanzenarten im Laufe dieser Untersuchung nie von Hummeln besucht wurden. In seltenen Fällen kann fehlender Hummelbesuch auch durch die mangelnde Wahrnehmbarkeit der Blüten verursacht sein (DAUMER 1958). Bis auf diesen letzten Fall sind es dagegen wohl meist ökonomische Gründe, die zur Ausbeutung der einen und zur Nichtbeachtung einer anderen Pflanzenart führt. Eine erste Optimierung des Sammelverhaltens erfolgt also bereits durch die weitgehende Nichtbeachtung nichtlukrativer Pflanzenarten (vgl. HEINRICH 1979a).
- Das Nektar- und Pollenangebot wurde nur in bestimmten Beständen einer Pflanzenart erhoben und die Werte wurden dann für alle Exemplare der betreffenden Art verallgemeinert. Eine Vielzahl von edaphischen und mikroklimatischen Faktoren (OERTEL 1946, HOCKING 1968, CORBET et al. 1979, CORBET, UNWIN & PRYS-JONES 1979, BERTSCH 1983) sowie unterschiedliche Intensität des Blütenbesuchs (PLEASANTS & ZIMMERMAN 1979, BERTSCH 1987) kann in verschiedenen Gebieten zu einer Veränderung der aktuellen Ressourcenlevel führen. Besonders verschiedene Temperatur und Sonneneinstrahlung beeinflussen die Nektarproduktion (HOCKING 1968). Die Einschränkung der Nektarmessungen auf „Schönwettertage“ (zur Definition s. Kap. 5.2.1) kann diese Variationsquelle nur teilweise eliminieren. Andererseits ist der „standing crop“ einer Blüte das Produkt längerer Nektarsekretion und insofern gegen kurzfristige Wetteränderungen abgepuffert.
- Das Nektar- und Pollenangebot wurde nur zu wenigen Zeiten im Jahresverlauf erhoben und die Werte wurden dann auf die gesamte Blühzeit der Pflanzenart verallgemeinert. Bei langblühenden Arten kann es im Verlauf der Blühzeit zu Änderungen der mikroklimatischen Bedingungen oder der Nutzungsintensität durch Blütenbesucher kommen, womit sich auch das Ressourcenangebot verändert.
- Die Pollenqualität konnte nicht festgestellt werden. Als relevanter Faktor wurde der Einfachheit halber das Volumen des Pollens angenommen. Allerdings ist bekannt, daß die Zusammensetzung des Pollens verschiedener Arten variiert (PROCTER, YEO & LACK 1996) und es ist wahrscheinlich, daß Bienen nicht nur die Quantität sondern auch die Qualität des Pollens bewerten. Allerdings sind die Kriterien einer solche Bewertung zum jetzigen Zeitpunkt nicht nachvollziehbar und die Rolle, die die Pollenqualität für Sammelentscheidungen von Hummeln spielt, ist nicht abzuschätzen.
- Der Energiegehalt des Nektars wurde nur refraktometrisch gemessen. Dabei konnten Proteine nicht berücksichtigt werden. Außerdem sind durch die verschiedenen Anteile der Komponenten des Nektars leichte Fehler unvermeidlich, Im Regelfall sind sie allerdings bei Bienenblumen vernachlässigbar (KEARNS & INOUE 1993).
- Die Verteilung der Blütenfelder wurde nicht erhoben. Meist ist das Blütenangebot einer Pflanzenart auf einer Fläche geklumpt verteilt, abhängig von der Wuchsform und

verschiedenen Standortskriterien sowie Konkurrenzverhältnissen unter den Pflanzen (vgl. ELLENBERG 1986). Der Anteil von Flügen innerhalb („Kurzflüge“) eines Blütenfeldes und zwischen Blütenfeldern („Langflüge“) ist stark von der Verteilung der Blüten auf einer Fläche bestimmt. Der Anteil von „Langflügen“ und „Kurzflügen“ wurde anhand der Flugzeitaufnahmen errechnet und für jede Pflanzenart verallgemeinert. Standortliche Details konnten dabei nicht berücksichtigt werden. Ebenso wurden von der Anzahl an Blütenbesuchen pro Infloreszenz Durchschnittswerte verwendet, die bei den Flugzeitaufnahmen ausgewertet wurden. Je lohnender Blütenbesuche sind, desto mehr Blüten pro Blütenstand und Blütenfeld werden besucht (HEINRICH 1979b, 1979c). Da die konkrete Nektarverteilung in den Blütenfeldern in einem großräumigen Überblick nicht eruiert ist, mußte auch hier mit den Mittelwerten das Auslangen gefunden werden.

- Die Bearbeitungszeit pro Blüte ist sicher von der Temperatur (LÜTZENKIRCHEN 1983), der Körpermasse, der Proboscis-Corolla-Relation (HARDER 1986), der Komplexität des Blütenbaues und evolutionären „constraints“ in der Blütenbearbeitungs- und Lernfähigkeit verschiedener Hummelarten (VINTROVA 1981, BERG et al. 1984, LAVERTY & PLOWRIGHT 1988) wie auch von der Nektarmenge und -viskosität (HARDER 1986) abhängig. Auch ein Einfluß von Quantität und Qualität der Belohnung auf die Sammelgeschwindigkeit wie bei Honigbienen (SEELEY 1995, GIURFA 1996) ist denkbar.
- Für das in diesem Kapitel verwendete Modell konnten nur die Mittelwerte aller besuchenden Hummelarten pro Pflanzenart verwendet werden. Lediglich die Verlängerung der Bearbeitungszeit kurzröhriger Blüten für Besucher mit langer Proboscis konnte berücksichtigt werden.
- Flügelindices und die daraus errechneten Körpermassen wurden als Mittelwerte verwendet. Verschiedene Körpergröße beeinflusst insbesondere den Energieverbrauch für Thermoregulation und Flug, aber auch die Erreichbarkeit tiefer geborgener Nektarvorräte. Eine starke Körpergrößenvariation der ♂♂ kann zur Folge haben, daß sich die betreffende Art auf Populationsniveau generalistisch verhält (SOWIG 1989). So ist z.B. *B. pascuorum* als Einzelindividuum seiner individuellen Körpergröße (Rüssellänge) nach stark spezialisiert, als Population stark generalisiert (SOWIG 1988, PAULUS 1988).

Die dargestellten Einschränkungen waren unvermeidbar, da für die genaue Errechnung der Netto-Energiebilanz alle genannten Faktoren gleichzeitig bekannt sein müßten. Es ist aber schon unmöglich, den Energiegewinn pro Einzelblüte zu kennen, da für die Messung der Nektar entfernt werden muß. Auch das jeweils aktuelle mittlere Ressourcenangebot aller Pflanzenarten für jede untersuchte Fläche zu jeder Tageszeit zu messen, ist wegen des riesigen Aufwandes kaum durchführbar.

Viele der in ihrer Wirksamkeit nachgewiesenen Effekte dürften sich auf Populationsniveau aufheben, aber wesentlich zur Streuung der Ergebnisse beitragen. Es ist Schicksal der Blütenökologen aber auch der Blütenbesucher, mit hohen Streuungen leben zu müssen.

Ziel dieses Kapitels kann es daher nicht sein, Details mehr oder weniger optimalen Verhaltens einzelner Bienen an einzelnen Blüten zu klären. Es ist aber ein Versuch, die Größe der Pollen- und Energiegewinne, des Energieaufwandes und der Netto-Energiebilanz abzuschätzen. Außerdem soll der Frage nachgegangen werden, inwieweit eine „Optimierung“ des Blütenwahlverhaltens einzelner Arten nachweisbar ist. Eine Verfeinerung des Modells ist bei

Vorhandensein neuer Daten jederzeit möglich und erwünscht, doch wesentliche Ergebnisse lassen sich auch mit den vorhandenen Daten zeigen.

Hummelarten mit langer Proboscis erzielten im Mittel die bei weitem höchsten absoluten Energiegewinne pro Blüte (Tab. 7.1). Der Befund, daß diese Arten gegenüber nichtsektivem Blütenbesuch den Gewinn pro Blüte höchstens unwesentlich erhöhen konnten (Tab. 7.7), irritiert auf den ersten Blick. Er ist darauf zurückzuführen, daß auf den Hochstaudenflächen *Aconitum napellus* s.l., der von allen diesen Arten intensiv besucht wurde, stark dominierte. Deshalb würde auch zufälliger Blütenbesuch auf diesen Flächen annähernd gleich hohe Energiegewinne erzielen.

Wie in Kap. 6.4.4 erläutert, ist die hohe Nahrungsselektivität der Hummelarten mit langer Proboscis darauf zurückzuführen, daß sie insgesamt weniger Pflanzenarten nutzten. Während des Sammelfluges bevorzugten sie allerdings, ebenso wie alle anderen Hummelarten, Bestände, in denen ihre Nahrungspflanzen dominant waren. Würde man den realen Blütenbesuch mit dem Modell zufälligen Besuchs auf Ebene eines größeren Gebietes und nicht nur einzelner Untersuchungsflächen vergleichen, würde diese Maximierung des Energiegewinns pro Blüte durch langrüsselige Arten deutlich. Doch ist offensichtlich nicht das gesamte Untersuchungsgebiet für alle Arten gleich gut zu erreichen, da sie verschiedene Verbreitungsgrenzen mit der Höhe oder mit der Lage im Gebirgsrelief aufweisen (Kap. 3).

Beim gleichzeitigen Sammeln von Nektar und Pollen war der Energiegewinn im Mittel signifikant niedriger als beim reinen Nektarsammeln. Pollen wird bei vielen Pflanzen bei steigender Trockenheit, also gegen Mittag abgegeben (s. Anhang 5.2). Zu diesem Zeitpunkt ist das Nektarangebot oft schon durch Blütenbesucher deutlich reduziert (Anhang 5.1).

Bei den anderen Hummelarten war die Situation hingegen genau umgekehrt. Der höhere Nektargewinn beim Sammeln von Nektar und Pollen gegenüber dem beim reinen Nektarsammeln resultiert zumindest bei den Arten mit kurzer Proboscis aus einer anderen Blütenwahl (Anhang 6.6). Die Glockenblumen (z.B. *Campanula* spp.) wurden von Arten mit kurzer Proboscis intensiv um Pollen besammelt. Sie lieferten die höchsten Nektar- und Pollenangebote pro Blüte (Tab. 5.7), allerdings waren auch die Kosten für die Ausbeutung hoch und die Netto-Energiebilanz pro Zeit war nicht deutlich höher als bei Blüten des Blumentyps 7 (z.B. *Cirsium spinosissimum* oder *Phyteuma orbiculare*) (Tab. 5.8) und sie wurden kaum für reine Nektarbesuche genutzt.

Die signifikanten Unterschiede der Netto-Energiebilanz der einzelnen Arten (Tab. 7.1, 7.2 und 7.3) sind stark vom jeweiligen Blütenangebot beeinflußt. So sind unterschiedliche Präferenzen der einzelnen Hummelarten für verschiedene Höhen und verschiedene Lage im Gebirgsrelief nachweisbar (Abb. 3.3 und 3.4). Artspezifisch verschiedene Körpermassen beeinflussen den Energieverbrauch pro Zeit (SOWIG 1988, HARDER 1986). Deshalb gibt der mittlere Anteil der Netto-Energiebilanz am jeweils erreichbaren Maximum eindeutige Hinweise auf verschiedene Sammelstrategien. Intraspezifische Größen- und Körpermassenunterschiede (SOWIG 1991, 1989) konnten nicht berücksichtigt werden. Sie stellen eine zusätzliche Quelle von Variation dar.

Die Hummelarbeiterinnen kamen bei den reinen Nektarbesuchen auf über 75% des erreichbaren Maximums der Netto-Energiebilanz (Tab. 7.1). Allerdings variierten die Ergebnisse der einzelnen Arten von 31 bis über 95%. Die größte Nähe zum Maximum erreichten die kurzrüsseligen Arten, die geringste die langrüsseligen (bei Königinnen) bzw. die Arten mit mittlerer Proboscislänge (gemessen an den ♂♂). Diese erreichten im Jahresmittel auch die höchste Netto-Energiebilanz (Abb. 7.5). Die Differenz zwischen dem

Wahrscheinlichkeitsmodell (Abb. 7. 10) und dem realen Blütenbesuch zeigt eine je verschiedene Sammelstrategie der drei beobachteten Artengruppen (Abb. 7.16):

Artengruppe 3 bestand nur aus langrüsseligen Hummelarten. Sie optimierten den Energiegewinn pro Zeit nicht, zeigten aber den höchsten Gewinn pro Blüte. Auch der Energieverbrauch pro Zeit wurde von ihnen nicht minimiert. Alle übrigen Arten zeigten dagegen in allen Kasten die ausgeprägte Tendenz, den Energieverbrauch nahe ans erreichbare Minimum zu drücken. Der Befund bezüglich des Energiegewinnes ist schwieriger. Während einige Arten den Energiegewinn gegenüber dem Wahrscheinlichkeitsmodell erhöhten und so die Netto-Energiebilanz und die Energieeffizienz erhöhten (Tab. 7.7: Artengruppe 3), nahmen *B. ruderarius* und *B. pratorum* sowie in geringerem Maß *B. pyrenaicus* (Artengruppe 2) sogar eine Erniedrigung des Nektargewinnes hin, um den Energieverbrauch zu minimieren.

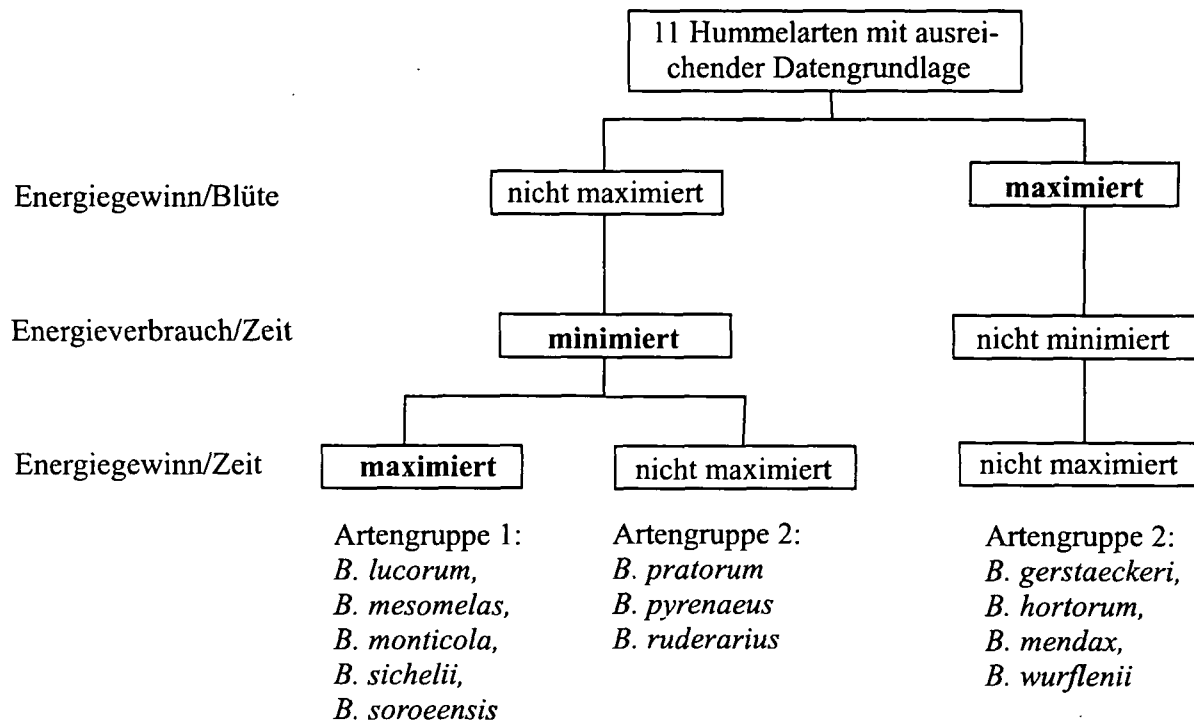


Abb. 7.16: Maximierung bzw. Minimierung verschiedener ökonomischer Parameter des Nektarsammelns durch ♂♂ der Hummel-Artengruppen.

Fig. 7.16: Maximization or minimization of various economic parameters of nectar foraging by ♂♂ of bumblebee species-groups.

Innerhalb der Artengruppe 1 korrelierten Erniedrigung des Verbrauchs und Steigerung des Gewinnes signifikant negativ (Kap. 7.3.6). Es existierte also ein Gradient zwischen Arten, die den Verbrauch weniger minimieren und stärker auf eine Maximierung des Energiegewinnes setzen bis zu Arten, die sehr wenig Energie verbrauchen, dafür aber auch die Gewinne gegenüber dem Wahrscheinlichkeitsmodell nur gering steigern können. Artengruppe 2 ist der Endpunkt der Tendenz. Die Arten dieser Gruppe minimierten den Verbrauch stark und riskierten dafür sogar eine gegenüber nichtselektivem Blütenbesuch niedrigeren Gewinn.

Eine eindeutige Maximierung der Netto-Energiebilanz (HARDER & REAL 1987) oder der Energieeffizienz, wie sie bei Honigbienen gefunden wurde (CHEVERTON, KACELNIK & KREBS 1985, KACELNIK, HOUSTON & SCHMID-HEMPEL 1986, SEELEY 1995), über alle Arten konnte

in dieser Untersuchung nicht festgestellt werden. Stattdessen liefert die artspezifisch verschiedene Maximierung des Energiegewinns pro Blüte bzw. pro Zeit und des Verbrauchs pro Zeit gute Erklärungsmöglichkeiten für die gefundenen Blütenbesuchsmuster. Die Maximierung der Energieeffizienz bei Honigbienen könnte sich als Anpassung an die Erfordernisse des Bienenstocks herausentwickelt haben, der seine Ressource „Sammlerin“ mit beschränkter „Verwendungsdauer“ möglichst optimal einsetzen möchte (CHEVERTON, KACELNIK & KREBS 1985). Eine solche Strategie ist nur denkbar, wenn es einen Austausch der einzelnen Sammlerinnen über Gewinn und Aufwand bei der Ausbeutung einer Pflanzenart gibt (vgl. SEELEY 1995). Auch CHEVERTON, KACELNIK & KREBS (1985) stellen fest, daß die Situation bei Hummeln, die keinen solchen Informationsaustausch im Volk besitzen, anders sein könnte. Gemeinhin geht man bei Hummeln bisher von einer Maximierung der Netto-Energiebilanz aus (HARDER & REAL 1987). Doch wurde zumeist nur die optimale Nutzung einer oder weniger zur Verfügung stehender Blüten untersucht. Das Problem, das hier interessiert, ist jedoch die Wahl der optimalen Pflanzenart. Die zugrunde liegenden Mechanismen könnten durchaus verschieden sein, zumal beim Wechsel der Pflanzenart Lernerfahrungen eine Rolle spielen und die Bereitschaft, ein Suchmuster aufzugeben und ein neues einzulernen verschieden hoch sein kann. Es geht also auch hier um ein Problem der „constraints“. Welche Mechanismen den in dieser Untersuchung nachgewiesenen zwischenartlichen Unterschieden der Strategie zur Wahl der optimalen Pflanzenart zugrunde liegen, können nur Laboruntersuchungen beantworten. Dabei müßten verschiedene Arten getrennt auf Minimierung des Verbrauchs und Maximierung des Gewinns getestet werden. PRYS-JONES & CORBET (1987) fanden bei verschiedenen Arten eine unterschiedlich starke Tendenz, Blüten in Köpfchen und großen Infloreszenzen im Sitzen zu nutzen. Sie konnten diese Differenzen auf Stoffwechselunterschiede zurückführen. Es erscheint naheliegend, die beobachteten Differenzen der Sammelstrategie auf die gleichen oder ähnliche Unterschiede des Metabolismus zurückzuführen.

Bei pollensammelnden Hummeln ergaben sich etwas andere Befunde. Nur *B. ruderarius* sparte gegenüber rein zufälligem Blütenbesuch nennenswert Energie ein. *B. mendax* und *B. wurflenii* wiesen wie bei den Nektarbesuchen einen Energieverbrauch auf, der sich nicht signifikant vom Wahrscheinlichkeitsmodell unterschied, erreichten aber nur einen um über 20% niedrigeren potentiellen Pollengewinn. Dagegen kamen die übrigen Arten im Mittel sowohl beim potentiellen Pollengewinn wie beim Energieverbrauch auf Werte, die sich nicht signifikant vom Wahrscheinlichkeitsmodell unterschieden. Das Pollenangebot einer Blüte dürfte wesentlich schwieriger einzuschätzen sein als das Nektarangebot (HODGES & MILLER 1981, HAYNES & MESLER 1984), wengleich nachgewiesen ist, daß Hummeln den Pollenertrag maximieren können (HARDER 1990). Allerdings befassen sich diese Arbeiten mit Hummelbesuchen an reinen Pollenblumen. Solche Blütenbesuche stellten aber im Gebiet eine verschwindende Minderheit dar. Auch beim Pollensammeln ist zwischen der Maximierung des Pollengewinns als Strategie zur optimalen Nutzung einer gewählten Pflanzenart und der Maximierung des Gewinns durch Wahl der optimalen Pflanzenart zu unterscheiden. Das Pollenangebot einzelner Blüten variierte stärker als das Nektarangebot (Tab. 5.6) Erhöhte Varianz führt bei Nektar und wohl auch bei Pollen zu weniger optimalem Sammelverhalten (OTT, REAL & SILVERFINE 1985). Zudem ist die Wahrnehmung des Pollengewinns einer Blüte schwieriger als die des Nektargewinns, zumal verschiedene Pflanzen den Pollen auf unterschiedliche Weise darbieten. Erschwert wird die Analyse durch die Tatsache, daß nur ein Teil aller Blütenbesuche, bei denen Pollen gesammelt wurde, ausschließlich dem Pollensammeln galten. Nur 11,6% aller pollensammelnden Hummeln sammelten offensichtlich ausschließlich Pollen. Der Nachweis, was an einer Blüte gesammelt wird, ist aus zwei Gründen fehleranfällig: Ein Teil der Hummeln, die neben Nektar auch Pollen

sammeln, bleibt unentdeckt, weil sie am Beginn eines Sammelfluges noch kein Pollenhöschen haben. Dieser Anteil dürfte eher gering sein. Zweitens ist bei vielen Blüten nur schwer zu unterscheiden, ob zusammen mit dem Pollen auch Nektar gesammelt wird, weil der Blütenanflug genau gleich geschieht wie beim Nektarsammeln und oft auch der ausgestreckte Rüssel in die Blüte geführt wird. Jedenfalls ist davon auszugehen, daß bei den meisten Arten Blütenbesuche, bei denen die Hummeln ein Pollenhöschen tragen, mehrheitlich dem gleichzeitigen Sammeln von Nektar und Pollen dienen (vgl. PRYS-JONES & CORBET 1987). Da reine Pollensammelflüge bei Hummeln im Gegensatz zur Honigbiene (SEELEY 1995) selten sind, liegen meist zwei unterschiedliche Ziele vor. Die vorliegenden Daten lassen vermuten, daß in diesen Fällen eher die Netto-Energiebilanz optimiert wird als der Pollengewinn (Abb. 7.15). Denn keine der drei Artengruppen der Hummeln erhöhte den potentiellen Pollengewinn gegenüber nichtselektivem Blütenbesuch deutlich. Die Daten von ♂♂, die nur Pollen sammelten, konnten wegen zu geringer Beobachtungszahlen nicht dahingehend analysiert werden.

Die hier postulierte Pflanzenwahl nach verschiedenen Optimierungskriterien führt zu einer Aufteilung der Ressourcen. Zwar kann es zu Überschneidungen der für jede Artengruppe optimalen Blüten kommen, doch bei stärkerer Absenkung des Ressourcenangebotes sollten sich Arten mit verschiedener Strategie verschieden verhalten. Weitere nachgewiesene Mechanismen der Ressourcenaufteilung sind:

- Höhe und Lage im Gebirgslief (s. Kap. 3; vgl. AMIET 1996),
- phänologische Unterschiede (SIIVONEN 1942, NEUMAYER 1992, GOODWIN 1995),
- verschiedene Proboscislänge (Kap. 6.3.3.1.2, INOUE 1980, vgl. NEUMAYER 1992, vgl. FARNBERGER & PAULUS 1996). Damit in Zusammenhang stehen Blumentyp und Ressourcenreichtum pro Blüte (Kap. 5.3.3) sowie die durchschnittliche Blühdauer (NEUMAYER 1992),
- verschiedene Körpergrößenvariation einer Art (PAULUS 1988, SOWIG 1991),
- Bevorzugung kleinerer Blütenfelder durch langrüsselige Arten (SOWIG & PAULUS 1988, SOWIG 1989) und großer Blütenfelder durch kurzrüsselige Arten,
- Bevorzugung verschiedener Areale an einem Blütenstand gekoppelt mit verschieden hoher Sammelgeschwindigkeit (MORSE 1982, vgl. VINTROVA 1981).

8. Die Rolle verschiedener Vegetationseinheiten des Hochgebirges für die Hummelgemeinschaft. Analyse der großräumigen Verteilung von Hummeln und Blüten mit Hilfe von GIS

8.1. Einleitung

Hummeln nutzen verschiedene Vegetationseinheiten in verschiedenem Maß. Das Ausmaß dieser Nutzung variiert im Jahresverlauf. Neben dem Angebot an Blütenpflanzen pro Flächeneinheit und deren Ressourcenangebot spielt auch das Flächenausmaß der Vegetationseinheit und deren Verzahnung eine wichtige Rolle dafür, wie groß die „carrying capacity“ einer Landschaft für Blütenbesucher ist. Um ein Bild vom realen

Ressourcenangebot oder von der aktuellen Verteilung der Hummelgemeinschaft auf verschiedene Flächentypen zu bekommen, ist es notwendig, den Anteil dieser Teilflächen am Gesamtbiotop zu kennen. So stellen z.B. Zwergstrauchgesellschaften und alpine Rasen einen wesentlich höheren Anteil an der Gesamtfläche über der Waldgrenze als Hochstaudenfluren (vgl. KÖRNER 1989). Diese Daten können dann mit Abundanzdaten (s. Kap. 3.3.4.) bzw. Daten zum Ressourcenangebot der Pflanzengesellschaften (s. Kap. 3.2.4.) verschnitten werden. Die Verzahnung verschiedener Landschaftselemente ist in Gebirgen stark (KLOTZ 1990). Deshalb wird hier angenommen, daß alle Hummelarten im Mittel alle wesentlichen Vegetationseinheiten gleich gut erreichen können. Dies mag nicht für jedes einzelne Nest zutreffen, doch bei mehr oder weniger zufälliger Nestverteilung sollten alle Arten im Mittel alle Vegetationseinheiten gleich gut erreichen können. Zur Abschätzung der Größe der gesamten Hummelgemeinschaft eines größeren Gebietes ist ebenfalls die Kenntnis des Flächenanteils der betreffenden Vegetationseinheiten unerlässlich. Die Beantwortung folgender Fragen ist Ziel dieses Kapitels:

- Wie viele Hummeln gibt es im gesamten Untersuchungsgebiet?
- Welche Flächen haben eine besondere Bedeutung für die Hummelgemeinschaft?
- Welches Nektarzucker- und Pollenangebot stellen die einzelnen Vegetationseinheiten im Jahresverlauf für Hummeln zur Verfügung?
- Wie verhält sich die Hummelabundanz zum relevanten Blütenangebot über ein größeres Gebiet im Jahresverlauf?
- Zu welchen Zeiträumen sind die Nahrungsressourcen im Minimum und ist das System demzufolge besonders anfällig gegenüber Eingriffen?

8.2. Material und Methoden

Zur Gewinnung der Daten über die Hummelabundanz und das Blütenangebot: s. Kap. 3 und 4.

Zur Zuordnung der einzelnen Untersuchungsflächen zu den Vegetationseinheiten s. Kap. 4.2.1.

Mittels GIS wurde der flächenmäßige Anteil der einzelnen Pflanzengesellschaften errechnet. Datengrundlage war die Vegetationskartierung von SCHIECHTL & STERN (1985). Durch Überlagerung der botanischen Daten mit einem Höhenmodell wurden Flächen unter 1800 m NN (ungefähre Grenze des geschlossenen Waldes) ausgeschieden. Die ausgewertete Fläche ist ein unregelmäßiges Polygon, umfaßt das hintere Fuscher Tal. (Abb. 8.1) und mißt 58,07 km². 23,46% der Gesamtfläche entfallen auf die Kategorien 70 (Gletscher), 80 (Gewässer) und 90 (Sonstige Flächen [Montane und subalpine Schuttfluren und Bebauung]) nach SCHIECHTL & STERN (1985). Nach Abzug dieser Flächentypen bleibt eine Vegetationsfläche von 44,44 km².

SCHIECHTL & STERN (1985) stellten im untersuchten Gebiet (Abb. 8.1) 37 von insgesamt 67 in ihrer Karte verwendeten Vegetations- und Geländeeinheiten fest. In dieser Arbeit wurden nur die 24 Vegetationseinheiten, die mindestens 0,1% der Vegetationsfläche von 44,44 km² ausmachten, berücksichtigt. Tab. 8.1.a zeigt diese Flächen.

Vegetationseinheiten sind nicht das Raster, das Blütenbesucher verwenden. Sie orientieren sich stattdessen am Angebot attraktiver Blüten, die oft in verschiedenen Vegetationseinheiten vorkommen. Mit Hilfe pflanzensoziologischer Grundlagenwerke (RUNGE 1980, ELLENBERG

1982, REISIGL & KELLER 1987 UND 1989, OBERDORFER 1990, GRABHERR & MUCINA 1993, WILMANN 1993) wurden die Vegetationseinheiten auf ihr Angebot an Pflanzen untersucht, die 1. für Hummeln attraktiv waren und 2. in höherer Stetigkeit vorkamen. Bei weitgehender Übereinstimmung der Artengarnitur dieser Pflanzen in zwei Vegetationseinheiten wurden diese zusammengefaßt (Tab. 8.1.b). Folgende Zusammenfassungen lassen sich nicht allein durch die Artengarnitur der Pflanzen mit Attraktivität für Hummeln erklären:

1. Das Caricion curvulae (Tab. 8.1a., Nr. 6) und das Luzuletum alpino-pilosae (Nr. 4.) wurden mit dem Loiseleurietum und Empetro-Vaccinietum (Nr. 21.) zusammengefaßt. Je zwei dieser Vegetationseinheiten zählen zu den Zwergstrauchgesellschaften und zwei zu den alpinen Rasen. Diese unterscheiden sich kaum in ihrem für Hummeln relevanten Blütenangebot. In den großen Höhen ist außerdem die Verzahnung der genannten Vegetationseinheiten sehr stark. Da auch auf den Untersuchungsflächen 4 und 6 diese Einheiten verzahnt waren, erscheint dieses Vorgehen für den vorliegenden Zweck naheliegend, da das Mosaik von Zwergsträuchern und Rasenelementen an der oberen Höhengrenze der Zwergstrauchgesellschaften und in der Nähe von Windkanten sehr kleinflächig strukturiert ist.

2. Für die vorliegende Arbeit wurden die Hochstaudenfluren mit den Alpenampferfluren zusammengefaßt, zumal es viele Übergänge gibt. Vom Bestand an Blütenpflanzen mit hoher Attraktivität für Hummeln her besehen (RUNGE 1980, OBERDORFER 1990) erscheint dies naheliegend, obwohl einige für Hummeln attraktive Hochstaudenpflanzen im reinen Rumicion alpini nicht vorkommen. Diese traten jedoch in ihrer Bedeutung gegenüber den wenigen äußerst attraktiven Arten stark zurück (Anhang 6.4 und 6.5) und SCHIECHTL & STERN (1985) geben für das reine Rumicion alpini im Gebiet nur ein äußerst geringes Flächenausmaß an.

Als Abundanzwerte der Hummeln wurden die mittlere Abundanz a über die ganze Saison und die Maximalabundanz a_{Max} als Mittelwert der drei Maximalwerte beider Beobachtungssaisonen errechnet. a_{Max}/a wurde als Index der Saisonalität verwendet.

Für die Errechnung des Nektar- und Pollenangebotes der Vegetationseinheiten wurden die Werte des Nektar- und Pollenangebotes der einzelnen Pflanzenarten (Tab. 5.3 und Tab. 5.6) mit denen des Blütenangebotes dieser Arten pro Fläche multipliziert.

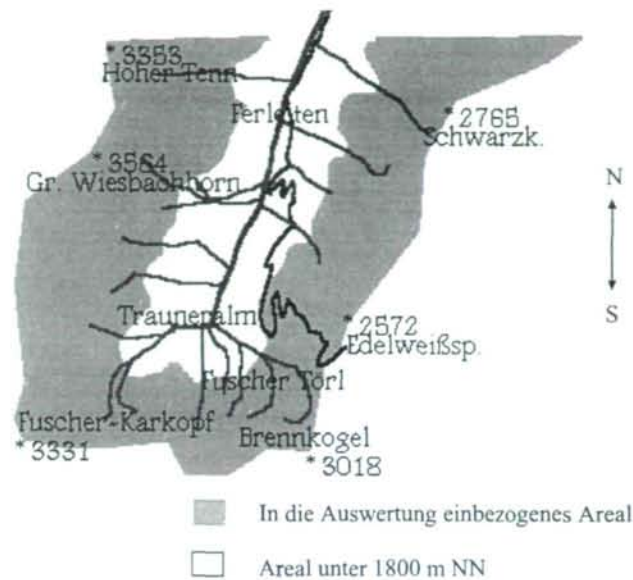


Abb. 8.1: Lage der für die GIS Analyse ausgewählten Fläche im Fuschertal.

Fig. 8.1: Location of the area selected for GIS-analysis in the Fuschertal.

Tab. 8.1: Vegetationseinheiten im hinteren Fuschertal über 1800 m NN mit mehr als 0,1% Anteil an der Gesamtfläche (a) und deren Zusammenfassung nach dem Vorkommen von Pflanzenarten mit hoher Stetigkeit und Attraktivität für Hummeln (b).

Table 8.1: Vegetation types in the upper Fuschertal above 1800 m NN a.s.l. with more than 0,1% surface proportion of the entire area (a) and their pooling according to occurrence of plant species with high constancy and attractivity for bumblebees (b).

a.

Nr ¹	Vegetationseinheit	für Hummeln attraktive Pflanzen höherer Stetigkeit	Stetigkeit ²	Einheit ³
1	Androsacion alpinae	<i>Saxifraga oppositifolia</i> <i>Saxifraga rudolphiana</i> <i>Silene acaulis</i>	III III III	1
2	Thlaspeion rotundifolii	/		7
4	Luzuletum alpino-pilosae	<i>Soldanella pusilla</i>	V	2
5	Arabidion coeruleae	/		7
6	Caricion curvulae	<i>Primula minima</i> <i>Phyteuma hemisphaericum</i>	III IV	2
8	Caricetum firmae	<i>Gentiana clusiana</i> <i>Pedicularis rostrato-capitata</i> <i>Anthyllis vulneraria</i> <i>Silene acaulis</i>	III III III IV	3

Nr ¹	Vegetationseinheit	für Hummeln attraktive Pflanzen höherer Stetigkeit	Stetigkeit ¹	Einheit ¹	
9	Seslerio semperviretum	<i>Oxytropis montana</i> <i>Pedicularis rostrato-capitata</i> <i>Gentiana clusiana</i> <i>Anthyllis vulneraria</i> <i>Phyteuma orbiculare</i> <i>Lotus corniculatus</i>	II III III IV IV IV	3	
10	Festucetum pseudodurae			4 ¹	
12	Festuco norico-Caricetum ferruginei	<i>Pedicularis foliosa</i> <i>Carduus defloratus</i> <i>Anthyllis vulneraria</i> <i>Phyteuma orbiculare</i> <i>Trifolium pratense</i> <i>Lotus corniculatus</i>	III IV IV IV IV IV	3	
13	Aveno-Nardetum	<i>Campanula barbata</i> <i>Gentiana acaulis</i> <i>Calluna vulgaris</i> <i>Campanula scheuchzeri</i> <i>Trifolium pratense</i> <i>Vaccinium myrtillus</i>	V IV IV IV IV IV	4	
14	Agrostio-Trifolio-Deschampsietum cespitosum	/		4	
21	Loiseleurietum, Vaccinietum	Empetro-	<i>Vaccinium gaultherioides</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i> <i>Vaccinium myrtillus</i> <i>Calluna vulgaris</i>	V V V III	2
23	Rhododendretum ferruginei	<i>Rhododendron ferrugineum</i> <i>Lonicera caerulea</i> <i>Vaccinium myrtillus</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i> <i>Vaccinium gaultherioides</i>	V III V V V	5	
24	Erico-Rhododendretum hirsuti	<i>Rhododendron hirsutum</i> <i>Erica carnea</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i> <i>Vaccinium myrtillus</i>	V V V V	5	
26	Junipero-Callunetum	/			
27	Pinetum mugi	<i>Rhododendron hirsutum</i> <i>Erica carnea</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i> <i>Vaccinium myrtillus</i> <i>Melampyrum pratense</i> <i>Vaccinium gaultherioides</i>	V V V IV IV III	5	
28	Salicetum helveticae	<i>Salix helvetica</i> <i>Adenostyles alliariae</i> <i>Geranium sylvaticum</i>		6	

Nr ¹	Vegetationseinheit	für Hummeln attraktive Pflanzen höherer Stetigkeit	Stetigkeit ²	Einheit ³
30	Alnetum viridis	<i>Adenostyles alliariae</i> <i>Geranium sylvaticum</i>	V IV	6
32+33	Larici-Cembretum + Vaccinio-Rhododendro-Laricetum	<i>Rhododendron ferrugineum</i> <i>Melampyrum sylvaticum</i> <i>Vaccinium myrtillus</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	III IV V V	5
42	Sphagno-Piceetum			5
54+55	Rumicion alpini + Adenostyletalia	<i>Adenostyles alliariae</i> <i>Cicerbita alpina</i> <i>Geranium sylvaticum</i> <i>Aconitum napellus</i>	V IV IV III	6
63	Komplex zwischen 1 und 2	<i>Saxifraga oppositifolia</i> <i>Saxifraga rudolphiana</i> <i>Silene acaulis</i>	III III III	1

b,

Nr.	Vegetationseinheit	Flächenanteil (%)
1	alpine Schuttfluren	14,56
2	Krummseggenrasen, Braunsimsenrasen, Windheiden	5,36
3	± blütenreiche (basiphile) Weiderasen und Bergmäher	19,35
4	± oxyphile Weiderasen und Mäher	11,04
5	Zwergstrauchgesellschaften und zwergstrauchreiche Wälder	13,02
6	Hochstaudengesellschaften und Lägerfluren	1,63
7	ohne für Hummeln attraktive Pflanzenarten	34,17

¹, Nummer der Vegetationseinheit nach SCHIECHTL & STERN (1985);², Stetigkeit der betreffenden Pflanzenarten (zur Methodik s. Kap. 8.2);³, Einheit aus Tab. 8.1.b, zu der die betreffende Vegetationseinheit zusammengefaßt wurde;⁴, = eher basiphile Variante des Festucetum halleri; zur Einordnung s. GRABHERR & MUCINA 1993.

8.3. Ergebnisse

8.3.1. Hummelabundanz in den einzelnen Vegetationseinheiten

Tab. 8.2 zeigt die Hummelabundanzen der einzelnen Untersuchungsflächen. Die höchsten Abundanzwerte (a) wurden auf Fläche 2 und 8 (Hochstaudengesellschaften), sowie auf Fläche 10 (Goldschwingelrasen) festgestellt. Am niedrigsten waren die Hummelabundanzen in beiden Untersuchungsjahren auf den Flächen 3, 4, 5 und 6. Diese höchstgelegenen Untersuchungsflächen waren hauptsächlich mit Borstgras-Weiderasen (Fläche 3), Krummseggenrasen (Flächen 4 und 6) sowie alpinen Schuttgesellschaften (Fläche 5) bestanden. Die durchschnittlichen Abundanzen über alle zehn Untersuchungsflächen betragen 1994: $a = 3,53$ Individuen/1000 m², $a_{\text{Max}} = 15,93$ Ind./1000m², $a_{\text{Max}}/a = 4,52$ Ind./1000m². Die

entsprechenden Werte für 1995 waren: $a = 2,10$ Ind./1000m², $a_{\text{Max}} = 9,05$ Ind./1000m², $a_{\text{Max}}/a = 4,31$ Ind./1000m². Sowohl a als auch a_{Max} der Untersuchungsflächen korrelierten zwischen den beiden Untersuchungsjahren signifikant (a : $r = 0,7575$, $n = 10$, $p > 99\%$; a_{Max} : $r = 0,8570$, $n = 10$, $p > 99,9\%$).

Der Index a_{Max}/a ist ein Maß der Saisonalität der Hummelabundanz einer Fläche. Er bewegte sich zwischen 2,48 und 6,37. In den meisten Vegetationseinheiten belief sich der Wert von a_{Max}/a auf 3 bis 3,5. Der Goldschwingelrasen wies in beiden Jahren die gleichmäßigste Abundanzverteilung über die Saison auf ($a_{\text{Max}}/a = 2,68$). Die stärkste Saisonalität zeigten die Krummseggenrasen und Gensheidespaliere ($a_{\text{Max}}/a = 4,76$), gefolgt von den Hochstaudengesellschaften ($a_{\text{Max}}/a = 4,60$).

Tab. 8.2: Hummelabundanzen (Individuen/1000m²) der Untersuchungsflächen.

a = Mittel über das ganze Untersuchungsjahr; a_{Max} = Mittel der drei Maximalwerte jedes Jahres.

Zur pflanzensoziologischen Charakterisierung der Untersuchungsflächen s. Tab. 2.1.

Table 8.2: Bumblebee abundances (individuals/1000m²) of the study plots.

a = Mean over the entire study year; a_{Max} = Mean of the three highest values of each year.

For plant-sociological characterization of study plots see table 2.1.

Untersuchungsflächen										
1994										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
a	1,23	23,45	0,25	0,50	0,23	0,58	0,55	3,64	1,38	3,48
a_{Max}	4,00	119,67	0,83	3,17	0,83	1,83	2,17	11,52	5,33	10,00
a_{Max}/a	3,25	5,10	3,32	6,34	3,61	3,17	3,95	3,16	3,86	2,87
1995										
a	0,94	6,65	0,36	0,28	0,14	0,19	0,67	5,66	1,50	4,64
a_{Max}	3,33	38,02	1,50	1,00	0,50	1,13	3,33	24,88	5,33	11,50
a_{Max}/a	3,54	5,72	4,17	3,57	3,57	5,95	4,97	4,40	3,55	2,48

Die stärkste Variation von a_{Max}/a zwischen den Untersuchungsjahren zeigten Untersuchungsfläche 4 und 6 (Krummseggenrasen und Gensheidespaliere). Nur wenn die beiden Untersuchungsflächen aus der Analyse ausgeklammert wurden, korrelierte a_{Max}/a zwischen den beiden Untersuchungsjahren signifikant ($r = 0,7919$, $n = 8$, $p > 99\%$). In beiden Jahren korrelierte „ a_{Max}/a “ nicht signifikant mit „ a “ oder mit „ a_{Max} “. Die Saisonalität des Hummelvorkommens auf einer Fläche stand also in keinem Zusammenhang mit der durchschnittlichen Abundanz und der Maximalabundanz.

Mittlere Abundanz a und Maximalabundanz a_{Max} korrelierten in beiden Untersuchungsjahren hochsignifikant (1994: $r = 0,9968$, $n = 10$, $p > 99,9\%$; 1995: $r = 0,9453$, $n = 10$, $p > 99,9\%$). Anhang 8.1 zeigt die Hummelabundanzen auf allen Untersuchungsflächen im Jahresverlauf. Auf der Tauern-Südseite erreichten in beiden Jahren die Untersuchungsflächen 8 (Hochstauden) und 10 (Goldschwingelrasen) die höchsten Abundanzen. Auf der Tauern-Nordseite wies 1995 und besonders 1994 Untersuchungsfläche 2 (Hochstauden) die weitaus höchsten Abundanzen auf (Abb. 8.2: Skala 10-fach vergrößert!). Nach einem sehr späten Beginn des Hummelbflugs kam es auf dieser Fläche zu einer Maximalabundanz von 139,38 Individuen/1000 m²! Dieser Wert liegt fast zehn Mal höher als die Maximalabundanz in der

nächst attraktiven Untersuchungsfläche. 1995 waren die Hummelabundanzen nicht annähernd so hoch wie 1994. Die Abundanzkurve war einerseits verspätet und andererseits ab Ende August durch den Wintereinbruch abgeschnitten.

Die Zwergstrauchflächen (Untersuchungsflächen 1 und 7) wiesen im Gegensatz dazu eine relativ hohe Hummelabundanz früh im Jahr auf, während die Nardeten (Untersuchungsfläche 3), Curvuleten und Loiseleurieten (Untersuchungsflächen 4 und 6) und alpinen Schuttgesellschaften (Untersuchungsfläche 5) keine ähnlich bedeutende Rolle für die Hummelgemeinschaft spielten. Eine Ausnahme bildet Untersuchungsfläche 9, die bezüglich des Blütenangebots einen Übergang zwischen den Nardeten und Kalkrasen darstellte (Tab. 2.1). Sie war deutlich blütenreicher als saure Rasengesellschaften.

Nicht nur die Spitzen- und Durchschnittswerte der Abundanz sind aussagekräftig für die Bedeutung einer Vegetationseinheit für die Hummeln, sondern auch die zeitliche Abfolge hoher Abundanzen in verschiedenen Vegetationseinheiten. Aus Abb. 8.2 wird der im Jahresverlauf unterschiedliche Beflug von Zwergstrauchbeständen, alpinen Rasen, Hochstaudengesellschaften, alpinen Schuttfluren und Goldschwingelrasen ersichtlich. Die Zwergstrauchflächen zeigten die erste Maximalabundanz an Hummeln im Jahresverlauf. Der zweite Gipfel der Hummelabundanz in Fläche 1 ist auf das Vorhandensein einiger Hochstaudenpflanzen (*Cirsium spinosissimum*,

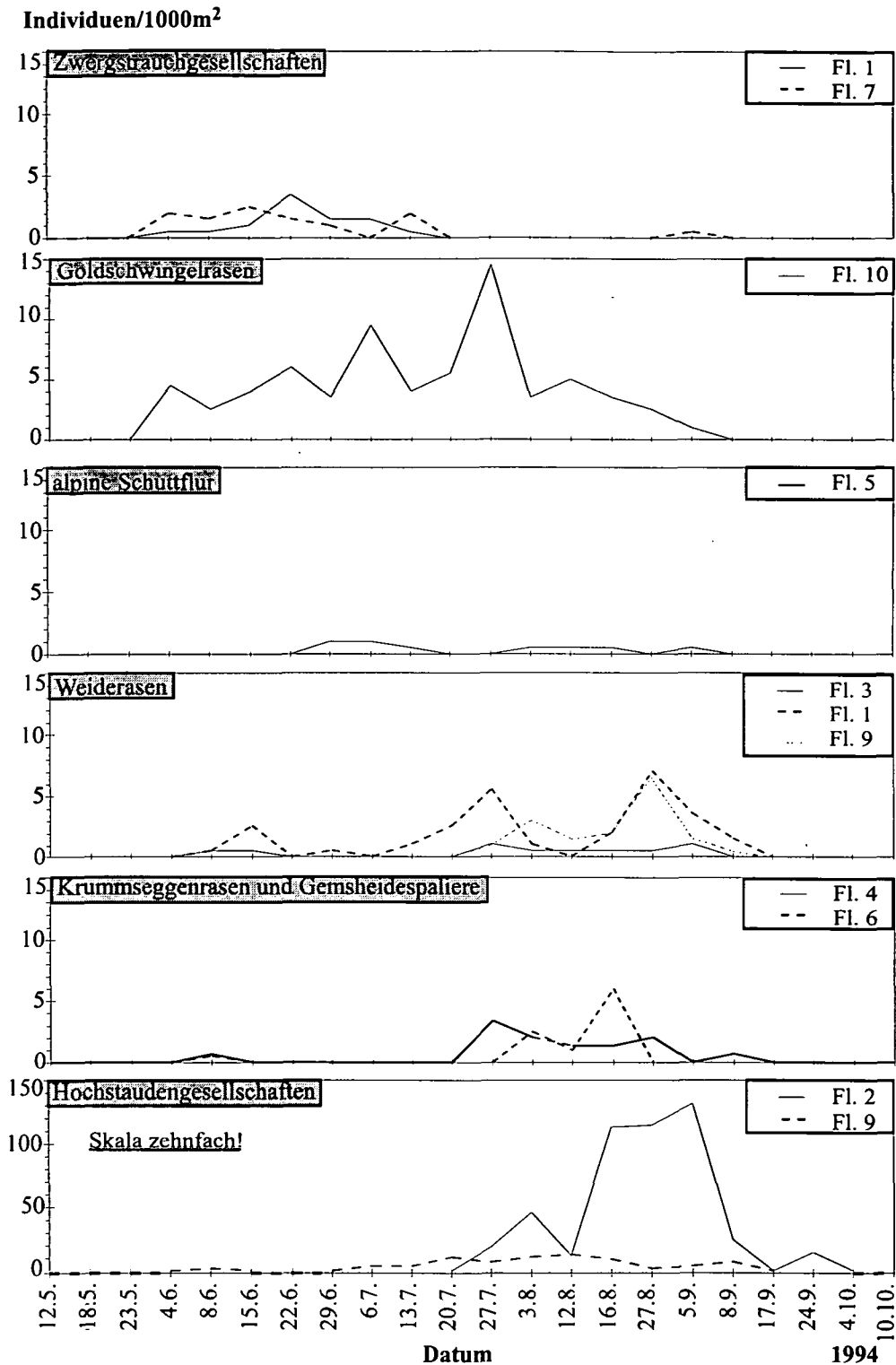


Abb. 8.2.a: Hummelabundanz auf jeder der zehn Untersuchungsflächen im Jahresverlauf 1994. Die Untersuchungsflächen (vgl. Tab. 2.1) sind nach Vegetationseinheiten (vgl. Tab. 8.1.b) gruppiert. Fl. 1 = Zwergstrauchgesellschaft (~ 50%) mit saurem Weiderasen (~ 50%), Fl. 9 = basiphiler Weiderasen, Fl. 3 = saurer Weiderasen.

Fig. 8.2.a: Bumblebee abundance on each of the ten study plots throughout the year 1994. The study plots (see table 2.1) are grouped according to vegetation types (see table 8.1.b). Fl. 1 = shrub community (~ 50%) with oxyphilic pasture (~ 50%), Fl. 9 = basiphilic pasture, Fl. 3 = oxyphilic pasture.

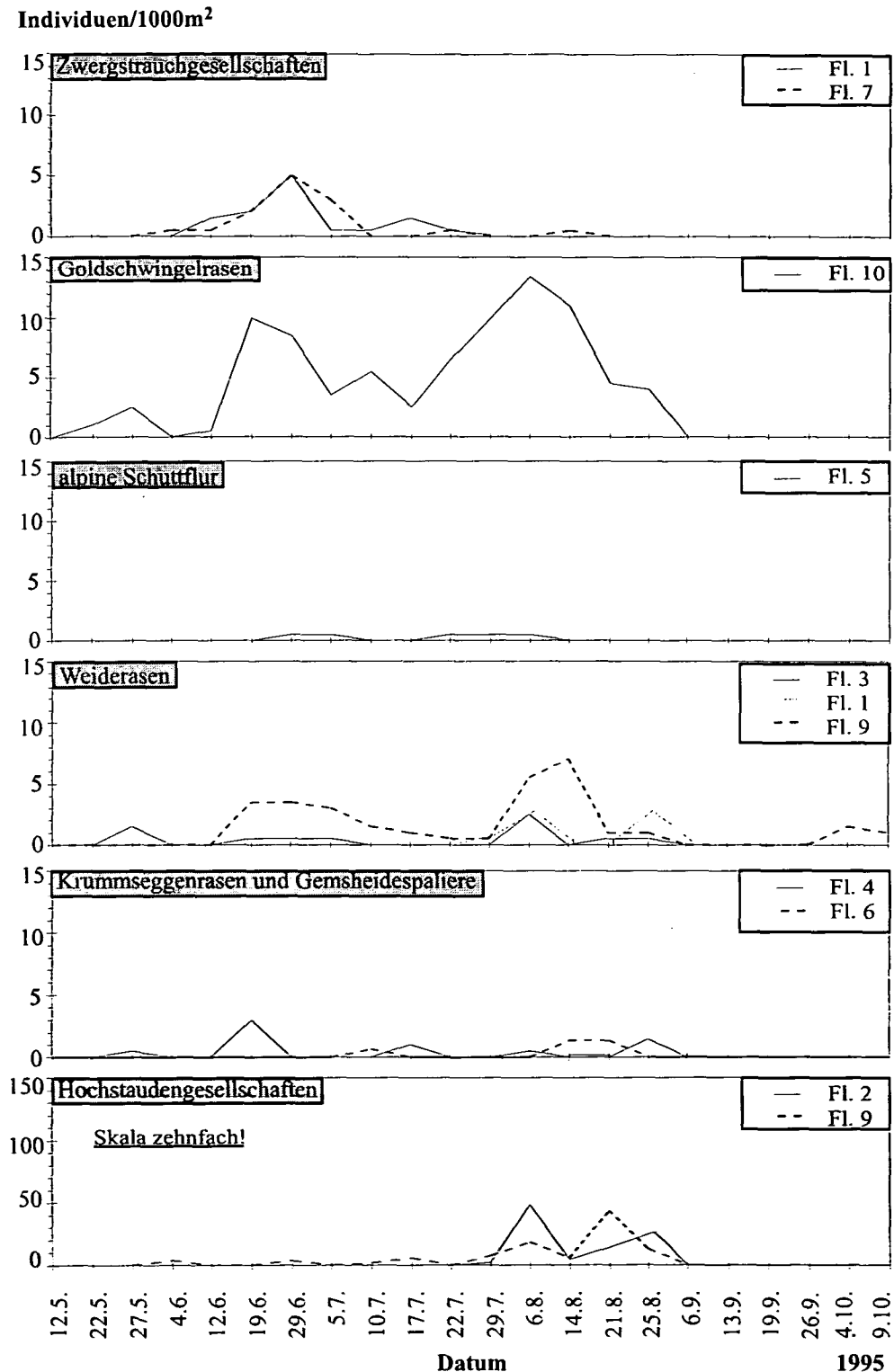


Abb. 8.2.b: Hummelabundanz auf jeder der zehn Untersuchungsflächen im Jahresverlauf 1995. Die Untersuchungsflächen (vgl. Tab. 2.1) sind nach Vegetationseinheiten (vgl. Tab. 8.1.b) gruppiert. Fl. 1 = Zwergstrauchgesellschaft (~ 50%) mit saurem Weiderasen (~ 50%), Fl. 9 = basiphiler Weiderasen, Fl. 3 = saurer Weiderasen.

Fig. 8.2.b: Bumblebee abundance on each of the ten study plots throughout the year 1995. The study plots (see table 2.1) are grouped according to vegetation types (see table 8.1.b). Fl. 1 = shrub community (~ 50%) with oxyphilic pasture (~ 50%), Fl. 9 = basiphilic pasture, Fl. 3 = oxyphilic pasture.

Aconitum napellus s.l.) an einer Feuchtstelle der Untersuchungsfläche zurückzuführen. Außerdem flogen auf dieser Fläche ♂♂ von *B. wurflenii* und *B. pyrenaicus* ihre Schwarmbahnen.

Die Rasenflächen zeigten einen langen Zeitraum niedriger Hummelabundanz und ein Maximum zwischen Ende Juli und Anfang September. Dieses Maximum war angesichts des zu diesem Zeitpunkt schon recht großen Hummelbestandes relativ niedrig. Erste kleine Maxima der Hummelabundanz im Frühjahr rührten meist von eingestreuten Zwergsträuchern her (bes. *Vaccinium myrtillus*), die kaum in einem Weiderasen ganz fehlten. Fläche 9 stach unter den Flächen mit alpinen Rasengesellschaften wiederum durch die relativ hohe Hummelabundanz gerade 1995 hervor (vgl. Abb. 8.2.a).

Stellt man die durchschnittliche Abundanz a und die Saisonalität a_{Max}/a gegenüber (Abb. 8.3), zeigen einige Vegetationseinheiten eine charakteristische Position: Hochstaudenflächen zeichneten sich durch hohe Abundanz und hohe Saisonalität aus, der Goldschwingelrasen durch niedrige Saisonalität bei ebenfalls hoher Abundanz. Die Krummseggenrasen zeigten zum Teil hohe Saisonalität bei niedriger Abundanz, wiesen insgesamt jedoch sehr variable Saisonalitätswerte auf. Alle übrigen Flächen zeigten mittlere Abundanzen ($a = 0,14 - 1,25$ Individuen/1000 m²) und Saisonalitätswerte ($a_{\text{Max}}/a = 3 - 4,5$ (5)).

8.3.2. Die Verteilung der Hummelgemeinschaft auf die Vegetationseinheiten des hinteren Fuscher Tales

In der jahreszeitlichen Abfolge der Flächen mit hoher Hummelabundanz ergab sich auf der Nordseite der Hohen Tauern ein eindeutiges Bild (Anhang 8.1 und Abb. 8.2): In der ersten Saisonhälfte entfielen die meisten Hummelbeobachtungen auf Zwergstrauchbestände, in der zweiten auf Hochstaudenflächen. Dazwischen spielten die basiphilen Rasen (Untersuchungsfläche 8) eine bedeutendere Rolle, während die übrigen alpinen Rasenflächen nie eine ähnlich große Bedeutung für Hummeln erlangten. Südlich des Tauernhauptkammes kamen zu diesen Vegetationseinheiten noch die Bergmähder mit ihren blütenreichen Goldschwingelrasen hinzu, die hohe Hummelabundanzen über eine lange Zeit aufwiesen.

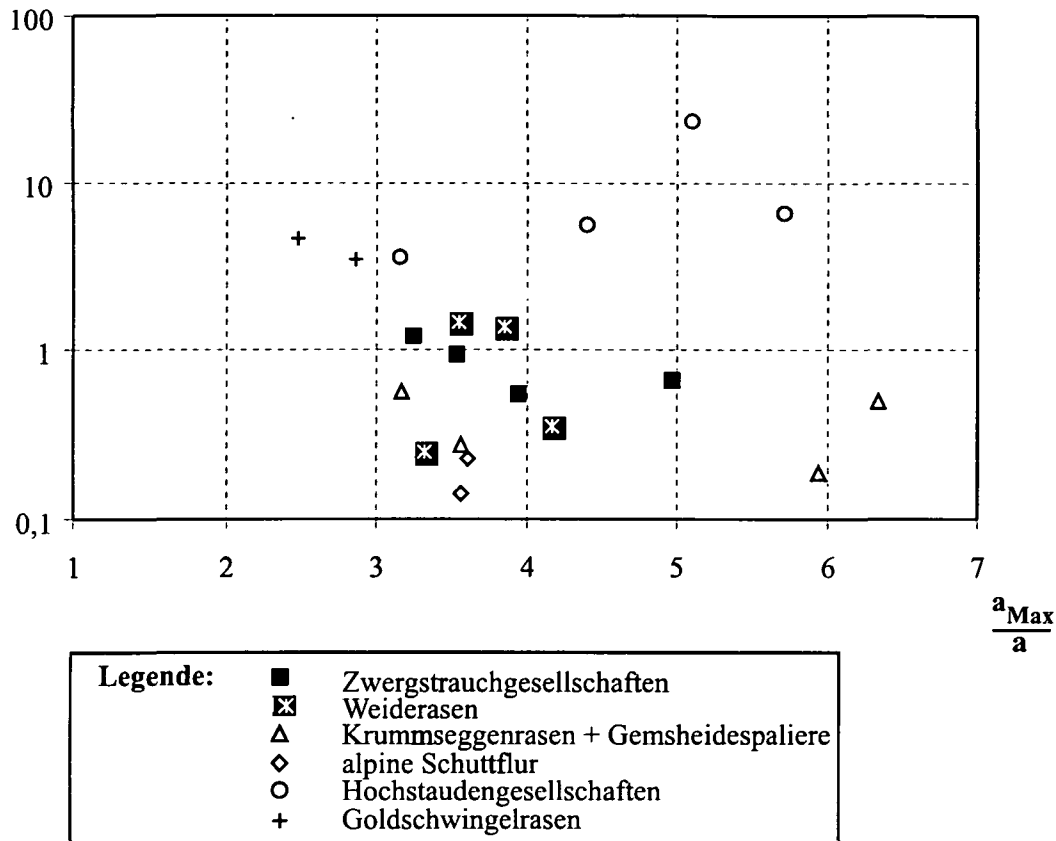
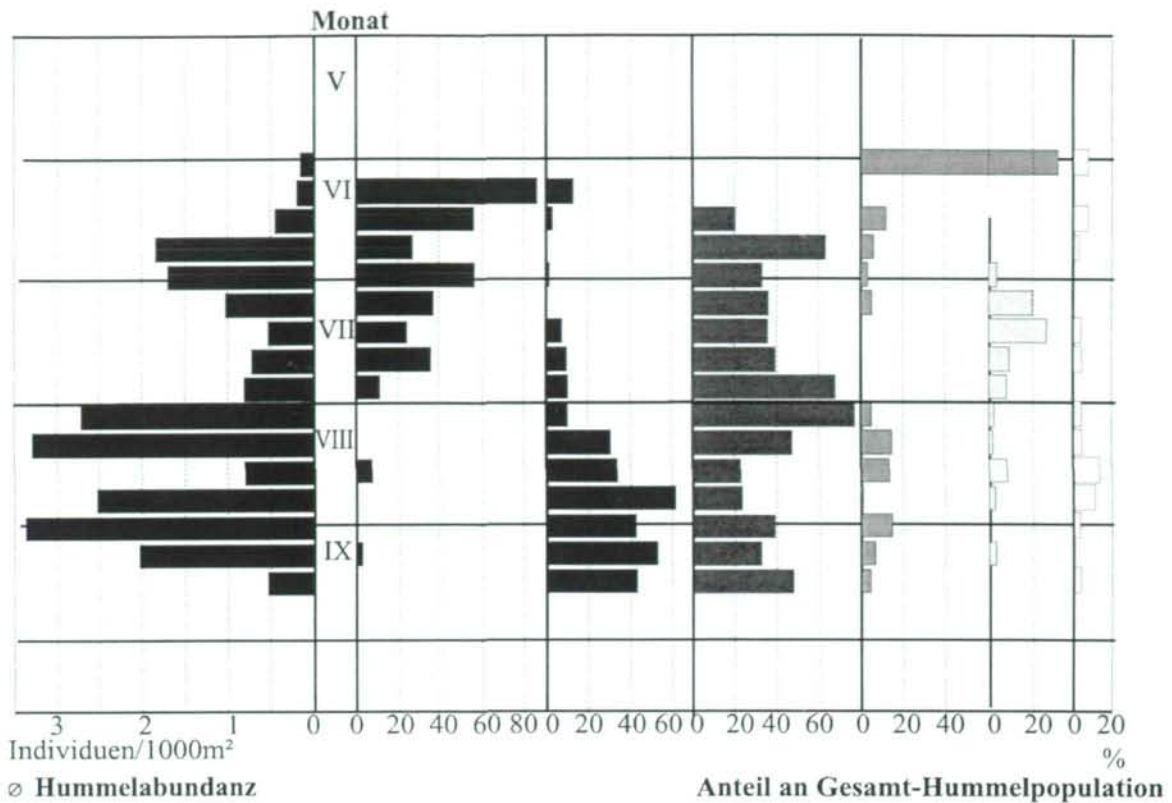
Ind/1000m²

Abb. 8.3: Mittlere Abundanz a und Saisonalität a_{Max}/a der Hummeln auf den einzelnen Untersuchungsflächen. Ausgewertet wurden die Daten sämtlicher Untersuchungsflächen aus beiden Untersuchungsjahren. Die y-Achse ist logarithmisch skaliert.

Fig. 8.3: Mean abundance a and seasonality a_{Max}/a of bumblebees on the study plots. Data of all study plots of both study years were evaluated. Y-axis is scaled logarithmically.

Abb. 8.4 berücksichtigt zusätzlich zur Hummelabundanz im Jahresverlauf die unterschiedliche Flächenausdehnung der einzelnen Vegetationseinheiten im hinteren Fuscher Tal (Tab. 8.1). Im Frühjahr fand sich ein hoher Anteil der Hummelgemeinschaft in Zwergstrauchgesellschaften, im Herbst in Hochstaudenfluren. Die blütenreichen basiphilen Weiderasen wurden dazwischen stark befliegen, während die sauren Weiden nur gegen Ende der Saison eine stärkere Abundanz an Hummeln aufwiesen. Eine gewisse Rolle spielten noch die alpinen Schuttfluren, während die Krummseggen- und Braunsimsenrasen sowie die Gemsheidespalier nur einen verschwindenden Teil der Hummeln beherbergten. Der hohe Anteil der Gesamtpopulation an Hummeln in Hochstaudengesellschaften kontrastiert mit der nur geringen Flächenausdehnung dieser Vegetationseinheiten und führte zu sehr hohen Hummelabundanzen im Herbst, als andere Vegetationseinheiten für Hummeln nicht mehr attraktiv waren (vgl. Abb. 8.4).



Legende

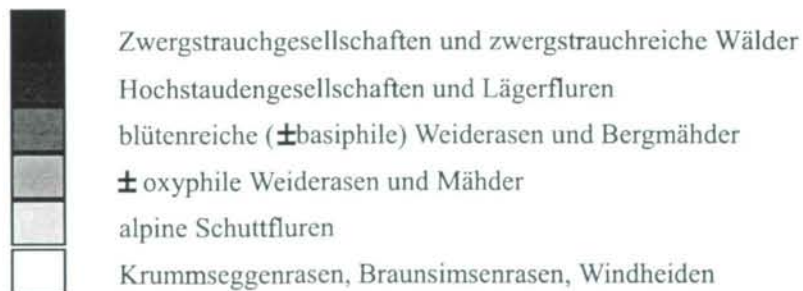


Abb. 8.4: Modell: Verteilung der Hummelgemeinschaft des hinteren Fuschertals auf die in Tab. 8.1.b definierten Vegetationseinheiten. Daten aus den beiden Untersuchungsjahren 1994 und 1995 sind berücksichtigt.

Fig. 8.4: Model: Distribution of bumblebee community of the upper Fuschertal to the vegetation units, defined in table 8.1.b Data of both study years 1994 and 1995 are included.

8.3.3. Für Hummeln attraktives Blütenangebot der einzelnen Vegetationseinheiten des hinteren Fuschertales

Abb. 8.5 kombiniert die Daten des Blütenangebots der einzelnen Vegetationseinheiten im Jahresverlauf (Abb. 4.3) mit den Daten über den Anteil dieser Einheiten an der Gesamtfläche (Tab. 8.1b).

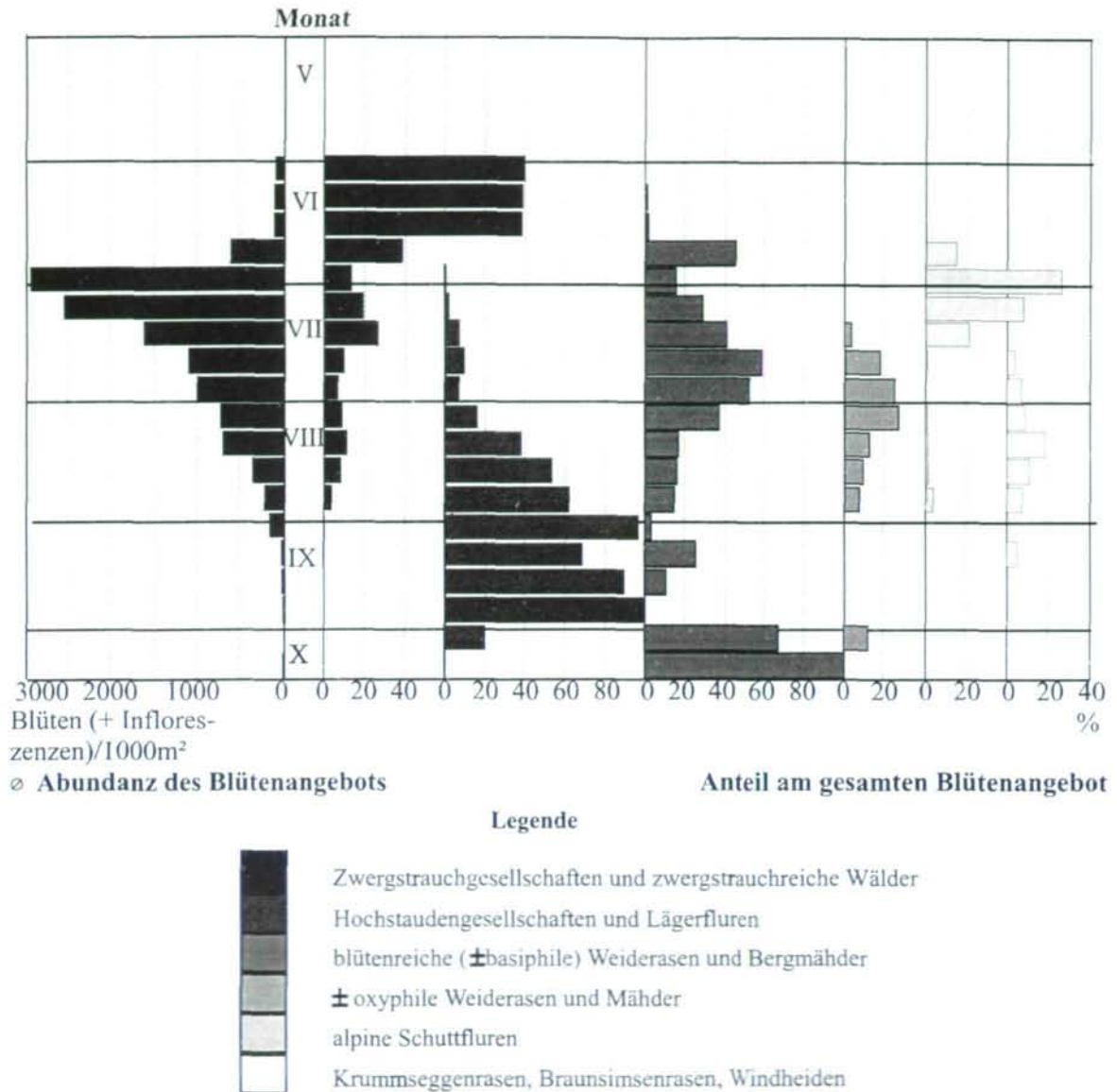


Abb. 8.5: Modell: Verteilung des für Hummeln attraktiven Blütenangebots des hinteren Fuschertals auf den in Tab. 8.1.b definierten Vegetationseinheiten. Als für Hummeln attraktiv wurden nur Pflanzenarten berücksichtigt, die insgesamt mindestens drei Hummelbesuche erhielten.

Fig. 8.5: Model: Distribution of flower availability, attractive for bumblebees, of the upper Fuschertal in relation to the vegetation types, defined in table 8.1.b. Only plant species that obtained at least three bumblebee visits in total were considered as attractive for bumblebees.

Ab Ende Juni hatten die basiphilen Rasen einen hohen Anteil des gesamten Blütenangebotes aufzuweisen. Sie wurden bis in den Herbst hinein intensiv befliegen. Der hohe Anteil am Blütenangebot im Oktober ist auf *Carlina acaulis* zurückzuführen, die als letzte Pflanze des Gebietes auch nach Frost und Schneebedeckung noch blühte. Von Mitte August bis Ende September war der überwiegende Teil des Blütenangebotes auf Hochstaudenfluren konzentriert. Hochstaudenfluren stellten ab Mitte August über 50% des Blütenangebots, obwohl ihr Flächenanteil bei unter 2% lag! Über kurze Zeit stellten die alpinen Schuttfluren

einen beträchtlichen Anteil am gesamten Blütenangebot. Sofort nach dem Ausapern blühten insbesondere *Saxifraga oppositifolia* und *S. rudolphiana* reichlich. Die Krummseggen- und Braunsimsenrasen, die Windheiden und die Weiderasen und Mähder auf saurem Boden beherbergten dagegen trotz hohen Flächenanteils (Tab. 8.1.b) auch zur Zeit des Blühmaximums kaum über 20% des gesamten Blütenangebots. Bis ins zweite Junidrittel entfiel der größte Anteil des gesamten Blütenangebotes des hinteren Fuschertales auf Zwergstrauchgesellschaften, in denen bis Mitte August ein nennenswertes Blütenangebot vorhanden war und die bis gegen Ende Juli intensiv befliegen wurden (Abb. 8.5).

Das von Hummeln regelmäßig genutzte Blütenangebot (mindestens drei Hummelbesuche insgesamt) zeigte dagegen nach einem steilen Anstieg ein Maximum Anfang Juli, um dann relativ kontinuierlich abzunehmen. Der Anteil der von Hummeln besuchten Pflanzen am Gesamtblütenangebot lag im Juni durchgehend unter 5%, im Juli und August um die 20%. Im September kam es erneut zu einem Anstieg dieses Anteils auf fast 40% im Monatsdurchschnitt (Abb. 8.7). Die Mittelwerte der Daten aus den Monaten September und Oktober unterschieden sich signifikant von den Daten der Monate vorher (t-Test für ungleiche Varianzen, $p = 95,5\%$). Der Anteil der von Hummeln insgesamt mindestens drei Mal besuchten Pflanzenarten am gesamten Blütenangebot korrelierte 1995 signifikant negativ mit der Höhe ($r = -0,6466$, $n = 10$, $p > 95\%$). 1994 war diese Korrelation ebenfalls deutlich negativ, doch knapp unter der Signifikanzgrenze ($r = -0,5332$, $n = 10$, n.s.). Mit steigender Höhe nahm also der Anteil der von Hummeln genutzten Pflanzen am gesamten Blütenangebot ab.

Das gesamte Blütenangebot stieg bis Ende Juni kontinuierlich an, danach sprunghaft um über 100% auf einen relativ stabilen Höchstwert im Juli. Nach einem sprunghaften Abfall Ende Juli sank es ab Anfang August wieder kontinuierlich ab. (Abb. 8.6).

Blüten/1000m²

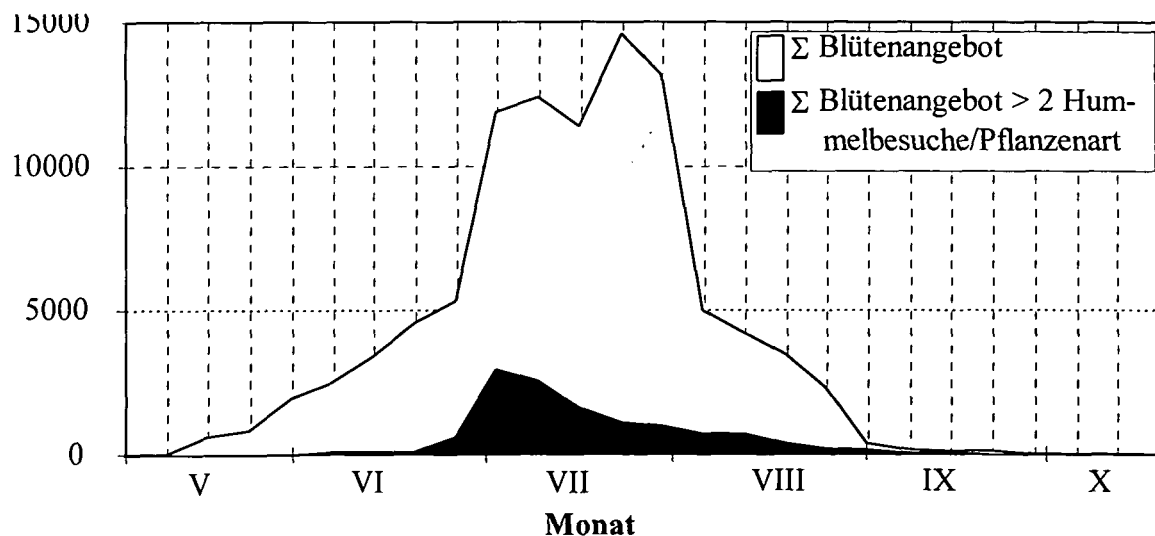


Abb. 8.6: Mittelwerte des Gesamt-Blütenangebots (weiß) und des für Hummeln attraktiven Blütenangebots (schwarz) des hinteren Fuschertals im Jahresverlauf. Als für Hummeln attraktiv werden solche Pflanzenarten berücksichtigt, die insgesamt mindestens drei Hummelbesuche erhielten.

Fig. 8.6: Means of total flower availability (white) and availability of flowers attractive for bumblebees (black) in the upper Fuschertal throughout the year. Only plant species that obtained at least three bumblebee visits altogether were considered as attractive for bumblebees

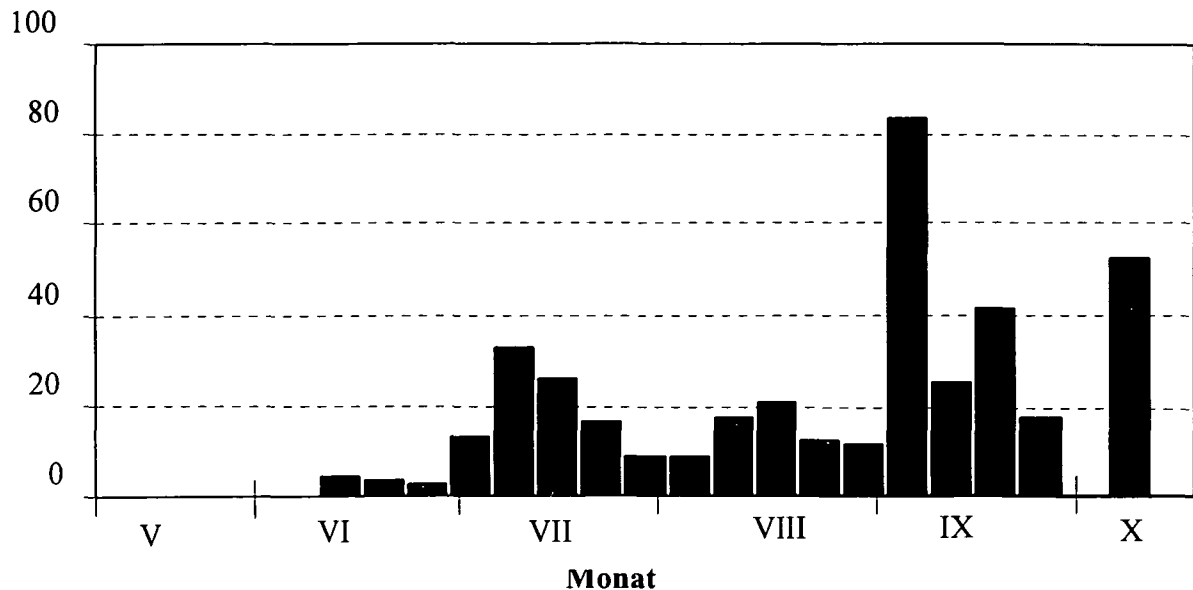
Anteil am gesamten Blütenangebot (%)

Abb. 8.7: Anteil der von Hummeln besuchten Pflanzenarten (mindestens drei Hummelbesuche insgesamt) am gesamten Blütenangebot des hinteren Fuschertals im Jahresverlauf.

Fig. 8.7: Proportion of available flowers visited by bumblebees (at least three bumblebee visits altogether) to total flower availability in the upper Fuschertal throughout the year.

8.3.4. Nektar-Zuckerangebot der einzelnen Vegetationseinheiten

Abb. 8.8 zeigt das Zuckerangebot der von Hummeln genutzten Blüten auf den verschiedenen Flächen. Der phänologische Ablauf ähnelt dem des Blütenangebots (Abb. 4.3). Nach dem Peak der Zwergstrauchflächen und des Goldschwingelrasens wiesen die Hochstaudenflächen ein sehr hohes Nektarangebot auf. Besonders Fläche 2 mit dem reichen Bestand an *Aconitum napellus* s.l. und *Cirsium spinosissimum* stach deutlich hervor. Die Rasenflächen und die alpine Schuttflur traten bezüglich des Nektarangebots noch mehr zurück als bezüglich des Blütenangebots (Abb. 4.3).

Das Zuckerangebot der von Hummeln genutzten Pflanzenarten auf den einzelnen Untersuchungsflächen zeigte noch stärkere kurzfristige Schwankungen als das Blütenangebot (Abb. 8.8, vgl. Abb. 4.3). Die Peaks des Zuckerangebots der einzelnen Flächen waren schmaler als die der Blütenwellen. Insbesondere kam es nach einem Gipfel sehr schnell zu einem Abfall.

mg Rohrzuckeräquivalent

1000m²

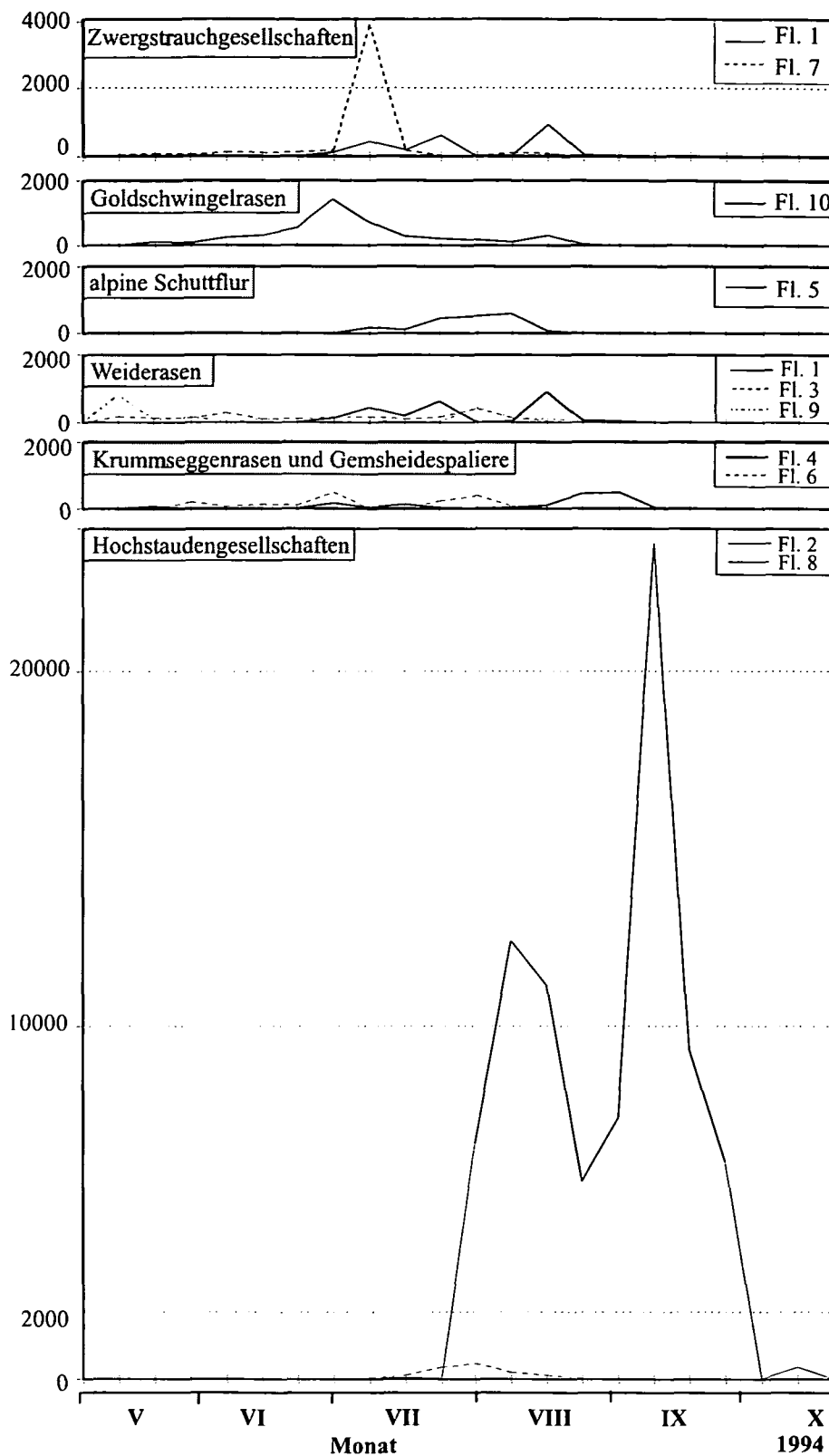


Abb. 8.8.a: Zuckerangebot der Vegetationseinheiten im Jahresverlauf 1994 (vgl. auch Tab. 8.2 und 8.9).

Fig. 8.8.a: Sugar availability from vegetation types throughout the year 1994 (see also tables 8.2 and 8.9).

mg Rohrzuckeräquivalent

1000m²

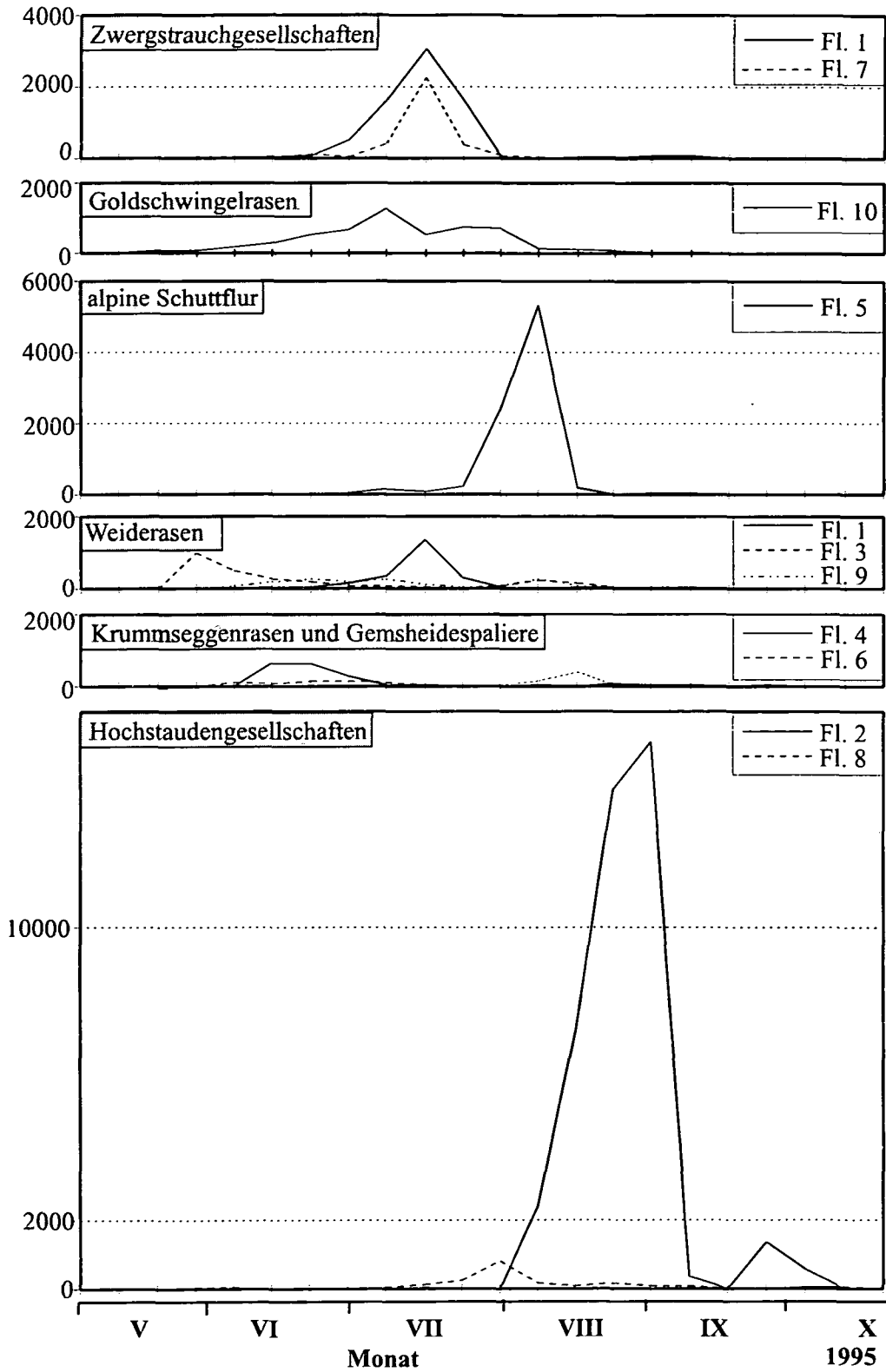


Abb. 8.8.b: Zuckerangebot der Vegetationseinheiten im Jahresverlauf 1995.

Fig. 8.8.b: Sugar availability from vegetation types throughout the year 1995.

8.3.4.1. Einfluß der Blütenbesucher auf das Nektarangebot der Vegetationseinheiten

Daß Blütenbesucher den Nektarvorrat von Vegetationseinheiten beeinflussen, wurde in Kap. 5.3.1.2. nachgewiesen. Doch dieser Einfluß tritt nicht in allen Vegetationseinheiten zur gleichen Zeit und gleich stark auf (Abb. 8.9).

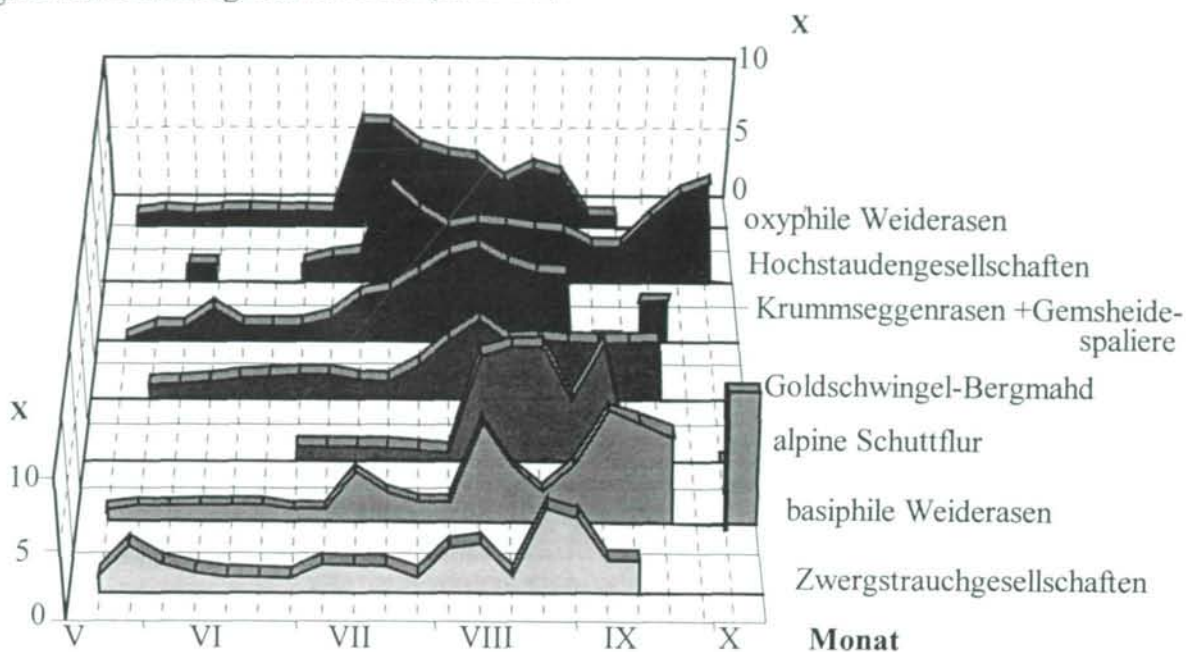


Abb. 8.9: Senkung des Zuckergehaltes von Blüten durch Insektenbesuch in den verschiedenen Vegetationseinheiten. Datengrundlage: Alle Nektarmessungen und alle Blütenzählungen beider Untersuchungsjahre.

$$x = \frac{\text{Mittlerer Zuckergehalt in abgeschirmten Blüten}}{\text{Mittlerer Zuckergehalt in zugänglichen Blüten}}$$

Fig. 8.9: Depletion of nectar sugar of flowers caused by insect visits in the various vegetation types. Data set: All nectar measurements and all censuses of flowers of both study years.

$$x = \frac{\text{Mean sugar content in bagged flowers}}{\text{Mean sugar content in accessible flowers}}$$

Ab Mitte Juli korrelierte die Absenkung des Zuckergehaltes der Blüten durch Besucher mit dem Verhältnis von Blütenangebot zur Hummelanzahl signifikant negativ (alle Datensätze aller Untersuchungsflächen: nur Blüten mit mehr als drei Hummelbesuchen insgesamt berücksichtigt; $r = -0,2136$, $n = 106$, $p > 95\%$). Je mehr Hummeln also auf 1000 Blüten kamen, umso stärker war auch der Einfluß der Hummelbesuche auf das aktuelle Nektarangebot. Dieser Effekt, der den kausalen Zusammenhang zwischen Hummeldichte und Ressourcenverknappung belegt, war allerdings nicht vor Mitte Juli nachweisbar und bei Verwendung der Daten der ganzen Blühsaison nicht signifikant.

Die einzelnen Vegetationseinheiten zeigten eine charakteristische Abfolge an Zeiten, in denen das Zuckergehalt abgeschilderter und zugänglicher Blüten stark differierte, der Blütenbesuch also das Nektarangebot deutlich beeinflusste (Abb. 8.9). Dieser Einfluß folgte mit zwei Ausnahmen einem Höhengradienten. Die eine Ausnahme stellten die Zwergstrauchbestände (Untersuchungsflächen 1 und 7) dar, die zu den tiefstgelegenen Flächen gehörten und deren Blühmaxima bereits im Juni/Juli lagen. In ihnen konnte kaum ein Einfluß der Blütenbesucher

auf das Zuckerangebot festgestellt werden. Die Hummeldichte pro 1000 Blüten war bei den Zwergsträuchern deutlich niedriger als z.B. bei den Hochstauden (s. Abb. 6.5). Auf den blütenreichen \pm basiphilen Weiderasen (Untersuchungsfläche 9) war der Einfluß der Blütenbesucher undeutlich. Beim frühen Blühmaximum waren Hummeln als Blütenbesucher noch sehr selten. Im Herbst, allerdings später als bei ähnlich hoch gelegenen Flächen, zeigten sich dann ebenfalls Effekte des Hummelbesuchs auf das Zuckerangebot dieser Flächen.

8.3.5. Pollenangebot der Untersuchungsflächen im Jahresverlauf

Die Kurve des Pollenangebots verschiedener Flächen im Jahresverlauf (Abb. 8.10) gleicht den Kurven des Blüten- (s. Abb. 8.5) und des Nektarangebots (s. Abb. 8.8). Die Hochstaudenflächen spielten auch beim Pollenangebot die wichtigste Rolle. Doch unterschieden sich die Hochstaudenflächen größenordnungsmäßig weniger stark von den anderen Vegetationseinheiten, als dies beim Nektarangebot (Abb. 8.7) und bei der Hummelabundanz (Abb. 8.2) der Fall war.

**Pollenangebot
(mm³/1000 m²)**

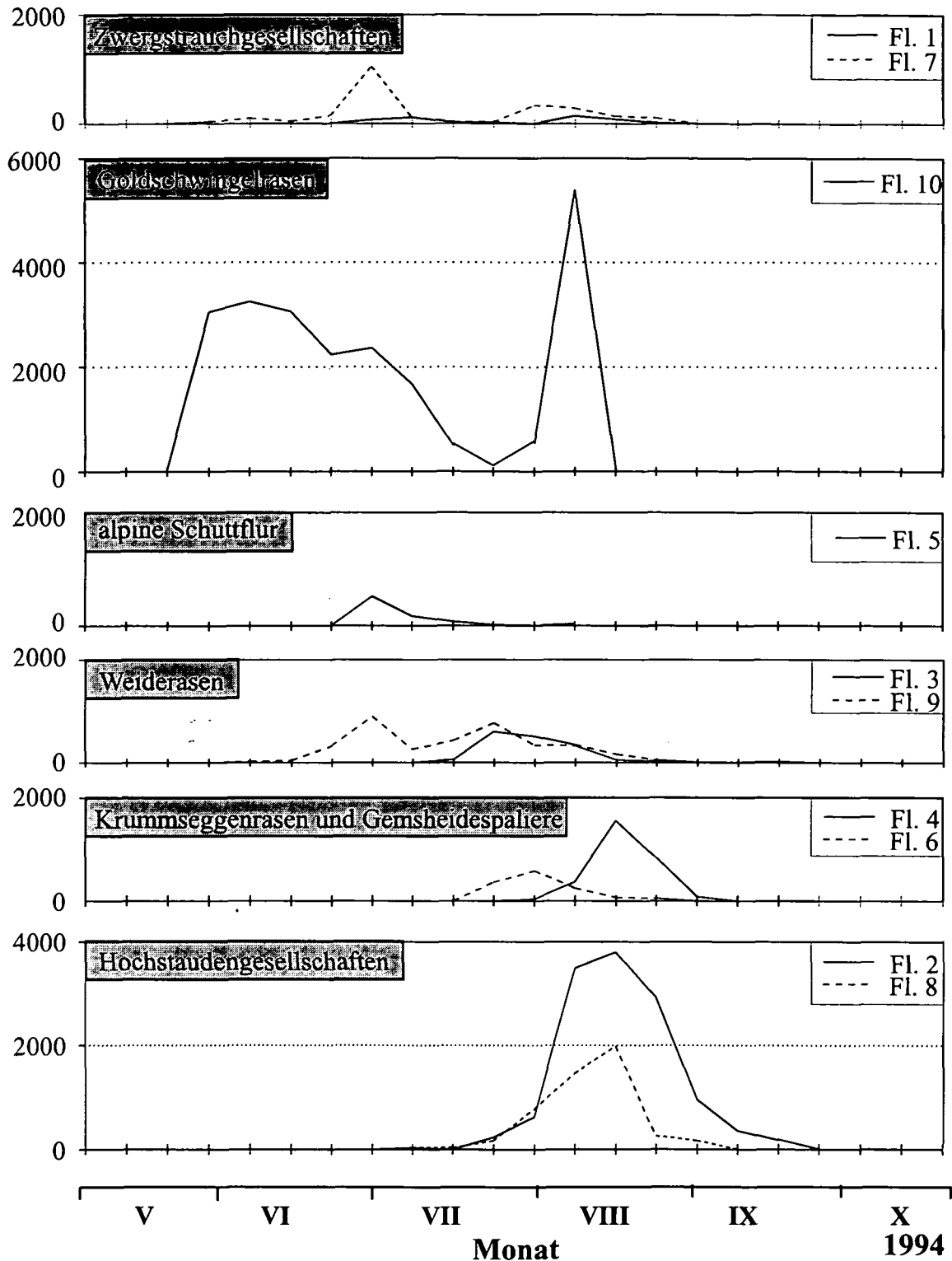


Abb. 8.10.a: Pollenangebot (mm³/1000 m²) der Vegetationseinheiten im Jahresverlauf 1994 (vgl. auch Tab. 8.2 and 8.9).

Fig. 8.10.a: Pollen availability (mm³/1000m²) from the vegetation types throughout the year 1994 (see also tables 8.2 and 8.9).

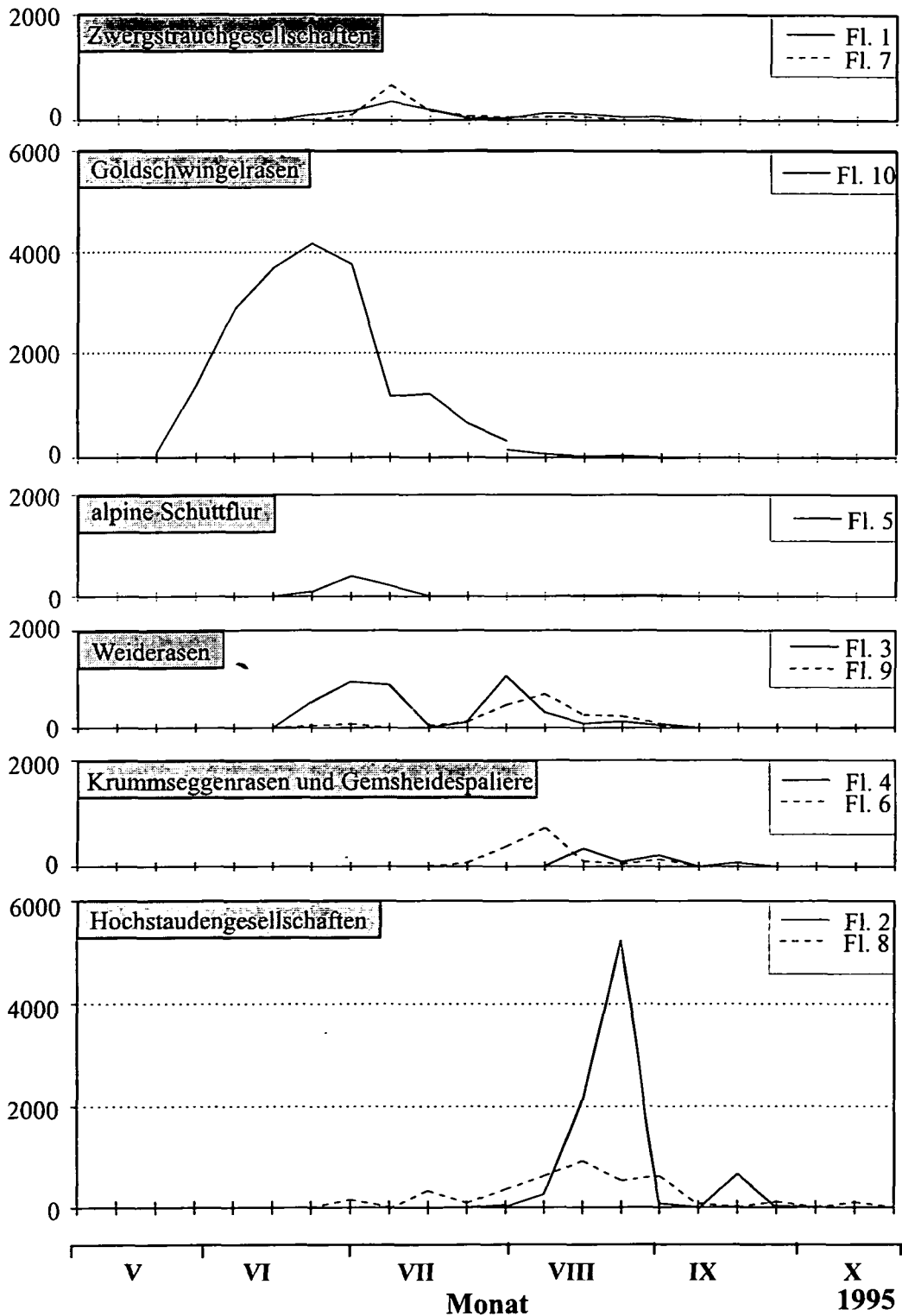


Abb. 8.10.b: Pollenangebot (mm³/1000 m²) der Vegetationseinheiten im Jahresverlauf 1995.

Fig. 8.10.b: Pollen supply (mm³/1000m²) of the vegetation units throughout the year 1995.

8.3.6. Hummelabundanz und Blütenangebot

Das Blütenangebot und die Hummelabundanz zeigten zumindest ab Mitte Juli eine gegenläufige Tendenz (Abb. 8.5 und 8.6). Schon im Juni, zum Zeitpunkt des ersten Abundanzmaximums der Hummeln durch die Königinnen, kam es zu einem kurzzeitig ungünstigen Verhältnis von der Hummelanzahl zum Blütenangebot (Abb. 8.11). Im gesamten Juli stand einer geringen Hummelabundanz ein ausgesprochen reiches Blütenangebot zur Verfügung. Im Mittel kam auf 1000 Blüten weniger als eine Hummelbeobachtung. Dieses Verhältnis verschlechterte sich für die Hummeln im August leicht (zwei bis fünf Hummeln pro 1000 Blüten). Im September stand einer hohen Hummelabundanz ein nur mehr sehr geringes Blütenangebot zur Verfügung, und auf 1000 Blüten kamen im Mittel über zehn Hummeln. Abb. 8.12 zeigt das summierte Nektarangebot dividiert durch die Anzahl der beobachteten Hummeln. Parallel zum hohen Verhältnis „Hummelbeobachtungen : Blüten“ war schon Ende Juni ein erstes Minimum an verfügbarem Nektar erkennbar. Zu einer langandauernden Verknappung des Nektars kam es jedoch erst im Verlauf des August.

**Hummelindividuen
1000 Blüten bzw. Infloreszenzen.**

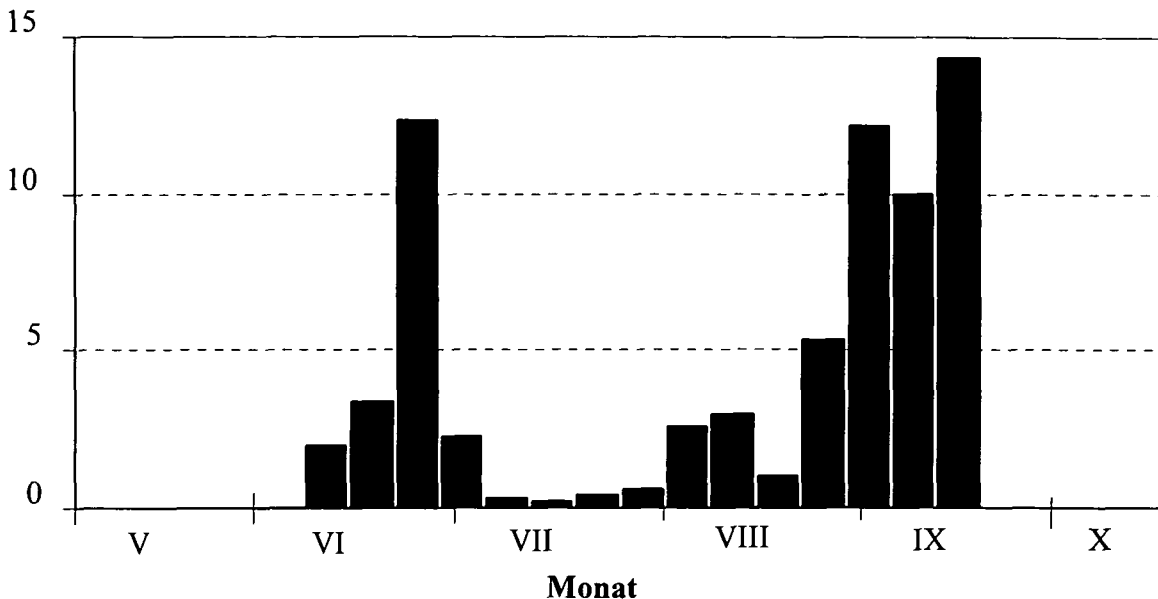


Abb. 8.11: Hummeln (♀♀ und ♂♂) pro 1000 Blüten bzw. Infloreszenzen im hinteren Fuschertal im Jahresverlauf. Berücksichtigt wurden nur Pflanzenarten, die insgesamt mindestens drei Hummelbesuche erhielten.

Fig. 8.11: Bumblebees (♀♀ and ♂♂) per 1000 flowers or inflorescences in the upper Fuschertal in the course of the year. Only plant species are included, that received totals of at least three bumblebee visits.

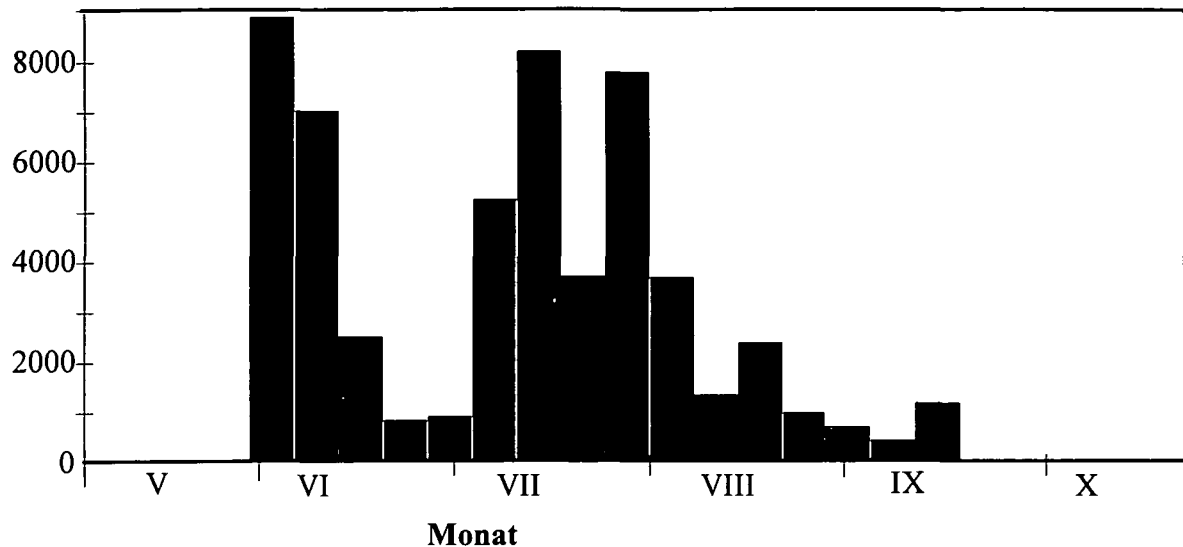
J/Individuum

Abb. 8.12: Mittlerer Energievorrat pro Hummelbeobachtung im hinteren Fuscher Tal im Jahresverlauf. Berücksichtigt wurden nur Pflanzenarten, die insgesamt mindestens drei Hummelbesuche erhielten.

Fig 8.12: Mean energy reserve per bumblebee observation in the upper Fuschertal. Only plant species are considered, that received totals of at least three bumblebee visits.

8.3.7. Schätzung der Hummelanzahl des hinteren Fuscher Tales.

Die maximale Abundanz der Hummeln im Gesamtgebiet betrug mehr als 3 Hummeln/1000 m² Vegetationsfläche (Abb. 8.4). Hochgerechnet auf die gesamte Vegetationsfläche von 44,44 km² (= Gesamtfläche über 1800 m NN abzüglich der vegetationslosen Gebiete [s. Kap. 8.2]) ergibt sich ein Maximalbestand an Hummeln im Freiland von ca. 130.000 Individuen. Rechnet man zum Zeitpunkt des Maximalbestandes ca. 30 Tiere im Freiland (sammelnde ♀♀ und ♂♂) für ein Nest, ergibt sich daraus die Zahl von ungefähr 4400 Nestern (= 100 Nester/km² oder 1 Nest/ha) im Gebiet.

Die Abundanz lag zwischen Juni und Mitte September nie unter 0,2 Individuen/1000 m². Das ergibt eine minimale Hummelanzahl im Gebiet von ungefähr 8900 Individuen (= 200 Individuen/km²). Nimmt man die maximale Königinnenabundanz im Frühjahr mit 1,5 Individuen/1000 m² an (Abb. 8.5), ergibt sich eine Zahl von ca. 66.000 Königinnen für das Gesamtgebiet.

Das Verhältnis von ♀ : ♂ : ♂ belief sich unter Berücksichtigung der verschiedenen Flächenanteile der Vegetationseinheiten über das gesamte Untersuchungsgebiet auf 1: 2,16: 0,83.

8.4. Diskussion

8.4.1. Abundanz der Hummeln

In beiden Untersuchungsjahren ergab sich eine deutliche Abfolge für Hummeln attraktiver Flächen (Abb. 8.2, Abb. 8.5). Auf der Tauern-Nordseite folgten auf die Zwergstrauchflächen die Hochstaudengesellschaften. Südseitig zogen besonders die alpinen Mäher neben den dort

selteneren Zwergstrauchbeständen viele Hummeln an. Im Herbst konzentrierte sich das Gros der Hummelarten und -individuen auf den Hochstaudenflächen. Die alpinen Rasen zeigten ebenfalls nur geringe Hummelabundanzen. Während die Zwergstrauchgesellschaften meist größere Flächen bedeckten, waren Hochstaudenflächen, auf denen sich die Hummeln im Herbst konzentrierten, nur kleinräumig vorhanden (SCHIECHTL & STERN 1985, KÖRNER 1989). Auf diese Flächen sind Hummeln wohl in hohem Maße angewiesen. Der Zeitpunkt dieser maximalen Attraktivität der Hochstaudenflächen fiel mit dem Maximum der Hummelabundanz (Abb. 8.4) ebenso zusammen wie mit sinkender Attraktivität anderer Flächen (Abb. 5.6).

Curvuleten und Nardeten hatten trotz hohen Flächenanteils nur periphere Bedeutung. Hervorzuheben sind die Goldschwingelfluren der südexponierten Bergmäher, die eine charakteristische artenreiche Hummelgemeinschaft mit thermophilen Elementen beherbergten (vgl. Abb. 3.4), und - beginnend mit dem Frühling - über lange Zeit ein attraktives Blüten- und Ressourcenangebot zur Verfügung stellten (Abb. 8.5, 8.8 und 8.10).

Die Daten der Hummelabundanzen bewegten sich im Bereich der Werte anderer untersuchter Hummelgemeinschaften (Tab. 8.3), wenn man das arithmetische Mittel der Abundanzen aller Untersuchungsflächen heranzieht. Da die Vegetationseinheiten verschieden große Flächenanteile einnahmen, spielt die Auswahl der Untersuchungsflächen eine wesentliche Rolle. So betrug die errechnete mittlere Abundanz für das gesamte Untersuchungsgebiet (als gewichteter Mittelwert nach dem Flächenanteil der einzelnen Vegetationstypen) weniger als die Hälfte des Durchschnitts aller Einzelflächen. Die wesentlich höheren Werte bei TERÄS (1983) dürften ebenfalls darin begründet sein, daß gezielt hummelreiche Gebiete beobachtet wurden. Außerdem erhob Teräs seine Daten nicht über die ganze Saison.

Bis in eine Höhe von ca. 2000 m NN ergab sich keine höhenbedingte Verminderung weder der Artenzahl (Kap. 3.3.1) noch der Abundanz (Kap. 3.3.2). Darüber war allerdings eine deutliche Abnahme der Individuenzahlen mit der Höhe festzustellen, wenngleich die Artenzahl bis 2300 m NN hoch blieb (Kap. 3.3.1).

Tab. 8.3: Hummelabundanzen in verschiedenen Untersuchungsgebieten Mitteleuropas.

Table 8.3: Bumblebee abundances in various study areas in Central Europe.

Abundanz	Untersuchungsgebiete		
	Glocknergebiet	Berchtesgadener Alpen ¹	Alpenvorland ²
a	1,07 ³ (2,82) ⁴	2,93	2,32
Variation	0,14 - 23,45	0,2 - 15,6	0,7 - 5,98
a _{Max}	12,49		11,51
a _{Max} /a	4,03		4,96

¹: VOITH 1985; ²: NEUMAYER 1992; ³: Berechnung der Gesamtabundanz mit Berücksichtigung des Flächenanteils der Vegetationseinheiten; ⁴: Mittelwert aller Untersuchungsflächen.

Die weitaus höchsten Abundanzen an Hummeln waren in den Hochstaudengesellschaften zu finden, gefolgt von den Goldschwingelrasen (Abb. 8.4). Die „peak density“ betrug 139,38

Individuen/1000 m² in der Hochstaudengesellschaft von Untersuchungsfläche 2 am 27. 8. 1994. TERÄS (1985) gibt für verschiedene Untersuchungsflächen eine „peak density“ von 213 bis 640 Individuen/1000 m² an. Die Hummelabundanz in Hochstaudenflächen kommt also nahe an Optimalbiotope wie Rotkleefelder heran, auf denen Teräs diese peak densities feststellte.

Die Saisonalität a_{Max}/a war geringfügig niedriger als im Alpenvorland. Im Gebirge ist die Blühsaison insgesamt kürzer, weshalb ein einmaliger Gipfel der Hummelabundanz prozentuell nicht so stark ins Gewicht fällt wie in der längeren Saison im Flachland. Das Verhältnis der Kasten zueinander ($\varphi : \text{♂} : \delta = 1 : 2,16 : 0,83$) war dem im Alpenvorland ähnlich (NEUMAYER 1992). Der Anteil der Geschlechtstiere am Hummelbestand war leicht erhöht, der Anteil der ♂♂ leicht erniedrigt. PYKE (1982a) fand demgegenüber einen wesentlich höheren Anteil an ♂♂ und $\delta\delta$. Das Zahlenverhältnis der Freilandbeobachtungen der einzelnen Kasten spiegelt nicht das reale Zahlenverhältnis der Kasten zueinander, aber es ist ein Indiz für die durchschnittliche Volkgröße einer Hummelart. Die niedrigeren Zahlen der ♂♂ im Gebirge sind von der im Mittel kleineren Nestpopulation alpiner Hummelarten verursacht. Für Arten mit langer Nestentwicklungszeit (vgl. HAGEN 1988) ist die Blühsaison im Hochgebirge zu kurz.

8.4.2. Blütenangebot der Vegetationseinheiten

Die Saisonalität des Hummelbefluges einer Fläche ist in hohem Ausmaß durch das Blütenangebot bedingt, da das Verhalten der ♂♂ sozialer Bienen im Gegensatz zu allen anderen Blütenbesuchern fast nur von Kriterien des Nahrungssammelns geleitet ist (LOERTSCHER, ERHARDT & ZETTEL 1995). Gipfel des Blüten- und Ressourcenangebotes deckten sich weitgehend mit den Gipfeln der Hummelabundanz (Abb. 8.4, 8.5, 8.8 und 8.10). Allerdings nahm ab Juli die Hummeldichte pro 1000 Blüten insgesamt deutlich zu (Abb. 8.11).

Die Vegetationseinheiten bildeten ein Mosaik (Abb. 8.3) aus:

- saisonal beflogenen Flächen mit hoher Hummelabundanz (Hochstaudenflächen),
- saisonal beflogenen Flächen mit geringer Hummelabundanz (Krummseggenrasen und Gamsheidespaliiere z.T.),
- Flächen mit gleichmäßigem Beflug bei hoher Hummelabundanz (Goldschwingelrasen);
- Flächen mit mittlerer Saisonalität und mittlerer bis geringer Abundanz der Hummeln (alle übrigen Vegetationseinheiten):

Außer den basiphilen Rasen wiesen alle Vegetationseinheiten des hinteren Fuschertales ein saisonal schwankendes eingipfeliges Blütenangebot auf (Abb. 8.5). Hummeln brauchen also während eines Sommers stets mehrere Vegetationseinheiten, um überleben zu können. Ein Problem ergab sich in der Einschätzung des Blütenangebotes der mehr oder weniger basiphilen Weiden und Mähder. Als Datengrundlage kam nur Untersuchungsfläche 9 in Frage. Allerdings lag Fläche 9 relativ tief und es fanden sich, wie im Glocknergebiet mit seinem Kalkschiefergrund häufig, sowohl Säure- als auch Basenzeiger in dieser Fläche. Untersuchungsfläche 9 hatte ein großes Blütenangebot und wurde stark beflogen, sodaß der Anteil der basiphilen Flächen am Blütenangebot (Abb. 8.5) und am Gesamtbestand an Hummeln (Abb. 8.4) vielleicht überbewertet ist.

Die Variation des Blütenangebots (Abb. 8.8) der einzelnen Vegetationseinheiten war stärker als die Variation des Hummelbefluges (Abb. 8.2). So waren die Peaks der Hummelabundanz

meist niedriger als die des Blütenangebotes und der Beflug verteilte sich gleichmäßiger über die Vegetationstypen als dies beim Blütenangebot der Fall war. Dies dürfte darauf zurückzuführen sein, daß Hummeln wie alle sozialen Bienen central place foraging betreiben (HEINRICH 1979b, KACELNIK, HOUSTON & SCHMID-HEMPEL 1986, SEELEY 1995) und von einem bestimmten Nistplatz aus nicht alle gerade optimalen Blütenangebote mit entsprechend geringem Energieaufwand erreichen können. Deshalb werden auch suboptimale Angebote in Nestnähe genutzt.

8.4.3. Nektarangebot der Vegetationseinheiten

Die phänologische Abfolge der Blühwellen der Pflanzen mit Hummelbesuch in den einzelnen Vegetationseinheiten (Abb. 8.5) spiegelt sich auch im Nektarangebot dieser Flächen wider. Allerdings war der Wechsel zwischen hohem und niedrigem Zuckerangebot (Abb. 8.8) abrupter als die Abfolge der Blühwellen. Ein überproportional hohes Nektarangebot wies Hochstaudenfläche 2 auf. Darauf ist mit Sicherheit auch die extrem hohe Hummelabundanz auf dieser Untersuchungsfläche (Abb. 8.4) zurückzuführen. Zwar hatte diese Fläche auch das höchste Blütenangebot aller Untersuchungsflächen. Doch das Nektarangebot der einzelnen Blüten von Arten der Gattungen *Aconitum*, *Carduus*, *Cirsium*, *Knautia* und *Scabiosa* lag durchaus im Rahmen anderer Blüten (Tab. 5.3). Stärker fällt ins Gewicht, daß die meisten der dort blühenden Hochstaudenarten große Infloreszenzen bilden. Alle anderen Vegetationseinheiten wiesen ein deutlich geringeres Nektarangebot auf. Höhere Nektarmengen pro Fläche waren nur in Zwergstrauchgesellschaften und der alpinen Schuttflur zu finden. Unterschiede des Nektarangebotes können durch drei Fakten verursacht sein: Blütendichte, Nektarproduktion der Pflanzen, Ausbeuterate durch Blütenbesucher.

Für Blütenbesucher spielen neben dem Nektargewinn auch die Ausbeutungskosten eine essentielle Rolle (HEINRICH 1979b), weshalb das Nektarangebot einer Fläche nur darüber etwas aussagt, wie viel Nektar in einer Vegetationseinheit vorhanden ist, und nicht darüber, wie effizient die Nektarvorräte zu sammeln sind und tatsächlich genutzt werden. Zu berücksichtigen ist auch, daß Abb. 8.8 eine halbquantitative Darstellung ist. Daten über die ganze Saison wurden nur vom Blütenangebot der einzelnen Vegetationseinheiten erhoben. Das Nektarangebot wurde dagegen für jede Pflanzenart in wenigen Tagesgängen gemessen und für alle Bestände dieser Art verallgemeinert. Im Jahresverlauf stieg die Ausbeuterate der Blüten generell (Abb. 5.4). Außerdem sollte es einige Zeit dauern, bis die Blütenbesucher sich auf eine Pflanzenart eingestellt haben, die gerade neu zu blühen begonnen hat. Deshalb dürfte der mittlere Nektargehalt der Blüten im Verlauf der Blühperiode merklich sinken. Für die genauere Analyse dieser hier nicht berücksichtigten Zusammenhänge wären jedoch zumindest exemplarische Messungen des Nektargehaltes abgeschirmter und frei zugänglicher Blüten einiger Arten im Verlauf der Blühsaison nötig.

Die Peaks des Nektarangebots waren relativ schmal (Abb. 8.8). Reiche Nektarvorkommen bestanden also nur über relativ kurze Zeiträume. Berücksichtigt man die steigende Ausbeuterate mit Fortdauer der Blütezeit (Abb. 5.4) sollten die Zeiten mit sehr reichem Nektarangebot tendenziell noch kürzer werden. Ähnliche Befunde ergaben sich bei Honigbienen: Zwischen kurzen Zeiten reichlichen Honigertrages liegen immer wieder längere Zeiten mit spärlichem Nektarangebot (SEELEY 1995). Der Einfluß der Hummelbesuche auf das Zuckerangebot der genutzten Pflanzen stieg in den einzelnen Vegetationseinheiten nicht parallel (Abb. 8.9). Am frühesten war dieser Einfluß in den sauren Rasenflächen und den Hochstaudengesellschaften zu merken. In den Krummseggenrasen, der alpinen Schuttflur wie auch in den Goldschwingelfluren war ein Effekt der blütenbesuchenden Hummeln auf das Zuckerangebot erst einige Wochen später im August festzustellen. Es konnte gezeigt werden,

daß ab Mitte Juli ein signifikanter Zusammenhang zwischen der Erniedrigung des Zuckerangebotes von Blüten durch Besucher und dem Verhältnis Hummelbesuche/1000 Blüten bestand. Die in Abb. 8.9 dargestellten - je nach Vegetationseinheit jahreszeitlich verschieden starken - Veränderungen des Nektargehaltes zugänglicher Blüten wurden also zu einem entscheidenden Teil von blütenbesuchenden Hummeln verursacht.

8.4.4. Pollenangebot der Vegetationseinheiten

Die phänologische Abfolge der Blühwellen der Pflanzen mit Hummelbesuch in den einzelnen Vegetationseinheiten (Abb. 8.5) spiegelt sich wie im Nektarangebot auch im Pollenangebot dieser Flächen wider. Das Pollenangebot der Hochstaudenfluren war, verglichen mit der Höhe der Blütenwellen und des Nektarangebotes gering, aber trotzdem höher als in allen anderen Vegetationseinheiten außer den Goldschwingelfluren. Diese wiesen ein hohes Pollenangebot über einen großen Teil der Blühsaison auf. Nektar- und Pollenangebot verschiedener Flächen variierten zum selben Zeitpunkt beträchtlich. Es gab Flächen mit einem durchschnittlichen Nektar- aber einem sehr hohen Pollenvorrat (Fläche 10, Goldschwingelrasen) ebenso wie Flächen mit einem ausnehmend hohen Nektarvorrat bei nur mäßigem Pollenvorrat (Fläche 2, Hochstaudenflur). Die meisten Vegetationseinheiten blieben jedoch selbst in Zeiten der Blühmaxima weit unter diesen Höchstwerten.

8.4.5. Anzahl der Hummeln im hinteren Fuschertal

Der Flugradius und besonders auch der innerhalb eines Sammelfluges bewältigte Höhenunterschied blütenbesuchender Hymenopteren kann überraschend groß sein. So wurden vereinzelt Honigbienen am Hochtort bis auf 2600 m NN gefunden (eigene Beobachtung). Das läßt auf eine zurückgelegte Höhendifferenz für einen Sammelflug von zumindest 800 m schließen. Honigbienen besammeln regelmäßig ein Gebiet mit bis zu 6 km Radius (SEELEY 1995). Vereinzelt ♂♂ entfernen sich bis 10 km vom Stock, wenn auch bei günstigem Nahrungsangebot sich fast alle Sammlerinnen nur in einem engeren Umkreis des Stockes aufhalten. Hummeln, die im Vergleich zur Honigbiene durchwegs kräftiger gebaut sind, dürften in Zeiten von Nahrungsmangel regelmäßig ähnliche Horizontal- und Vertikalentfernungen bewältigen.

Für einen Umkreis von 2 km um einen Mittelpunkt [~ Mittelwert der Flugentfernung von Honigbienen (SEELEY 1995)] ergab sich bei einer Fläche von 12,57 km² zwischen Juni und September ein Hummelbestand von 2500 bis 37000 sammelnden Individuen. Diese Zahl ist durchaus vergleichbar mit der Sammlerinnenpopulation eines Honigbienenvolkes. Vorteilhaft für die Bestäubung ist, daß der Hummelbestand mit den vielen Neststandorten ungleich homogener verteilt ist als ein Honigbienenbestand, dessen ♂♂ überwiegend in der Nähe des Stockes sammeln. Die seltensten der Arten (Anhang 3.1, vgl. Abb. 3.9), die im Gebiet wahrscheinlich nisteten und nicht aus tieferen Lagen zuflogen (vgl. AMIET 1996, HAGEN 1988) erreichten 0,37% (*B. alpinus*) bzw. 0,59% (*B. mucidus*) der Gesamtnachweise an Hummeln. Geringere Häufigkeiten erreichten nur Schmarotzerhumeln. Rechnet man diese Werte hoch, ergeben sich für das hintere Fuschertal Individuenzahlen von 33 bzw. 53 Königinnen im Minimum sowie 245 bzw. 379 Individuen im Maximum. Die maximale Abundanz der ♂♂ lag zwischen 407 und 645 Individuen. Somit ist selbst bei den seltensten Arten - unter der Annahme von 30 Sammlerinnen pro Nest zum Zeitpunkt des Populationsmaximums - mit 14 bzw. 22 Nestern im Gesamtgebiet zu rechnen. Die geschätzte maximale Sammlerinnenpopulation von 30 Tieren pro Nest basiert auf Nestdaten von *B. pratorum* und anderer alpiner Arten aus LEINER (1990), NEUMAYER (1992) und KÜPPER & SCHWAMMBERGER (1994). Diese Schätzung berücksichtigt, daß große Nester mit

Reproduktionserfolg die Minderheit darstellen (NEUMAYER 1992). Ein beträchtlicher Teil der Hummelvölker kümmert mit einigen ♂♂ dahin und geht schließlich ein. Bei den vorgefundenen Individuenzahlen ist von einer stabilen Population auch der seltensten vorgefundenen Hummelarten auszugehen, zumal es bei alpinen Hummelarten ohne Schwierigkeiten zu einem Populationsaustausch zwischen verschiedenen Tälern kommen sollte.

9. Zusammenfassung

Ziel dieser Untersuchung war die quantitative Erfassung des Einflusses abiotischer und biotischer Faktoren auf Größe und Struktur einer Hummelgemeinschaft des Hochgebirges (Österreich, Nationalpark Hohe Tauern, 1900 - 2600 m NN). Als abiotische Faktoren wurden die Höhenlage und die Lage im Gebirgsrelief (Nord- oder Südabhang eines Gebirgszugs) untersucht, als biotische Faktoren Blütenangebot, Nektar- und Pollenangebot, Ausbeutungskosten, Energiebilanz und Pollengewinn. Besonderes Augenmerk wurde auf die interspezifische Ressourcenaufteilung gelegt.

Die untersuchte artenreiche Gemeinschaft besteht aus 23 Hummel- und Schmarotzerhummelarten. Unter Berücksichtigung der niedrigeren Lagen sind im Untersuchungsgebiet somit 28 Arten nachgewiesen. Nach der Bevorzugung verschiedener Höhenlagen und Lagen im Gebirgsrelief können die 13 häufigeren Arten fünf Gruppen zugeordnet werden: Diese Artengruppen unterschieden sich erstens darin, ob die Arten die Tauern-Nord- oder Südseite bevorzugten oder an beiden Gebirgsseiten vorkamen. Außerdem wurden zwei Arten fast ausschließlich über 2300 m NN gefunden, während die anderen in tieferen Lagen vorkamen.

Zusätzlich hatte das vorhandene Ressourcenangebot entscheidende Auswirkungen auf Größe und Zusammensetzung der Hummelpopulation: Die Anteile der einzelnen Vegetationseinheiten an der Gesamtfäche des hinteren Fuschertales über 1800 m NN wurden mit Hilfe von GIS errechnet. Der Anteil der von Hummeln besuchten Blüten am gesamten Blütenangebot nahm im Mittel mit der Höhe ab und im Jahresverlauf zu. Die Maxima des Angebotes an Blüten, Nektar und Pollen sowie die Hummelabundanz zeigen allerdings eine charakteristische saisonale Abfolge: Zwergstrauchgesellschaften ► alpine Rasen ► Hochstaudenfluren. Südlich des Tauern-Hauptkammes stellten zusätzlich die alpinen Mähwiesen ein bedeutendes Ressourcenangebot fast über die ganze Blühsaison. Im Jahresverlauf stieg auch die Hummeldichte - bezogen auf das Blütenangebot - deutlich an. Erstmals kann hier der im Jahresverlauf steigende Einfluß von Hummeln und anderen Blütenbesuchern auf das verfügbare Nektar- und Pollenangebot der Blüten quantitativ für ein größeres Gebiet nachgewiesen werden.

In einem ökonomischen Modell wurden alle erfaßbaren Daten zum potentiellen und realen Energie- bzw. Pollengewinn und Energieverbrauch ausgewertet. Da ein Zusammenhang von Blumentyp, Blütensymmetrie und Blütenfarbe mit der Corollalänge nachweisbar war, stellte sich die Corollalänge als wesentlicher Blütenparameter zusätzlich zum Ressourcenangebot heraus: Blüten mit längerer Corolla bieten eine im Mittel höhere Belohnung. Die einzelnen Hummelarten unterscheiden sich im Blütenwahlverhalten: Arten mit langer Proboscis nutzen die Blüten mit der längsten Corolla, die im Mittel am meisten Nektar bieten. Andere Arten minimieren den Energieverbrauch pro Zeit stark, nehmen dafür aber auch einen niedrigen Gewinn pro Zeit in Kauf. Wieder andere schließlich zeigen einen Kompromiß zwischen Minimierung des Verbrauchs und Maximierung des Gewinns pro Zeit. Die nachgewiesenen Unterschiede in den Optimierungsmechanismen der Blütenwahl stellen eine wichtige Ergänzung zu Optimierungsmodellen des Nahrungssammelns an einem oder wenigen vorhandenen Blumentypen dar. Sie können viele der beobachteten Differenzen des Blütenbesuchsverhaltens verschiedener Hummelarten erklären.

10. Summary

The aim of this study was to determine the influence of abiotic and biotic factors on size and structure of a bumblebee community of the high mountain region (Austria, Hohe Tauern National Park, 1900-2600 m a.s.l.). As abiotic factors elevation and the aspect in the mountain relief (northern or southern slope of a mountain range) were investigated, as biotic factors flower supply, nectar and pollen supply, costs of exploitation, energy balance and pollen gain were examined. Special attention was paid to interspecific resource partitioning.

The species rich community, investigated here, consists of 23 species of bumblebees and cuckoo bees, 28 species if the lower elevations are included. According to preference for elevation and aspect in mountain relief the 13 more abundant species could be arranged into five distinct species groups: On the one hand these species groups differed in preference for the northern or southern slope of the Hohe Tauern or the species occurred on both slopes. On the other hand two species were found almost exclusively above 2300 m NN, the other species occurring at lower elevations.

In addition the available resource supply had important effects on size and structure of the bumblebee population: The relative proportions of the various vegetation units in the entire area of the upper Fuscher Valley above 1800 m a.s.l. were calculated with the aid of a GIS. On average the proportion of flowers visited by bumblebees to the entire flower supply decreased with elevation and increased with the course of the year. Maxima of flower, nectar and pollen supply as well as bumble bee abundance show a characteristic seasonal succession: Shrub communities ► alpine grassland ► tall herbs. On the southern side of the Hohe Tauern range the alpine meadows present an important additional resource supply throughout the flowering season.

In the course of the year also the density of bumblebees - expressed in ration to flower availability - increased significantly. The increasing influence of bumblebees and other flower visitors to available nectar and pollen supply during the season is verified for the first time quantitatively over a larger area.

Using an economic model, all available data for potential and real energy and pollen gain and energy expenditure were evaluated. As flower type, flower symmetry and flower colour all showed a relation to corolla length, the last proved to be the essential flower parameter in addition to flower resource supply. Flowers with a longer corolla on average present a higher reward. Bumblebee species differ in flower choice behaviour: Species with a long proboscis utilize the flowers with the longest corolla, containing most nectar. Other species minimize energy expenditure, but accept a low profit per unit time. A third group of species however shows a compromise between minimization of expenditure and maximization of gain per unit time.

The shown differences of flower choosing optimization mechanisms are an important addition to models of optimal foraging on only one or few available types of flower. They explain many of the observed differences in flower visiting behaviour of various bumble bee species.

11. Dank

Wir bedanken uns herzlich bei folgenden Personen, ohne die das Entstehen dieser Arbeit nicht möglich geworden wäre: bei Univ. Prof. Dr. Kurt Pohlhammer für die Betreuung und Unterstützung bei der Beschaffung von Literatur, der für Nektarmessungen und Pollenzählungen nötigen Ausstattung, die Zurverfügungstellung eines Arbeitsplatzes und vielfältige Korrektur und Kritik, bei Dr. Martin Schwarz und Dr. Maria Schwarz-Waubke für unersetzliche Diskussionen über entomologische und ökologische Themen, Literaturhinweise und Kritik, bei Dr. John Haslett und Mag. Elisabeth Strobl für die Korrektur der englischsprachigen Teile, bei Prof. Ambros Aichhorn für die Weckung des Interesses (J. Neumayer) an den Hummeln und die jahrelangen

Kontakte, bei Dr. Norbert Winding für die Möglichkeit der Benützung der Hochalpinen Forschungsstation am Unteren Naßfeld und das Interesse am Fortgang der Arbeit, bei Dr. Josef Strobl für die Ermöglichung und bei Mag. Eric Lorup für die Durchführung der GIS-Auswertung der Vegetationskarte des Großglocknergebiets, bei der Großglockner-Hochalpenstraßen AG für die Möglichkeit der kostenlosen Befahrung der Großglockner-Hochalpenstraße, bei Univ. Prof. Dr. Wilhelm Foissner für die Zurverfügungstellung eines Thermohygrographen, bei Dr. Stefan Schödl, Naturhistorisches Museum Wien, Mag. Fritz Gusenleitner, Biologiezentrum des Oberösterreichischen Landesmuseums und Dr. Erich Diller, Zoologische Staatssammlung München für die Möglichkeit der Auswertung der Hummelsammlungen, bei Mag. Gerhard Schaidreiter für die Möglichkeit, sein Auto für die Freilandarbeit zu benutzen, bei Dr. Barbara Griehser, Dr. Werner Kreisch, Dipl. Biol. Nicole Luzar, Mag. Guido Reiter, Dr. Leopold Slotta-Bachmayer, Mag. Erich Traugott und allen, die an der Forschungsstation gearbeitet haben, für vielfältige Diskussionen auf der Gebiet der Botanik, Zoologie und darüber hinaus, bei Theodor Kust, Mag. Otto Leiner und Dr. Petra Stöckl für vielfältigen Gedankenaustausch in unserer gemeinsamen Beschäftigung mit Hummeln bzw. Wildbienen.

Die Teilen dieser Dissertation zugrunde liegende Arbeit (NEUMAYER 1996) wurde durch eine Projektförderung aus Nationalparkmitteln des Bundesministerium für Umwelt, Familie und Gesundheit gefördert. Dafür sei herzlich gedankt!

12. Verwendete Abkürzungen

Abb.	Abbildung	Problge.....	Proboscislänge
a.s.l.....	above sea level	rel.	relativ
<i>B.</i>	<i>Bombus</i>	s.....	siehe
Bil.	Bilanz	s.l.....	sensu lato (im weiteren Sinn)
ca.....	circa	s.str.....	sensu stricto (im engeren Sinn)
Corlge	Corollalänge	Stabw	Standardabweichung
E.....	Energie	T.....	Temperatur
Fig.....	Figure	t.....	Zeit
Fl.....	Fläche	Tab.....	Tabelle
fl.....	fliegend	Temp.....	Temperatur
Gew.....	Gewinn	u.a.....	unter anderem
Kap.....	Kapitel	Ufl.....	Untersuchungsfläche
Luftf.....	Luftfeuchte	V.....	Volumen
mdl.....	mündlich	v.a.....	vor allem
N.....	Nektar	Verbr.....	Verbrauch
n.....	Anzahl	vgl.....	vergleiche
p.....	Nachweiswahrscheinlichkeit = (1 - Irrtumswahrscheinlichkeit)	vs.....	versus - gegenüber
Pol.....	Pollen	WM.....	Wahrscheinlichkeitsmodell
<i>P.</i>	<i>Psithyrus</i>	z.B.....	zum Beispiel

13. Literatur

- ADLER W., OSWALD K., FISCHER R. et al. (1994): Exkursionsflora von Österreich. — E. Ulmer, Stuttgart, 1180 pp.
- AICHHORN A. (1972): Beitrag zur Hummelzucht und zur Biologie von *Bombus mendax*. — Berichte aus dem Haus der Natur 7: 13-29.
- ALFORD D.V. (1975): Bumblebees. — D. Poynter, London, 352 pp.
- AMIET F. (1996): Hymenoptera: Apidae 1. Allgemeiner Teil, Gattungsschlüssel, die Gattungen *Apis*, *Bombus* und *Psithyrus*. — Insecta Helvetica Fauna 12: 1-98.

- ARIKAWA K., INOKUMA K. & E. EGUCHI (1987): Pentachromic visual system in a butterfly. — *Naturwissenschaften* 74: 297-298.
- ARROYO M.T.K., PRIMACK R. & J. ARMESTO (1982): Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. — *Am. J. Bot.* 69: 82-97.
- BAKER I. & H.G. BAKER (1982): Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny, in: NITECKI M.H. (ed.), *Biochemical Aspects of Evolutionary Biology*. — University of Chicago Press, Chicago: 131-171.
- BANSCHBACH V.S. & K.D. WADDINGTON (1994): Risk-sensitive foraging in honey bees - no consensus among individuals and no effect of colony honey stores. — *Anim. Behav.* 47/4: 933-941.
- BARROW D.A. & R.S. PICKARD (1984): Size related selection of food plants by bumblebees. — *Ecol. Entom.* 9: 369-373.
- BATESON M. & A. KACELNIK (1996): Rate currencies and the foraging starling: The fallacy of the averages revisited. — *Behav. Ecol.* 7/3: 341-352.
- BAUER P.J. (1983): Bumblebee pollination relationships on the Beartooth Plateau tundra of southern Montana. — *Am. J. Bot.* 70/1: 134-144.
- BELISLE C. & J. CRESSWELL (1997): The effects of a limited memory capacity on foraging behavior. — *Theor. Pop. Biol.* 52/1: 78-90.
- BERG R., LIEGL A., MEIER W. & B. SÜTTERLIN (1984): Blütenbesuch bei Hummeln. — Unveröff. Seminararbeit Großpraktikum II b, Universität Freiburg, 104 pp.
- BERTSCH A. (1983) Nectar production in *Epilobium angustifolium* at different air humidities: nectar sugars in individual flowers and the optimal foraging theory. — *Oecologia* 59: 40-48.
- BERTSCH A. (1984): Foraging in male bumblebees (*Bombus lucorum* L.); maximizing energy or minimizing water load. — *Oecologia* 62: 325-336.
- BERTSCH A. (1987): Flowers as food sources and the cost of outcrossing in: SCHULZE E.D. & H. ZWÖLFER (eds.), *Ecological Studies* 61: 273-293.
- BIEDINGER N. & W. BARTHLOTT (1993): Untersuchungen zur Ultraviolettreflexion von Angiospermenblüten. I. Monocotyledonae. — *Tropische und subtropische Pflanzenwelt* 86: 1-118.
- BOWERS M.A. (1986): Density dynamics of bumblebees in subalpine meadows - competition and resource limitation. — *Holarctic Ecol.* 9/3 175-184.
- BRIAN A.D. (1957): Differences in the flowers visited by four species of bumble bees and their causes. — *J. Anim. Ecol.* 26: 71-98.
- BRINK D. (1982): A Bonanza - Blank Pollinator Reward Schedule in *Delphinium nelsonii* (RAN.). — *Oecologia* 52: 292-294.
- BUCHMANN S.L. (1983): Buzz Pollination in Angiosperms. in: JONES C.E. & R.J. LITTLE (eds.): *Handbook of Experimental Pollination Biology*. — Van Nostrand Reinhold, New York: 73-113.
- BUCHMANN S.L. & J.H. CANE (1989): Bees assess pollen returns while sonicating *Solanum* flowers. — *Oecologia* 81: 289-294.
- BURR B. & W. BARTHLOTT (1993): Untersuchungen zur Ultraviolettreflexion von Angiospermenblüten II. Magnoliidae, Ranunculidae, Hamamelididae, Caryophyllidae, Rosidae. — *Tropische und subtropische Pflanzenwelt* 87: 1-193.
- BURR B., ROSEN D. & W. BARTHLOTT (1995): Untersuchungen zur Ultraviolettreflexion von Angiospermenblüten III. Dilleniidae und Asteridae s.l. — *Tropische und subtropische Pflanzenwelt* 93: 1-185.
- CARTAR R.V. & L.M. DILL (1990a): Colony energy requirements affect the foraging currency of bumble bees. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27/5: 377-383.
- CARTAR R.V. & L.M. DILL (1990b): Why are bumble bees risk sensitive foragers? — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26/2: 121-127.
- CHARNOV E.L. (1976): Optimal foraging, the marginal value theorem. — *Theor. Pop. Biol.* 9: 129-136.

- CHEVERTON J., KACELNIK A. & J.R. KREBS (1985): Optimal foraging: Constraints and currencies. — *Fortschr. Zool.* **31**: 109-126.
- CHITTKA L. (1992): The colour hexagon: A chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. — *J. Comp. Physiol. A* **170**: 533-543.
- CHITTKA L. & K. LUNAU (1992): Color coding and innate preferences for flower color patterns in bumblebees, in: ELSNER N. & D.W. RICHTER (eds.): *Rhythmogenesis in neurons and network*. — *Proc. 20th Göttingen neurobiol. Conf.*, Thieme Verl. Stuttgart, 298.
- CHITTKA L., SHMIDA A., TROJE N. & R. MENZEL (1994): Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of Hymenoptera. — *Vision Res.* **34**: 1489-1508.
- CHITTKA L., THOMPSON J.D. & N.M. WASER (1999): Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. — *Naturwissenschaften* **86**: 361-377.
- CIBULA D.A. & M. ZIMMERMAN (1984): The effect of plant density on departure decisions: testing the marginal value theorem using bumblebees and *Delphinium nelsonii*. — *Oikos* **43**: 154-158.
- CLAUSS G., FINZE F.R., & L. PARTZSCH (1994): *Statistik für Soziologen, Pädagogen, Psychologen und Mediziner*. Bd. 1. Grundlagen. — H. Deutsch, Frankfurt/M., 451 pp.
- CONNER J.K., DAVIS R. & S. RUSH (1995): The effect of wild radish floral morphology on pollination efficiency by four taxa of pollinators. — *Oecologia* **104**: 234-245.
- CORBET S.A. (1978a): Bee visits and the nectar of *Echium vulgare* and *Sinapis alba*. — *Ecol. Entomol.* **3**: 25-37.
- CORBET S.A. (1978b): Bees and the nectar of *Echium vulgare*. in: RICHARDS A.T. (ed.) *The pollination of flowers by insects*. — *Linn. Soc. Symp. Ser.* **6**: 21-30.
- CORBET S.A. (1987): Nectar, insect visits and the flowers of *Echium vulgare*, in: RICHARDS A.J. (ed.): *The Pollination of flowers by insects*. — *Linn. Soc. Symp. Series*, Academic Press, London **6**: 21-29.
- CORBET S.A. (1990): Pollination and the weather. — *Isr. J. Bot.* **39**: 13-30.
- CORBET S.A., CHAPMAN H. & N. SAVILLE (1988): Vibratory pollen collection and flower form: bumble-bees on *Actinidia*, *Symphytum*, *Borago* and *Polygonatum*. — *Funct. Ecol.* **2**: 147-155.
- CORBET S.A., CUTHILL I., FALLOWS M. & T. HARRISON (1981): Why do nectar foraging bees and wasps work upwards on inflorescences? — *Oecologia* **51**: 79-83.
- CORBET S.A., UNWIN D.M. & O.E. PRYS-JONES (1979): Humidity, nectar and insect visits to flowers with special reference to *Crataegus*, *Tilia* and *Echium*. — *Ecol. Entomol.* **4**: 9-22.
- CORBET S.A., WILLMER P.G., BEAMENT J.W.L. et al. (1979): Post secretory determinants of sugar concentration in nectar. *Plant, Cell and Environment* **2**: 193-308.
- COURTNEY S.P., HILL C.J. & A. WESTERMAN (1981): Pollen carried for long periods by butterflies. — *Oikos* **38**: 260-263.
- CRESSWELL J.E. (1990): How and why do nectar-foraging bumblebees initiate movements between inflorescences of wild bergamot *Monarda fistulosa* (Lamiaceae)? — *Oecologia* **82**: 450-460.
- CRUDEN R.W. & S.M. HERMANN (1983): Studying nectar? Some observations on the art, in: BENTLEY B.L. & T.S. ELIAS (eds.), *The biology of nectaries*. — Columbia Univ. Press, N.Y.: 223-242.
- DAUMER K. (1958): Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen. — *Z. Vergl. Physiol.* **41**: 49-110.
- DE JONG T.J., KLINKHAMMER P.G.L. & M.J. VAN STAALDUINEN (1992): The consequences of pollination biology for selection of mass or extended blooming. — *Funct. Ecol.* **1992/6**: 606-615.
- DOBESCH H. (1983): Die klimatologischen Ergebnisse aus dem Meßzeitraum 1974-1980. — *Veröff. österr. MaB-Programm* **6**: 37-87.
- DRAMSTAD W.E. (1996): Do bumblebees (Hymenoptera: Apidae) really forage close to their nests? — *J. Insect Behavior* **9/2**: 163-182.
- DREISIG H (1995): Ideal free distributions of nectar foraging bumblebees. — *Oikos* **72/2**: 161-172.
- DUKAS R. & L.A. REAL (1993): Effects of nectar variance on learning by bumble bees. — *Anim. Behav.* **45/1**: 37-41.
- EBMER A.W. (1995): Hymenopterologische Notizen aus Österreich. - 2 (Insecta: Hymenoptera aculeata). — *Linzer biol. Beitr.* **27/1**: 273-277.

- EKSTAM O. (1894): Zur Blütenbestäubung in den schwedischen Hochgebirgen. — Öfvers. K. Vetensk-Akad. Förh. 8: 419-431.
- ELLENBERG H. (1986): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht, 4. Aufl. — E. Ulmer, Stuttgart, 989 pp.
- ESCHE T. (1992/1996): Konkurrieren Nachtschmetterlinge um Blüten? Untersuchungen zu Nischentrennung und Bestäubungseffektivität. — Dissertation Universität Freiburg, 194 pp.; publiziert in: Neue Entomol. Nachrichten (Marktleuthen) 35, Februar 1996, 194 S.
- ESTOUP A., SOLIGNAC M., CORNUET J.M., GOUDET J., & A. SCHOLL (1996): Genetic differentiation of continental and island populations of *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) in Europe. — Molecular Ecology 5/1: 19-31.
- FAEGRI K. & L. VAN DER PIJL (1979): The principles of pollination ecology. 3. ed. — Pergamon, Oxford, 291 pp.
- FARNBERGER C. & H. PAULUS (1996): Hummelgemeinschaften und Blütengesellschaften am Eichkogel in Niederösterreich. — Linzer biol. Beitr. 28/2: 1083-1116.
- FRANZ H. (1943): Die Landtierwelt der mittleren Hohen Tauern. — Springer, Wien, 552 pp.
- FRANZ H. (1982): Die Hymenopteren des Nordostalpengebietes und seines Vorlandes. I. Teil. — Denkschr. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. 124: 1-370.
- FRISCH K. VON (1914): Der Farbensinn und Formensinn der Bienen. — Zool. Jb. Physiol. 35: 1-188.
- FRITSCH K. (1927): Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten in Steiermark. — Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 136: 441-476.
- GALEN C. (1985): Regulation of seed-set in *Polemonium viscosum*: Floral scents, pollination, and resources. — Ecol. 66/3: 792-797.
- GALEN C. & P.G. KEVAN (1980): Scent and color, floral polymorphisms and pollination biology in *Polemonium viscosum* NUTT. — Am. Midl. Naturalist 104: 281-289.
- GILBERT F.S., HAYNES N. & K. DICKSON (1991): Empty flowers. — Funct. Ecol. 5: 29-39.
- GIURFA M. (1996): Movement patterns of honeybee foragers: Motivation and decision rules dependent on the rate of reward. — Behaviour 133: 7-8.
- GLEESON S.K. (1981): Character Displacement in Flowering Phenologies. — Oecologia 51: 294f
- GOODWIN S.G. (1995): Seasonal phenology and abundance of early-, mid- and long-season bumble bees in southern England, 1985-1989. — J Apic. Res. 34/2: 79-87.
- GRABHERR G. & L. MUCINA (1993): Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil II: Natürliche waldfreie Vegetation. — G. Fischer, Jena, 523 pp.
- GREIF F. (1989): Geomorphometrische Studien in den Hohen Tauern. Zur Quantifizierung von Geländeeigenschaften auf der Grundlage der amtlichen österreichischen Karte 1: 50.000. — Veröff. österr. MaB-Programm 13: 9-32.
- GUGERLI F. (1998): Effect of elevation on sexual reproduction in alpine populations of *Saxifraga oppositifolia*. — Oecologia 114: 60-66.
- HAGEN E. VON (1988): Hummeln - bestimmen-ansiedeln-vermehreren-schützen. 2. Aufl. — Neumann-Neudamm, Melsungen, 256 pp.
- HAGERUP O. (1951): Pollination in the Faroes - in spite of rain and poverty of insects. — Biol. Medd. 18/15: 1-48.
- HARDER L.D. (1982): Measurement and estimation of functional proboscis length in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). — Can. J. Zool. 60/5: 1073-1079.
- HARDER L.D. (1983): Functional differences of the proboscides of short - and long tongued bees. — Can. J. Zool. 61/7: 1580-1586.
- HARDER L.D. (1985): Morphology as a predictor of flower choice by bumble bees. — Ecology 66: 198-210.
- HARDER L.D. (1986): Effects of nectar concentration and flower depth on flower handling efficiency of bumblebees. — Oecologia 69: 309-315.
- HARDER L.D. (1988): Choice of individual flowers by bumble bees: Interaction of morphology, time and energy. — Behaviour 104/1-2: 60-77.

- HARDER L.D. (1990): Behavioral responses by bumble bees to variation in pollen availability. — *Oecologia* **85**: 41-47.
- HARDER L.D. & M.B. CRUZAN (1990): An evaluation of the physiological and evolutionary influences of inflorescence size and flower depth on nectar production. — *Funct. Ecol.* **4**: 559-572.
- HARDER L.D. & L.A. REAL (1987): Why are bumble bees risk averse? — *Ecology* **68/4**: 1104-1108.
- HARDER L.D. & W.G. WILSON (1994): Floral evolution and male reproductive success - optimal dispensing schedules for pollen dispersal by animal-pollinated plants. — *Evol. Ecol.* **8/5**: 542-559
- HASLETT J.R. (1989): Interpreting patterns of resource utilization: Randomness and selectivity in pollen feeding by adult hoverflies. — *Oecologia* **78**: 433-442.
- HAYNES J. & M. MESLER (1984): Pollen foraging by bumblebees: Foraging patterns and efficiency on *Lupinus polyphyllus*. — *Oecologia* **61**: 249-253.
- HEINRICH B. (1975): Thermoregulation in bumblebees. II. Energetics of warmup and free flight. — *J. Comp. Physiol.* **96**: 155-166.
- HEINRICH B. (1979a): "Majoring" and "minoring" by foraging bumble bees, *Bombus vagans*; an experimental analysis. — *Ecology* **60**: 245-255.
- HEINRICH B. (1979b): Bumblebee Economics. — Harvard University Press, 246 pp.
- HEINRICH B. (1979c): Resource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumble-bees. — *Oecologia* **40/9**: 235-246.
- HEINRICH B. (1983): Do bumblebees forage optimally and does it matter. — *Am. Zool.* **23**: 273-381.
- HEINRICH B. & M.J.E. HEINRICH (1983): Size and caste in temperature regulation by bumblebees. — *Physiol. Zool.* **56/4**: 552-562.
- HELVENSEN O. VON (1972): Zur spektralen Unterschiedsempfindlichkeit der Honigbiene. — *J. Comp. Physiol* **80**: 439-472.
- HERRERA C.M. (1987): Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. — *Oikos* **50**: 79-90.
- HERRERA C.M. (1989): Pollinator abundance, morphology and flower visitation rate: analysis of the quantity component in a plant - pollinator system. — *Oecologia* **80**: 241-248.
- HEYNEMANN A.J. (1983): Optimal sugar concentrations of floral nectars - dependence on sugar intake efficiency and foraging costs. — *Oecologia* **60/8**: 198-213.
- HILL P.S.M., WELLS P.H. & H. WELLS (1997): Spontaneous flower constancy and learning in honey bees as a function of colour. — *Anim. Behav.* **64/3**: 615-637.
- HOCKING B. (1953): The intrinsic range and speed of flight of insects. — *Tr. R. ent. Soc. London* **104**: 223-345.
- HOCKING B. (1968): Insect flower associations in the high Arctic with special reference to nectar. — *Oikos* **19**: 359-387.
- HODGES C.M. (1985a): Bumble bee foraging: energetic consequences of using a threshold departure rule. — *Ecology* **66/1**: 188-197.
- HODGES C.M. (1985b): Bumble bee foraging: the threshold departure rule. — *Ecology* **66/1**: 179-187.
- HODGES C.M. & R.B. MILLER (1981): Pollinator flight directionality and the assessment of pollen return. — *Oecologia* **50**: 376-379.
- ILLICH I. & N. WINDING (1998): Die Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) der Hohen Tauern: Verbreitung, Ökologie, Gemeinschaftsstruktur und Gefährdung. — *Wiss. Mitt. Nationalpark Hohe Tauern* **4**: 57-158.
- INOUE D.W. (1980): The effect of proboscis and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by bumblebees. — *Oecologia* **45**: 197-201.
- INOUE D.W. & G.H. PYKE (1988): Pollination biology in the Snowy mountains of Australia: Comparisons with montane Colorado, USA. — *Australian Journal of Ecology* **18**: 191-210.
- KACELNIK A., HOUSTON A.I. & P. SCHMID-HEMPEL (1986): Central place foraging in honeybees: The effect of travel time and nectar flow on crop filling. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* **19**: 19-24.

- KEARNS C.A. & D.W. INOUE (1993): Techniques for pollination biologists. — Univ. Press of Colorado, Niewot, Col., 583 pp.
- KEVAN P.G. (1972): Insect pollination of high arctic flowers. — J. Ecol. **60**: 831-847.
- KEVAN P.G. (1975): Sun tracking solar furnaces in high arctic flowers: significance for pollination and insects. — Science **189**: 723-726.
- KEVAN P.G. (1978): Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology in: RICHARDS A.J. (ed.): The Pollination of flowers by insects. — Academic Press, London: 51-78.
- KLOTZ G. (Hg.) (1990): Hochgebirge der Erde. 2. Aufl. — Urania Leipzig, 355 pp.
- KNUTH F. (1898-1905): Handbuch der Blütenbiologie I-III. — W. Engelmann, Leipzig, 400 + 697 + 705pp.
- KÖRNER C. (1989): Der Flächenanteil unterschiedlicher Vegetationseinheiten in den Hohen Tauern. Eine quantitative Analyse großmaßstäblicher Vegetationskartierungen in den Ostalpen. — Veröff. österr. MaB-Programm **13**: 33-46.
- KOSIOR A. (1992): Trzniele (*Bombus* LATR.) i trzmielce (*Psithyrus* LEP.) wybranych rejonów wysokich Taurów (Hohe Tauern, Alpy Centralne, Austria). — Ochrona Przyrody **50**: 153-171.
- KRADOLFER U. & A. ERHARDT (1995): Nectar secretion patterns in *Salvia pratensis* L. (Lamiaceae). — Flora **190/3**: 229-235.
- KRATOCHWIL A. (1984a): Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften: biozöologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen im Kaiserstuhl. — Phytocoenologia **11/4**: 455-669.
- KRATOCHWIL A. (1984b): Zur Bedeutung verschiedener Rasengesellschaften für Schmetterlinge und Hummeln im Naturschutzgebiet Taubergießen. Transektuntersuchungen als Entscheidungshilfe für Pflegemaßnahmen. — Natur und Landschaft **59/11**: 435-443.
- KRATOCHWIL A. (1987): Zoologische Untersuchungen auf pflanzensoziologischem Raster — Methoden, Probleme und Beispiele biozöologischer Forschung. — Tuexenia **7**: 13-51.
- KRATOCHWIL A. (1989): Erfassung von Blütenbesuchergemeinschaften verschiedener Rasengesellschaften im Naturschutzgebiet Taubergießen (Oberrheinebene). — Verh. d. Ges. f. Ökol. **17**: 701-711.
- KRATOCHWIL A. & A. KOHL (1988): Pollensammelpräferenzen bei Hummeln - ein Vergleich mit der Honigbiene. — Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz N.F. **14/3**: 697-715.
- KREISCH W. (1993): Zur Blühphänologie und Blütenbiologie der frühblühenden entomophilen Arten einer subnivalen Pflanzengemeinschaft am Brennkogel (Glocknergruppe). — Wiss. Mitt. Nationalpark Hohe Tauern **1**: 72-83.
- KREISCH W. (1996): Vergleich der Polstervegetation in Hochgebirgen Mittel- und Nordeuropas aus blütenökologischer Sicht. — Dissertationes Botanicae, J. Cramer, Berlin **271**: 1-192.
- KÜPPER G., & K.H. SCHWAMMBERGER (1994): Volksentwicklung und Sammelverhalten bei *Bombus pratorum* (L.) (Hymenoptera, Apidae). — Zool. Jb. Syst. **121**: 202-219.
- KUGLER H. (1942): Hummelblumen. Ein Beitrag zum Problem der „Blumenklassen“ auf experimenteller Grundlage. — Ber. Dt. Bot. Ges. **60**: 128-134.
- KUGLER H. (1970): Blütenökologie. — VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 345 pp.
- KUNIN W. & Y. IWASA (1996): Pollinator foraging strategies in mixed floral arrays: Density effects and floral constancy. — Theor. Pop. Biol. **49/2**: 232-263.
- KUSDAS K. (1968): Beitrag zur Kenntnis der Hummelfauna Oberösterreichs unter besonderer Berücksichtigung des Großraumes von Linz. — Naturkd. Jb. d. Stadt Linz **1968**: 103-123.
- LAMB J.M. & H. WELLS (1995): Honey bee (*Apis mellifera*) use of flower form in making foraging choices. — J. Kans. Ent. Soc. **68/4**: 388-398.
- LANZA J., SMITH G.C., SACK S. & A. CASH (1995): Variation in nectar volume and composition in *Impatiens capensis* at the individual, plant, and population levels. — Oecologia **102**: 113-119.
- LAVERTY T.M. (1992): Plant interactions for pollinator visits: a test of the magnet species effect. — Oecologia **89**: 502-508.

- LAVERTY T.M. & R.C. PLOWRIGHT (1988): Flower handling by bumblebees. A comparison of specialists and generalists. — *Anim. Behav.* **36/3**: 733-740.
- LEINER O. (1990): Untersuchungen zu Bautypen und Mikroklimaverhältnissen von Nestern ausgewählter Hummelarten (Insecta: Hymenoptera, Apidae). — Diplomarbeit Univ. Innsbruck, 62 pp.
- LØKEN A. (1954): Observations of bumble bee activity during the solar eclipse June 30, 1954. — *Univ. Bergen. Arb. Naturv. Rekke* **13**: 3-6.
- LØKEN A. (1964): Bumble bees from Austria (Hymenoptera, Apoidea). — *Norsk. ent. Tidsskr.* **12**: 246-250.
- LØKEN A. (1973): Studies on scandinavian bumble bees. — *Norsk Ent. Tidsskr.* **20/1**: 1-218.
- LØKEN A. (1977): The biology and seasonal activity of the tundra species in the Scandinavian bumble bee fauna (Hym., Apidae). — *Norw. J. Ent.* **24**: 153-157.
- LØKEN A. (1984): Scandinavian species of the genus *Psithyrus* L. (Hymenoptera, Apidae). — *Ent. Scand. Suppl.* **23**: 1-45.
- LOERTSCHER M. ERHARDT A. & J. ZETTEL (1995): Microdistribution of butterflies in a mosaic-like habitat: The role of nectar sources. — *Ecography* **18**: 15-26.
- LÜTZENKIRCHEN G. (1983): Optimal Foraging und Konkurrenzvermeidung. Labor- und Freilanduntersuchungen an nektarsammelnden Hummeln. — Dissertation Univ. Freiburg, 126 pp.
- LUNAU K. (1988): Angeborenes und erlerntes Verhalten beim Blütenbesuch von Schwebfliegen. — *Zool. Jb. Physiol.* **92**: 487-499.
- LUNAU K. (1990): Colour saturation triggers innate reactions to flower signals: Flower dummy experiments with bumblebees. — *J. Comp. Physiol. A* **166**: 827-834.
- LUNAU K. (1991): Innate flower recognition in bumblebees (*Bombus terrestris*, *Bombus lucorum*; Apidae). Optical signals from stamens as landing reaction releasers. — *Ethology* **88**: 203-214.
- LUZAR N. (1996): Erwärmung von Blüten durch Sonneneinstrahlung und Blütenbiologie hochalpiner Pflanzen. Diplomarbeit Univ. Gießen, 86pp.
- MACFARLANE R.P. & D.H. PENGELLY (1974): Conopidae and Scatophagidae (Diptera) as Parasites of Adult Bombinae (Hymenoptera) in Ontario. — *Proc. Ent. Soc. Ontario* **105**: 55-59.
- MAURIZIO A. & I. GRAFL (1982): Das Trachtpflanzenbuch. Nektar und Pollen - die wichtigsten Nahrungsquellen der Honigbiene, 3. Aufl. — Ehrenwirth, München, 364 pp.
- MCCALL C. & R.B. PRIMACK (1992): Influence of flower characteristics, weather, time of day, and season on insect visitation rates in three plant communities. — *Am. J. Bot.* **79/4**: 434-442.
- MCKENNA M.A. & J.D. THOMSON (1983): A technique for sampling and measuring small amounts of floral nectar. — *Ecology* **69/4**: 1306-1307.
- MEEUSE A.D.J. (1978): Entomophily in *Salix*: theoretical considerations in: RICHARDS A.J. (ed.), *The pollination of flowers by insects*. — *Linn. Soc. Symp. Ser.*, Carnegie, Wash.: 47-50.
- MENZEL R. & W. BACKHAUS (1991): Colour vision in insects, in: GOURAS P. (ed.): *Vision and visual dysfunction*. Bd. 6.: *The perception of colour*. — MacMillan, Houndsmills (GB): 262-293.
- MICHAELSON-YEATES T.P.L., MARSHALL A.M., WILLIAMS T.H. et al. (1997): The use of isoenzyme markers to determine pollen flow and seed paternity mediated by *Apis mellifera* and *Bombus* spp. in *Trifolium repens*, a self-incompatible plant species. — *J. Apic. Res.* **36/2**: 57-67.
- MOLDENKE A.R. (1975): Niche specialization and species diversity along a California Transect. — *Oecologia* **21**: 219-242.
- MOLDENKE A.R. (1976): California pollinator ecology and vegetation types. — *Phytologia* **34**: 304-361.
- MOLDENKE A.R. & P.G. LINCOLN (1979): Pollination ecology in montane Colorado: A community analysis. — *Phytologia* **42**: 349-379.
- MOLLER A.P. & G. SORCI (1998): Insect preference for symmetrical artificial flowers. — *Oecologia* **114**: 37-42.
- MORSE D.H. (1982): Foraging relationships within a guild of bumble bees. — *Ins. Soc.* **29/3**: 445-454.
- MOSQUIN T. (1971): Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. — *Oikos* **22**: 398-402.

- MÜHLENBERG M. (1976): Freilandökologie. — Quelle & Meyer, Heidelberg, 214 pp.
- MÜHLENBERG M. (1993): Freilandökologie. 3. Aufl. — Quelle & Meyer, Heidelberg, 430 pp
- MÜLLER C.B. & P. SCHMID-HEMPEL (1992): Correlates of reproductive success among field colonies of *Bombus lucorum*: The importance of growth and parasites. — *Ecol. Entom.* 17: 343-353.
- MÜLLER H. (1881): Die Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. — Leipzig, 611 pp.
- NEUMAYER J. (1992): Mechanismen der Ressourcenaufteilung in einer Hummelgemeinschaft (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) des Alpenvorlandes (Österreich, Salzburg). — Diplomarbeit Univ. Salzburg, 123 pp.
- NEUMAYER J. (1998): Habitatpräferenzen alpiner Hummelarten (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*, *Psithyrus*): Meereshöhe und Lage im Gebirgsrelief als Faktoren der Nischentrennung. — *Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Nationalpark Hohe Tauern* 4: 159-174.
- OBERDORFER E. (1990): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 6. Aufl., E. Ulmer, Stuttgart, 1050 pp.
- OBESO J.R. (1992): Geographic distribution and community structure of bumblebees in the northern Iberian peninsula. — *Oecologia* 89: 244-252.
- OBRECHT E. & A. SCHOLL (1984): *Bombus lucorum* auct. ein Artenkomplex - Enzymelektrophoretische Befunde. — *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 77: 266.
- OERTEL E. (1946): Effect of temperature and relative humidity on sugar concentration in nectar. — *J. Econ. Ent.* 39: 513-515.
- OHARA M. & S. HIGASHI (1994): Effects of inflorescence size on visits from pollinators and seed set in *Corydalis ambigua* (Papaveraceae). — *Oecologia* 98: 25-30.
- OHASHI K. & T. YAHARA (1998): Effects of variation in flower number on pollinator visits in *Cirsium purpuratum* (Asteraceae). — *Am. J. Bot.* 85/2: 219-224.
- OLESEN J.M. (1996): From naivety to experience: Bumblebee (*Bombus terrestris*) queens foraging on *Corydalis cava* (Fumariaceae). — *J. Kans. Ent. Soc.* 69, 4. Suppl: 274-286.
- ÖSTERREICHISCHER ALPENVEREIN (Hg.) (o.J.): Alpenvereinskarte Großglocknergruppe Nr. 40, 1: 25.000.
- OTT J.R., REAL L.A. & E.M. SILVERFINE (1985): The effect of nectar variance on bumblebee patterns of movement and potential gene dispersal. — *Oikos* 45: 333-340.
- PAMILO P., TENGÖ J., RASMONT P., PIRHONEN K., PEKKARINEN A. & E. KAARNAMA (1996): Pheromonal and enzyme genetic characteristics of the *Bombus lucorum* species complex in northern Europe. — *Entomologica Fennica* 7(4): 187-194.
- PAMILO P., VARVIO-AHO S.L. & A. PEKKARINEN (1984): Genetic variation in bumblebees (*Bombus lucorum*) and putative sibling species of *Bombus lucorum*. — *Hereditas* 101: 245-251.
- PAULUS H.F. (1988): Co-Evolution und einseitige Anpassungen in Blüten-Bestäuber-Systemen. Bestäuber als Schrittmacher in der Blütenevolution. — *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 81: 25-46.
- PAWLIKOWSKI T. (1992): Bumblebees' (Apoidea, *Bombus* LATR.) flower-visiting activity depending on flower density in country park areas. — *Acta Univ. Nicolai Copernici Biol.* 41: 123-138.
- PEKKARINEN A. (1982): Morphology and specific status of *Bombus lapponicus* and *B. monticola*. — *Ent. Scand.* 13/1: 41-46.
- PELLMYR O. & J.N. THOMPSON (1996): Sources of variation in pollinator contribution within a guild: The effects of plant and pollinator factors. — *Oecologia* 107: 595-604.
- PETRIKIN J. & H. WELLS (1995): Honey bee (*Apis mellifera*) use of flower pigment patterns in making foraging choices. — *J. Kans. Ent. Soc.* 68/4: 377-387.
- PITTIONI B. (1937): Hummelfauna des Kalsbachtales in Ost-Tirol. — *Festschrift für Prof. Dr. Embrik Strand* Vol. III: 64-122.
- PITTIONI B. (1942): Hummeln als Blütenbesucher. — *Mitt. Bulg. Ent. Ges. Sofia* 12: 63-126.
- PLEASANTS J.M. & M. ZIMMERMAN (1979): Patchiness in the dispersion of nectar resources: Evidence for hot and cold spots. — *Oecologia* 41: 283-288.

- PLOWRIGHT C.M.S. & R.C. PLOWRIGHT (1997): The advantage of short tongues in bumble bees (*Bombus*) - Analyses of species distributions according to flower corolla depth, and of working speeds on white clover. — *Can. Ent.* **129**: 51-59.
- POUVREAU A. (1973): Les ennemis de bourdons. I. Étude d' une zoocénose: le nid de bourdons. — *Apidologie* **4**: 103-148.
- POUVREAU A. (1974): Les ennemis des bourdons. II. Organismes affectant les adultes. — *Apidologie* **5**: 39-62.
- PROCTOR M., YEO P. & A. LACK (1996): The natural history of pollination. — Harper Collins, London, 479 pp.
- PRYS-JONES O.E. & S.A. CORBET (1987): Bumblebees. — Cambridge Univ. Press, 86pp.
- PULLIAINEN, E. & RANTATUPA, H. (1986): Ecological observations on *Bombus lapponicus* in eastern Finnish Forest Lapland. — *Not. Ent.* **66/1**: 55-60.
- PYKE G.H. (1978): Optimal foraging: Movement patterns of bumblebees between inflorescences. — *Theor. Pop. Biol.* **13**: 72-98.
- PYKE G.H. (1980): Optimal foraging in bumblebees: Calculation of net rate of energy intake and optimal patch choice. — *Theor. Pop. Biol.* **17**: 232-246.
- PYKE G.H. (1982a): Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: Competition and community structure. — *Ecology* **63/2**: 555-573.
- PYKE G.H. (1982b): Foraging in bumblebees: Rule of departure from an inflorescence. — *Can. J. Zool.* **60**: 417-428.
- PYKE G.H., PULLIAM H.R. & E.L. CHARNOV (1977): Optimal foraging: A selective review of theory and tests. — *Quart. Rev. Biol.* **52/2**: 137-154.
- RADEMAKER M.C.J., DE JONG T.J. & P.G.L. KLINKHAMER (1997): Pollen dynamics of bumblebee visitation on *Echium vulgare*. — *Funct. Ecol.* **11/5**: 554-563.
- RANTA E. (1982): Species structure of North European bumblebee communities. — *Oikos* **38**: 202-209.
- RANTA E. (1983): Proboscis length and the coexistence of bumblebee species. — *Oikos* **43**: 189-196.
- RANTA E., LAPPALAINEN K. & H. MIETTINEN (1984): Foraging dynamics of 2 bumblebee species (*Bombus lucorum*; *Bombus lapidarius*) during one summer. — *Ann. Zool. Fenn.* **21/1**: 77-88.
- RANTA E., LUNDBERG H. & I. TERÄS (1981): Patterns of resource utilization in two Fennoscandian bumblebee communities. — *Oikos* **36/1**: 1-11.
- RANTA E., TERÄS I. & H. LUNDBERG (1981): Phenological spread in flowering of bumble beepollinated plants. — *Ann. Bot. Fenn.* **18**: 229-236.
- RANTA E. & K. VEPSÄLÄINEN (1981): Why are there so many species? Spatio-temporal heterogeneity and northern bumblebee communities. — *Oikos* **36**: 28-34.
- RASHEED S.A. & L.D. HARDER (1997): Foraging currencies for non-energetic resources: pollen collection by bumblebees. — *Anim. Behav.* **54/4**: 911-926.
- RASMONT P. (1984): Le bourdons du genre *Bombus* LATREILLE sensu stricto en Europe Occidentale et Centrale. — *Spixiana* **7/2**: 135-160.
- RASMONT P. & E. SCHOLL (1986): Identification and variability of males of the genus *Bombus* LATR. s. str. — *Rev. Suisse Zool.* **93/3**: 661-682.
- REAL L. (1991): Animal choice behavior and the evolution of cognitive architecture. — *Science* **253**: 980-986.
- REAL L. ELLNER S. & L.D. HARDER (1990): Short-term energy maximization and risk aversion in bumblebees: a reply to Pomingham et al.. — *Ecology* **71/4**: 1625-1628.
- REGALI A. & P. RASMONT (1995): New bioassays to evaluate diet in *Bombus terrestris*. — *Apidologie* **26/4**: 273-281.
- REINIG W.F. (1970): Ökologische Studien an mittel- und südosteuropäischen Hummeln. — *Mitt. Münch. ent. Ges.* **60**: 2-56.
- REINIG W.F. (1981): Synopsis der in Europa nachgewiesenen Hummel- und Schmarotzerhummelarten. — *Spixiana* **4/2**: 159-164.
- REISIGL H. & H. KELLER (1987): Alpenpflanzen im Lebensraum. — G. Fischer, Stuttgart, 149 pp.

- REISIGL H. & H. KELLER (1989): Lebensraum Bergwald. — G. Fischer, Stuttgart, 144 pp.
- RESSL F. (1995): Naturkunde des Bezirks Scheibbs. Tierwelt (3). — Botan. Arb.gem. am Biologiezentrum/OÖ Landesmuseum, Linz: 443 pp, (Apinae: 339-348).
- RUNGE F. (1980): Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. 7. Aufl., — Aschendorff, Münster, 278 pp.
- RYRHOLM N. & P. HUEMER (1995): Schmetterlingszönosen alpiner Pflanzengemeinschaften im Bereich der Sajatmäher (Venedigergruppe, Nationalpark Hohe Tauern) (Lepidoptera). — Carinthia II 185/105: 513-525.
- SCHEDL W. (1982): Über aculeate Hautflügler der zentralen Ötztaler Alpen. — Ber. nat.- med. Ver. Innsbruck 69: 95-117.
- SCHIECHTL H. & R. STERN (1985): Die aktuelle Vegetation der Hohen Tauern. — Wagner, Innsbruck, 64 pp, 12 Fotos, 4 Vegetationskarten.
- SCHIFFKORN S. (1990): Nektaraufnahmeverhalten von *Rhingia campestris* entlang eines Höhengradienten im Gasteinertal. — Diplomarbeit, Universität Salzburg, 120 pp.
- SCHMEIL O. & J. FITSCHEN (1982): Flora von Deutschland und seinen angrenzenden Gebieten. 87. Aufl., — Quelle & Meyer, Heidelberg, 606 pp.
- SCHMID-HEMPEL P., MÜLLER C.B., SCHMID-HEMPEL R. & J.A. SHYKOFF (1990): Frequency and ecological correlates of parasitism by conopid flies (Conopidae, Diptera) in populations of bumblebees. — Ins. Soc. 37/1: 14-30.
- SCHOLL A. & E. OBRECHT (1983): Enzymelektrophoretische Untersuchungen zur Artabgrenzung im *Bombus lucorum*-Komplex (Apidae, Bombini). — Apidologie 14/2: 65-78.
- SCHWARZ M., GUSENLEITNER F., WESTRICH P. & H.H. DATHE (1996): Katalog der Bienen Österreichs, Deutschlands und der Schweiz (Hymenoptera, Apidae). — Entomofauna Suppl. 8: 1-398.
- SCHWARZ-WAUBKE M., NEUMAYER J., & P. GROS (1998): Alpine Tagfalergemeinschaften (Lepidoptera; Papilionoidea und Hesperioidea) und Zygaenoidea auf alpinen Flächen entlang der Großglockner-Hochalpenstraße (Salzburger Anteil des Nationalparks Hohe Tauern). — Unveröff. Projektbericht im Auftrag des Ökofonds der Großglockner-Hochalpenstraßen-AG, Salzburg, 57 pp.
- SCHWERDTFEGER M. (1991): Die Nektarzusammensetzung der Asteridae und ihre Beziehung zu Blütenökologie und Sytematik. — Dissertationes Botanicae, J. Cramer, Berlin, 264: 1-94.
- SEELEY T.D. (1995): The wisdom of the hive: The social physiology of honey bee colonies. — Harvard Univ. Press, Cambridge/Mass., 368 pp.
- SHIMIZU A. & K. SUZUKI (1983): Nectar collecting behaviour of queens of *Bombus diversus* and *Bombus hypocrita* on the Flowers of *Epimedium grandiflorum*. — Kontyu 51/1: 41-46.
- SIIVONEN L. (1942): Zur Phänologie der Frühljahrsauftretens der Hummeln (*Bombus*; Hymenoptera: Apidae). — Suomen Hyönteistieteellinen Aikakauskirja 8/1: 83-102.
- SMITHSON A. & M.R. MCNAIR (1996): Frequency-dependent selection by pollinators: Mechanisms and consequences with regard to behaviour of bumblebees *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera: Apidae). — J. Evol. Biol. 9/5: 571-588.
- SOUTHWICK E.E., LOPER G.M., & S.E. SADWICK (1981): Nectar production, composition, energetics and pollinator attractiveness in spring flowers of western New York. — Am. J. Bot. 68/7: 994-1002.
- SOWIG P. (1988): Effects of flowering plant's patch size on species composition of pollinator communities, foraging strategies and resource partitioning in bumblebees. — Oecologia 78: 550-558.
- SOWIG P. (1989): Körpergröße und Rüssellänge bei Hummelarbeiterinnen: die Rolle ihrer inter- und intraspezifischen Variabilität für die unterschiedliche Ressourcennutzung. — Dissertation Univ. Freiburg: 140 pp.
- SOWIG P. (1991): Die Erfassung und Analyse von Blütenbesucher-Gemeinschaften dargestellt am Beispiel der Hummeln (Hymenoptera: Apidae: Bombinae). — Beiheft zu den Verh. d. Ges. f. Ökologie 2: 129-144.
- SOWIG P. & H.F. PAULUS (1988): Beobachtungen zu Artenzusammensetzung und Sammelstrategien in Hummelgemeinschaften an Beinwell. — Mitt. Dt. Ges. allg. angew. Entom. 6/1-3: 109-115.
- STEPHENS D.W. & J.R. KREBS (1986): Foraging Theory. — Princeton Univ. Press, N. J., USA.

- STRICKLER K. (1979): Specialization and foraging efficiency of solitary bees. — *Ecology* **60**: 998-1009.
- TEMELES E.I. (1996): A new dimension to hummingbird-flower relationships. — *Oecologia* **105**: 517-523.
- TERÄS I. (1983): Estimation of bumblebee densities. — *Acta Ent. Fenn.* **42**: 103-113.
- TERÄS I. (1985): Food plants and flower visits of bumblebees in southern Finland. — *Acta Zool. Fenn.* **179**: 1-120.
- THOMSON J.D. (1996): Trapline foraging by bumblebees: 1. Persistence of flight-path geometry. — *Behav. Ecol.* **7/2**: 158-164.
- TOTLAND Ø. (1993): Pollination in alpine Norway: Flowering phenology, insect visitors, and visitation rates in two plant communities. — *Can. J. Bot.* **71**: 1072-1079.
- TOTLAND Ø. (1994): Influence of climate, time of day and season, and flower density on insect flower visitation in alpine Norway. — *Arct. Alp. Res.* **26/1**: 66-71.
- VINTROVA M. (1981): Foraging of *Bombus terrestris* and *Bombus lapidarius* on shared food resources. — *Act. Ent. Boh.* **78**: 318-324.
- VOITH J. (1985): Insekten auf Almweiden, untersucht am Beispiel der Hummeln, Tagfalter und Heuschrecken im Alpenpark Berchtesgaden. — Diplomarbeit Univ. Weihenstephan: 72.
- WADDINGTON K.D. (1980): Flight patterns of foraging bees relative to density of artificial flowers and distribution of nectar. — *Oecologia* **44**: 199-204.
- WASER N.M. (1982): A comparison of distances flown by different visitors to flowers of the same species: *Oecologia* **55**: 251-257.
- WASER N.M. (1983): Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: A review of evidence, in: JONES C.E. & R.E. LITTLE (eds.): *Handbook of experimental pollination ecology*. — Van Nostrand Reinhold, New York: 277-293.
- WASER N.M. (1986): Flower constancy: definition, cause and measurement. — *Am. Nat.* **127**: 593-603.
- WERTH E. (1941): Über einige blütenbiologische Untersuchungen in den Alpen. — *Ber. Dt. Bot. Ges.* **58**: 527-546.
- WEST E.L. (1997): Effect of the type and degree of floral symmetry on bumble bee flower choice and foraging behaviour (*Bombus impatiens*). — Diss. Thesis, University of Western Ontario (Canada).
- WESTERKAMP C. (1996): Pollen in bee-flower relations. Some considerations on melittophily. — *Bot. Acta* **109**: 325-332.
- WILLIAMS P.H. (1991): The bumble bees of the Kashmir Himalaya (Hymenoptera: Apidae, Bombini). — *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Entomol.* **60/1**: 1-204.
- WILLIAMS P.H. (1994): Phylogenetic relationships among bumble bees (*Bombus* LATR.): A reappraisal of morphological evidence. — *Syst. Ent.* **19/4**: 327-344.
- WILMANNS O. (1993): *Ökologische Pflanzensoziologie*, 5. Aufl. — Quelle & Meyer, 477 pp.
- WILSON P. & M. STINE (1996): Floral constancy in bumble bees: Handling efficiency or perceptual conditioning. — *Oecologia* **106**: 493-499.
- WOODWARD G.L. & T.M. LAVERTY (1992): Recall of flower handling skills by bumble bees - a test of Darwin Interference hypothesis. — *Anim. Behav.* **44/6**: 1045-1051.
- YALDEN P.R. (1984): Flower visits by *Bombus monticola* (Apidae) in the Peak District, England UK. — *Ent. Gaz.* **35**: 235-242.
- ZIMMERMAN M. (1980): Reproduction in *Polemonium*: Competition for pollinators. — *Ecology* **61/3**: 497-501.

Anschrift der Verfasser: Dr. Johann NEUMAYER,
Institut für Zoologie der Universität Salzburg
Hellbrunner Str. 34,
A-5020 Salzburg
jneumayer@eunet.at

Prof. Dr. Hannes F. PAULUS
Institut für Zoologie der Universität Wien
Abteilung Evolutionsbiologie
Althanstr. 14
A-1090 Wien

Anhang

Anhang 3.1 Individuenzahlen der einzelnen nachgewiesenen Hummelarten

1995

Kaste	alp	bar	boh	cam	ger	hor	hyp	luc	men	mes	mon	muc	pas	pra	pyr	rud	rup	sic	sor	syl	wur
♀	1				1	22	2	112	33	2	14	4	1	6	6	22		64	50		386
♂		1	1	1		6		14	1	1	4			3	20	5	2	27	7		90
♀	1	1	1		28	5		12	3	1	6	3	1	1	1	12	2	3	4		19

1995

Kaste	alp	bar	boh	cam	ger	hor	hyp	luc	men	mes	mon	muc	pas	pra	pyr	rud	rup	sic	sor	syl	wur
♀								22	1	13	10	1		3	8	62		45	105		16
♂			1					11		1	2			2	10	39		7	12	1	14
♀	3		1			1		4	5	29	5			2	1	45	6	1	2		23

Anhang 3.2 Hummelnachweise auf den einzelnen Untersuchungsflächen. Anteile der einzelnen Hummelarten

♀ ♀

Fl.	<i>alp</i>	<i>bar</i>	<i>boh</i>	<i>cam</i>	<i>ger</i>	<i>hor</i>	<i>hyp</i>	<i>luc</i>	<i>men</i>	<i>mes</i>	<i>mon</i>	<i>muc</i>	<i>pas</i>	<i>pra</i>	<i>pyr</i>	<i>rud</i>	<i>rup</i>	<i>sic</i>	<i>sor</i>	<i>syl</i>	<i>w,m</i>	<i>sp.</i>	<i>n</i>	
1								18,52			14,81								7,41		14,81	44,44	27	
2					51,85	9,26		12,96	1,85		1,85		1,85			3,70	3,70	5,56	1,85		3,70	1,85	54	
3									12,50		12,50											37,50	37,50	8
4	12,50								50,00								12,50					12,50	12,50	8
5	50,00																						50,00	6
6																						100,00		1
7								2,70			5,41			8,11		16,22	2,70		8,11		43,24	13,51	37	
8		10,00						10,00			20,00					20,00						40,00		10
9			3,45							13,79	3,45				3,45	24,14	10,34					20,69	20,69	29
10			0,93			0,93		1,85	1,85	24,07		2,78			0,93	37,04	0,93	0,93				5,56	22,22	108

♂♂

Fl.	<i>alp</i>	<i>bar</i>	<i>boh</i>	<i>cam</i>	<i>ger</i>	<i>hor</i>	<i>hyp</i>	<i>luc</i>	<i>men</i>	<i>mes</i>	<i>mon</i>	<i>muc</i>	<i>pas</i>	<i>pra</i>	<i>pyr</i>	<i>rud</i>	<i>rup</i>	<i>sic</i>	<i>sor</i>	<i>syl</i>	<i>w,m</i>	<i>sp.</i>	<i>n</i>	
1								13,64			31,82				4,55				9,09		9,09	31,82	22	
2	0,13				0,13	2,90		9,63	4,35		1,45	0,26	0,13	0,26	1,06	0,53		10,03	17,15		50,79	1,19	758	
3								30,00							10,00				40,00			20,00	10	
4								40,00										40,00	10,00			10,00	20	
5								42,86			14,29											42,86	7	
6							7,14	28,57	7,14									7,14	7,14		7,14	35,71	14	
7								42,86			28,57			14,29								14,29		7
8								4,44		4,44	4,44	2,22		6,67	4,44	51,11		6,67	6,67		8,89		45	
9								14,04			1,75			1,75		26,32		19,30	5,26		14,04	17,54	57	
10							0,74	19,84		9,63		1,48		1,48	1,48	31,11		7,41	7,41		2,38	18,52	135	

♂ ♂

III

Fl.	alp	bar	boh	cam	ger	hor	hyp	luc	men	mes	mon	muc	pas	pra	pyr	rud	rup	sic	sor	syl	w,m	sp.	n
1								3,13			3,13				34,38		6,25	3,13	3,13		25,00	21,88	32
2			0,71			4,29		7,86	0,71						4,29			14,29	6,43		55,71	2,14	140
3				20,00							20,00							20,00			40,00		5
4																		100,00					1
5																						100,00	1
6											14,29											85,71	7
7														100,00									1
8								5,13		2,56	7,69			10,26	17,95	41,03		7,69	2,56		2,56	2,56	39
9										4,76					14,29	14,29		9,52			52,38	4,76	21
10		1,76	1,76					12,28							5,26	43,85		10,53	14,03		7,02	3,51	57

Anhang 3.3 Häufigkeit von Hummelarten mit kurzer, mittellanger und langer Proboscis im Jahresverlauf

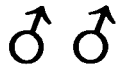


Woche	1994			1995		
	Proboscislänge			Proboscislänge		
	lang	mittel	kurz	lang	mittel	kurz
5				2	2	1
6	5	5				3
7	5	2	2	1		1
8	3	2	5	7	18	4
9	2	2	8	11	19	5
10	1		1	3	11	3
11	1			1	11	1
12	1			4	3	1
13			2		5	1
14			4		1	1
15			5		4	3
16	3	1				
17	8		1			
18	16	1				
19	8		1			
20	2	1	1			
21						
22						
23						
24						



Woche	1994			1995		
	Proboscislänge			Proboscislänge		
	lang	mittel	kurz	lang	mittel	kurz
5						
6						
7						
8			1			
9			3			5
10			7	1		1
11			19	1		1
12	1	3	4		2	2
13	3	2	9		8	1
14	1	10	51	4	19	5
15	14	4	60	4	25	70
16	11		3	2	5	8
17	118	1	54	3	11	16
18	127	4	25	2	5	76
19	140	1	12			
20	20		11			

Woche	1994			1995		
	Proboscislänge			Proboscislänge		
	lang	mittel	kurz	lang	mittel	kurz
21						
22	7					
23						
24						



Woche	1994			1995		
	Proboscislänge			Proboscislänge		
	lang	mittel	kurz	lang	mittel	kurz
5						
6						
7						
8						
9						
10						
11						
12			1			
13			2			
14	1		3			
15	1		6	1	7	6
16	4	4	9	1	10	6
17	3		10	2	16	6
18	19	2	8	8	6	15
19	45		14			
20	16		3			
21	8					
22						
23				1	1	
24				1		

Anhang 4.1 Nachgewiesene Blütenpflanzenarten (Nomenklatur nach ADLER, OSWALD UND FISCHER 1994) im Gebiet und deren Blütenparameter.

Corollalängen wurden gemessen bzw. bei Blüten ohne ausgeprägte Corolla geschätzt (s. Fußnote) Ebenso wurde die Zahl der Blüten pro Infloreszenz ausgezählt. Die Angaben zu den Blütenfarben entstammen der in Kap. 4.2.2.2 angegebenen Literatur. Alle nicht verfügbaren Daten sind mit einem „?“ gekennzeichnet.

A: Pflanzenarten mit insgesamt höchstens drei Hummelbesuchen; (fett: Pflanzenarten, an denen mindestens ein Blütenbesuch durch Hummeln - auch außerhalb der Untersuchungsflächen - beobachtet wurde).

B: Pflanzenarten mit mehr als drei Hummelbesuchen

a1 = offene Blüten pro Infloreszenz;

a2 = offene Blüten pro Körbchen oder Köpfchen oder ähnlicher sehr dichter Infloreszenz;

a2-Sum = Blüten pro Körbchen oder Köpfchen insgesamt;

Farbe = Sichtbarkeit im menschlichen Spektrum (b = blau; gr = grün, br = braun, w = weiß, r = rot, g = gelb, v = violett).

Die Hauptfarbe, das ist die Farbe, die der größere Teil des Schauapparates besitzt, ist zuerst genannt. Bei Farbvarianten ist die häufigste zuerst angeführt, die seltenere danach in Klammer;

Blumentyp = Blumentyp in der Einteilung nach Kugler (leicht verändert); s. Tab. 4.1.

A

Art	Corollalänge	a1			a2		Farbe	Blumentyp
		Mittel	Stab	w	n	Mittel		
<i>Achillea atrata</i>	1,0	1,0	0,0	5	3,6	5	w	7
<i>Achillea millefolium</i>	1,0	1,0	0,0	7	43,3	7	r	7
<i>Acinos alpina</i>	11,5	1,0	0,0	5			b	6
<i>Aconitum paniculatum</i>	15,0	?					b	6
<i>Aconitum variegatum</i>	15,0	3,3	1,1	4			b	6
<i>Adenostyles alliariae</i>	5,0	10,0		1	?		r	7
<i>Ajuga pyramidalis</i>	13,5	13,3	6,25	3			b	7
<i>Alchemilla</i> sp.	0,5	1,0	0,0	36	3,7	47	gr	2
<i>Allium victorialis</i>	2,0	16,0	0,0	2			g	5
<i>Androsace obtusifolia</i>	2,5	2,6	1,4	11			w,g	2
<i>Arabis alpina</i> agg.	3,5	2,7	0,0	2			w	1
<i>Arenaria ciliata</i>	0,5	1,0	0,0	12			w	2

Art	Corolla- länge	a1			a2		Farbe	Blumen- typ
		Mittel	Stab	w	n	Mittel		
<i>Arnica montana</i>	3,0	1,0	0,0	22	110	10	g	7
<i>Aster alpinus</i>	1,0	1,0			?		v,g	7
<i>Aster bellidiastrum</i>	1,0	1,0	0,0	10	?		w,g	7
<i>Astragalus alpinus</i>	4,0	?					b,w	5
<i>Astragalus frigidus</i>	9,0	?					w	5
<i>Bellis perennis</i>	0,5	1,0	0,0	10	?		w,g	7
<i>Biscutella laevigata</i>	0,0	15,6	9,8	4			g	1
<i>Caltha palustris</i>	0,5	1,0		1			g	2
<i>Cardamine amara</i>	0,5	3,1	1,52	4			w	1
<i>Centaurea pseudophrygia</i>	1,5	1,0	0,0	2	?		v,bl	7
<i>Cerastium</i> sp.	0,5	1,0	0,0	12			w	2
<i>Cerastium uniflorum</i>	2,0	1,0	0,0	16			w	2
<i>Chaerophyllum hirsutum</i> ssp. <i>villarsii</i>	0,5	1,0	0,0	21	?		w	2
<i>Coeloglossum viride</i>	2,0	12,0		1			br,gr	5
<i>Comastoma nanum</i>	?	1,0	0,0	5			bl	4
<i>Comastoma tenellum</i>	7,0	?					b	4
<i>Crepis aurea</i>	1,0	1,0	0,0	26	?		g	7
<i>Crepis conyzifolia</i>	1,0	1,0	0,0	9	?		g	7
<i>Crepis</i> sp.	1,0	1,0	0,0	20	?		g	7
<i>Crocus albiflorus</i>	15,0	1,0	0,0	14			w(b),g	2
<i>Dactylorhiza sambucina</i>	6,5	6,5	2,0	8			g(r)	5
<i>Daphne striata</i>	11,0	6,7	1,9	2			r	4
<i>Dentaria enneaphyllos</i>	3,0	?					g	2
<i>Dianthus barbatus</i>	12,0	?					r	9
<i>Dianthus glacialis</i>	12,0	1,0	0,0	4			r	4
<i>Dianthus sylvestris</i>	13,5	?					r	4
<i>Doronicum glaciale</i>	1,0	1,0	0,0	5	?		g	7
<i>Draba aizoides</i>	0,5	1,0	0,0	2			g	2
<i>Epilobium angustifolium</i>	2,0	11,3		2			r	2

Art	Corolla- länge	a1			a2		Farbe	Blumen- typ
		Mittel	Stabw	n	Mittel	n		
<i>Erica carnea</i>	4,0	5,1	2,4	6			r	7
<i>Erigeron alpinus</i>	1,0	1,0	0,0	3	?		r,g	7
<i>Euphrasia minima</i>	0,5	1,7	0,3	26			w,g	5
<i>Euphrasia sp.</i>	1,5	1,6	0,5	23			w,g,v	5
<i>Gagea fistulosa</i>	1,0	1,0	0,0	3			g	2
<i>Galium anisophyllum</i>	0,5	1,0			2,7	10	w	2
<i>Gentiana nivalis</i>	15,0	?					b	4
<i>Gentiana punctata</i>	7,5	7,5	3,3	6			g	1
<i>Gentiana verna</i>	15,0	1,0	0,0	10			b	4
<i>Gentianella germanica</i>	8,5	2,4	1,4	19			v	4
<i>Gentianopsis ciliata</i>	20,0	1,0					b	4
<i>Geum montanum</i>	0,0	1,2	1,2	56			g	1
<i>Gymnadenia conopsea</i>	14,0	12,7	7,9	12			r	5
<i>Gypsophila repens</i>	1,0	1,0	0,0	2			r	4
<i>Hedysarum hedysaroides</i>	3,5	3,7		1			r	6
<i>Helianthemum alpestre</i>	0,5	1,0	0,0	13			g	1
<i>Heracleum sphondylium</i>	0,5	1,0	0,0	2	?		w	1
<i>Hieracium piliferum</i>	1,0	1,0	0,0	46	?		g	1
<i>Hieracium sp.</i>	1,0	1,0	0,0	7	?		g	7
<i>Homogyne alpina</i>	3,5	1,0	0,0	33	33,8	10	r	7
<i>Lathyrus pratensis</i>	3,0	3,0	0,9	10	?		g	7
<i>Leontodon helveticus</i>	1,0	1,0	0,0	42	87,2		g	7
<i>Leontodon hispidus</i>	1,0	1,0	0,0	38	87,2		g	7
<i>Leucanthemopsis alpina</i>	1,0	1,0	0,0	35	?		w,g	7
<i>Ligusticum mutellina</i>	0,5	1,0	0,0	19	?		r	2
<i>Lilium martagon</i>	2,0	1,0		2			r	2
<i>Linaria alpina</i>	1,0	1,0	0,0	2			r,v	5
<i>Lloydia serotina</i>	1,0	1,0	0,0	2			w,g	2
<i>Loiseleuria procumbens</i>	4,0	1,0	0,0	27			r	2
<i>Lotus corniculatus</i>	9,0	2,2	0,8	19			g	6

Art	Corolla- länge	a1			a2		Farbe	Blumen- typ
		Mittel	Stabw	n	Mittel	n		
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	?	1,8	0,5	5			g	5
<i>Moehringia ciliata</i>	0,5	1,0	0,0	3			w	1
<i>Myosotis alpestris</i>	4,0	4,0	1,55	34			b,g	4
<i>Nigritella rhellicani</i>	1,0	12,0		1			r	9
<i>Parnassia palustris</i>	0,5	1,0	0,0	7			w	1
<i>Pedicularis aspleniifolia</i>	12,0	2,9	0,2	5			r	5
<i>Pedicularis elongata</i>	12,0	12,0		1			g	5
<i>Pedicularis rostrato- capitata</i>	12,0	9,0		1			r	5
<i>Persicaria vivipara</i>	0,5	1,0			?		w	9
<i>Peucedanum ostruthium</i>	0,5	1,0	0,0	10	?		w	1
<i>Phyteuma globulariifolium</i>	2,0	1,0			3,6	130	b	7
<i>Phyteuma orbiculare</i>	2,5	1,0			10,7	80	b	7
<i>Platanthera bifolia</i>	?	22,8	24,3	2			g	5
<i>Polygala alpestris</i>	4,0	4,1	1,3	7			b	6
<i>Potentilla aurea</i>	0,5	1,0	0,0	68			g	1
<i>Potentilla erecta</i>	0,5	1,0	0,0	14			g	1
<i>Pritzelago alpina</i>	1,0	1,0	0,0	8	7,9	8	w	1
<i>Prunella grandiflora</i>	?	?					v	5
<i>Prunella vulgaris</i>	?	?					v	5
<i>Pseudorchis albida</i>	1,0	30,0	0,0	2			w	5
<i>Pulsatilla alpina</i> ssp. <i>alpina</i>	0,5	1,0	0,0	14			w,g	2
<i>Pulsatilla alpina</i> ssp. <i>austriaca</i>	0,5	1,0	0,0	29			w,g	2
<i>Pulsatilla vernalis</i>	0,5	1,0	0,0	3			v,g	2
<i>Ranunculus acris</i>	0,5	1,0	0,0	33			g	1
<i>Ranunculus alpestris</i>	0,5	1,0	0,0	15			w,g	1
<i>Ranunculus kuepferi</i>	0,5	1,0	0,0	2			w,g	1
<i>Ranunculus montanus</i>	0,5	1,0	0,0	58			g	1

Art	Corolla- länge	a1			a2		Farbe	Blumen- typ
		Mittel	Stabw	n	Mittel	n		
<i>Ranunculus repens</i>	0,5	1,0	0,0	3			g	1
<i>Rhinanthus glacialis</i>	9,5	2,9	1,1	14			g	5
<i>Rhodiola rosea</i>	0,5	1,0	0,0	6	10,7	9	g	7
<i>Salix helvetica</i> ♂	2,0	1,0			112,7		g	9
<i>Salix helvetica</i> ♀	2,0	1,0			114,2		g	9
<i>Salix waldsteiniana</i> ♂	2,0	1,0			66,7	10	g	9
<i>Salix waldsteiniana</i> ♀	2,0	1,0			?		g	9
<i>Saxifraga aizoides</i>	0,5	1,0	0,0	6			g	2
<i>Saxifraga androsacea</i>	5,0	?	0,0	9			w	2
<i>Saxifraga biflora</i>	0,5	1,0		1			r,g	2
<i>Saxifraga bryoides</i>	0,5	1,0					w,g	2
<i>Saxifraga caesia</i>	2,0	?					w	2
<i>Saxifraga paniculata</i>	2,0	4,5	6,0	7			w,g	2
<i>Saxifraga rotundifolia</i>	1,5	1,0	0,0	3			w	2
<i>Sempervivum montanum</i>	1,5	1,4	0,8	5			r,g	2
<i>Silene acaulis</i>	5,5	1,2	1,0	35			r	2
<i>Silene dioica</i>	?	1,0					r	4
<i>Silene nutans</i>	?	1,0		1			w	2
<i>Soldanella alpina</i>	1,0	1,7	0,3	24			b	3
<i>Soldanella pusilla</i>	1,0	1,0	0,0	18			r	3
<i>Stellaria graminea</i>	0,5	1,0	0,0	3			w	1
<i>Taraxacum</i> sp.	1,0	1,0	0,0	13	?		g	7
<i>Thalictrum aquilegifolium</i>	0,5	8,5		7			r	9
<i>Thalictrum minus</i>		10,0	1,4	2			g	
<i>Thymus pulegioides</i>	3,5	3,5	1,5	10			v	5
<i>Traunsteinera globosa</i>	4,0	1,0			11,1	80	r	7
<i>Trifolium hybridum</i>	5,0	1,0			37,4		w,r	7
<i>Trifolium medium</i>	?	1,0			15,0	10	r	7
<i>Trifolium montanum</i>	4,5	1,0			26,25	10	w	7
<i>Trifolium pallescens</i>	3,5	1,0			12,0	10	w	7

Art	Corolla- länge	a1			a2		Farbe	Blumen- typ
		Mittel	Stabw	n	Mittel	n		
<i>Trifolium repens</i>	?	1,0			8,7	10	w	7
<i>Trollius europaeus</i>	1,0	1,0	0,0	15			g	7
<i>Tussilago farfara</i>	1,0	1,0	0,0	4	?		g	2
<i>Vaccinium gaultherioides</i>	1,0	1,2	0,4	4			w	3
<i>Valeriana montana</i>	1,0	1,0	0,0	12	37,7	13	r	2
<i>Valeriana tripteris</i>	1,0	1,0		1	?		r	2
<i>Veratrum album</i>	1,0	35,8	9,7	5			w,gr	2
<i>Veronica alpina</i>	3,5	3,5	0,7	2			b	2
<i>Veronica bellidiifolia</i>	?	1,0	0,0	5			b	2
<i>Vicia cracca</i>	5,0	?					b	4
<i>Viola biflora</i>	1,0	1,0	0,0	15			g	2

B

Art	Corolla- länge	a1			a2		Farbe	Blumen- typ
		Mittel	Stabw	n	Mittel	n		
<i>Aconitum vulparia</i>	14,5	6,0	3,7	14			g	5
<i>Aconitum napellus</i>	5,5	8,2	5,3	30			b	5
<i>Anthyllis vulneraria</i>	10,0	6,2	3,2	17			g	6
<i>Bartsia alpina</i>	7,0	3,2	1,3	13			v	5
<i>Calluna vulgaris</i>	2,0	5,5	3,5	14			r	33
<i>Campanula barbata</i>	2,0	1,8	0,9	40			b	3
<i>Campanula scheuchzeri</i>	1,0	1,1	1,0	90			b	3
<i>Carduus defloratus</i>	4,0	1,0	0,0	13	87,1	10	v	7
<i>Carlina acaulis</i>	4,0	1,0	0,0	8	37,9	40	w	7
<i>Cirsium spinosissimum</i>	4,5	3,6	1,5	22	77,2	10	g	7
<i>Gentiana acaulis</i>	9,5	1,0	0,0	23			b	3
<i>Geranium sylvaticum</i>	1,5	1,0	0,0	29			v	1
<i>Hypericum maculatum</i>	0,5	1,7	0,7	30			g	1
<i>Knautia longifolia</i>	7,0	1,0	0,0	24	64,6	60	r	7
<i>Lonicera caerulea</i>	7,0	1,8	0,2	3			g	4
<i>Oxytropis campestris</i>	11,0	7,4	1,6	6			w,g,b	6

Art	Corolla- länge	a1			a2		Farbe	Blumen- typ
		Mittel	Stabw	n	Mittel	n		
<i>Pedicularis foliosa</i>	7,5	11,3	4,2	8			g	5
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	2,5	1,0	0,0	34	4,3	350	b	7
<i>Phyteuma persicifolium</i>	1,5	1,0	0,0	14	5,0	120	b	9
<i>Primula minima</i>	10,0	1,0	0,0	48			r	4
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	6,0	4,0	2,1	17			r	4
<i>Rosa pendulina</i>	0,5	1,0	0,0	4			rg	1
<i>Saxifraga oppositifolia</i> + <i>S. rudolphiana</i>	2,5	1,0	0,0	9			r	2
<i>Scabiosa lucida</i>	5,0	1,0	0,0	21	29,9	170	r	7
<i>Silene vulgaris</i>	?	1,0	0,0	45			w	4
<i>Solidago virgaurea</i>	3,0	6,8	3,5	29	?		g	7
<i>Trifolium badium</i>	3,5	1,0			?		g	7
<i>Trifolium pratense</i>	9,5	1,0	0,0	45	16,0	260	r	7
<i>Vaccinium myrtillus</i>	4,0	1,0	0,0	24			r	33
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	4,0	3,3	1,2	14			w	33

Die Corollalängen wurden gemessen. Als Ende der Corolla wurde der Punkt genommen, an dem sie sich über 2mm öffnet. Bei den Arten, von denen keine Messung vorlag, wurden sie entweder der Literatur entnommen (BRIAN 1957, TERÄS 1985, WERTH 1941) oder in seltenen Fällen geschätzt. Die Corollalänge von *Solidago virgaurea* wurde auf 3 m, die von *Carlina acaulis* auf 4 m, die von *Primula minima* auf 10mm und die von *Lonicera caerulea* auf 7 mm geschätzt. *Saxifraga oppositifolia* und *S. rudolphiana* wurden zusammen ausgewertet, da sich beide Arten in ihrer Blütenbiologie kaum unterscheiden (KREISCH, mdl.)

Bei *Aconitum* sp. wurde die Corollalänge vom Blüteneingang weg gemessen, auch wenn dieser mehr als 2 mm im Durchmesser mißt.

Anhang 4.2 Anteil der einzelnen Pflanzenarten (Spalte 1) am gesamten Blütenangebot (Spalte 2) der Untersuchungsflächen (n = 2.473.003) und Anzahl der Hummelbesuche (Spalte 3). Gattungs und Artnamen (sowie z.T. Unter-artnamen) sind mit den jeweils drei ersten Buchstaben abgekürzt.

<i>Aco nap</i>	2,36	559
<i>Cir spi</i>	1,18	371
<i>Sca luc</i>	0,47	80
<i>Kna lon</i>	0,29	51
<i>Tri pra</i>	1,62	45
<i>Ant vul</i>	1,70	38
<i>Vac myr</i>	1,89	37
<i>Vac vit</i>	0,39	37
<i>Car aca</i>	0,02	28
<i>Phy per</i>	0,17	24
<i>Cam sch</i>	1,64	23
<i>Phy hem</i>	0,52	14
<i>Car def</i>	0,04	13
<i>Rho fer</i>	0,94	11
<i>Sil vul</i>	5,63	10
<i>Oxy cam</i>	0,02	9
<i>Ger syl</i>	1,34	8
<i>Ped fol</i>	0,02	8
<i>Cal vul</i>	0,39	7
<i>Gen aca</i>	0,71	6
<i>Cam bar</i>	0,49	6

<i>Hyp mac</i>	0,12	5
<i>Sax opp</i>	2,21	4
<i>Bar alp</i>	0,16	4
<i>Pri min</i>	4,20	3
<i>Tri bad</i>	0,91	3
<i>Lon cae</i>	0,01	3
<i>Ros pen</i>	0,01	3
<i>Leo sp.</i>	1,53	2
<i>Leo hel</i>	1,47	2
<i>Lot cor</i>	0,59	2
<i>Cre con</i>	0,29	2
<i>Phy glo</i>	0,14	2
<i>Cre sp.</i>	0,12	2
<i>Cre aur</i>	0,09	2
<i>Aco vul</i>	0,07	2
<i>Gen ger</i>	0,07	2
<i>Phy orb</i>	0,06	2
<i>Cre sp. (2)</i>	0,00	2
<i>Pru gra</i>	0,00	1
<i>Sal hel</i>	0,00	1
<i>Sal hel ♂</i>	0,00	1
<i>Sil aca</i>	13,10	1
<i>Hie pil</i>	1,05	1
<i>Sol alp</i>	0,67	1
<i>Sal wal ♀</i>	0,23	1
<i>Thy ser</i>	0,12	1
<i>Sol vir</i>	0,12	1
<i>Tro eur</i>	0,10	1
<i>Vac gau</i>	0,06	1
<i>Tri mon</i>	0,05	1
<i>Aci alp</i>	0,03	1
<i>Sal wal ♂</i>	0,03	1

<i>Sal hel ♀</i>	0,01	1
<i>Aco var</i>	0,01	1
<i>Alc sp.</i>	10,54	0
<i>Loi pro</i>	8,80	0
<i>Eup min</i>	5,82	0
<i>Sax and</i>	3,39	0
<i>Ran mon</i>	2,85	0
<i>Pot aur</i>	1,59	0
<i>Are cil</i>	1,51	0
<i>Tan alp</i>	1,35	0
<i>Geu mon</i>	1,35	0
<i>Myo alp</i>	1,16	0
<i>Cer uni</i>	1,12	0
<i>Tus far</i>	0,79	0
<i>Eup sp.</i>	0,74	0
<i>Ran alp</i>	0,65	0
<i>Gal sp.</i>	0,62	0
<i>Ran acr</i>	0,59	0
<i>Hel alp</i>	0,57	0
<i>Lig mut</i>	0,48	0
<i>Pul alp aus</i>	0,38	0
<i>Arn mon</i>	0,37	0
<i>Sol pus</i>	0,35	0
<i>Val mon</i>	0,34	0
<i>Gal ani</i>	0,34	0
<i>Hom alp</i>	0,31	0
<i>Pot ere</i>	0,30	0
<i>Vio bif</i>	0,29	0
<i>Car ama</i>	0,24	0
<i>Ach atr</i>	0,23	0
<i>Rhi gla</i>	0,22	0
<i>Pol viv</i>	0,20	0

<i>Sax pan</i>	0,19	0
<i>Hut alp</i>	0,19	0
<i>Pol alp</i>	0,18	0
<i>Moe cil</i>	0,16	0
<i>Dac sam</i>	0,15	0
<i>Cha hir vil</i>	0,15	0
<i>Cro ver</i>	0,14	0
<i>Eri car</i>	0,14	0
<i>And obt</i>	0,13	0
<i>Gym con</i>	0,12	0
<i>Par pal</i>	0,12	0
<i>Hie sp.</i>	0,11	0
<i>Rho ros</i>	0,11	0
<i>Cer sp.</i>	0,08	0
<i>Sax aiz</i>	0,08	0
<i>Ran rep</i>	0,07	0
<i>Eup sp.</i>	0,06	0
<i>Sax rot</i>	0,06	0
<i>Pul alp alp</i>	0,05	0
<i>Mel rub</i>	0,05	0
<i>Lin alp</i>	0,04	0
<i>Tra glo</i>	0,04	0
<i>Tri rep</i>	0,04	0
<i>Ped asp</i>	0,04	0
<i>Ver bel</i>	0,04	0
<i>Peu ost</i>	0,03	0
<i>Bis lae</i>	0,03	0
<i>Dor gla</i>	0,03	0
<i>Tar off</i>	0,03	0
<i>Tri pal</i>	0,03	0
<i>Gen ver</i>	0,03	0
<i>Sem mon</i>	0,03	0

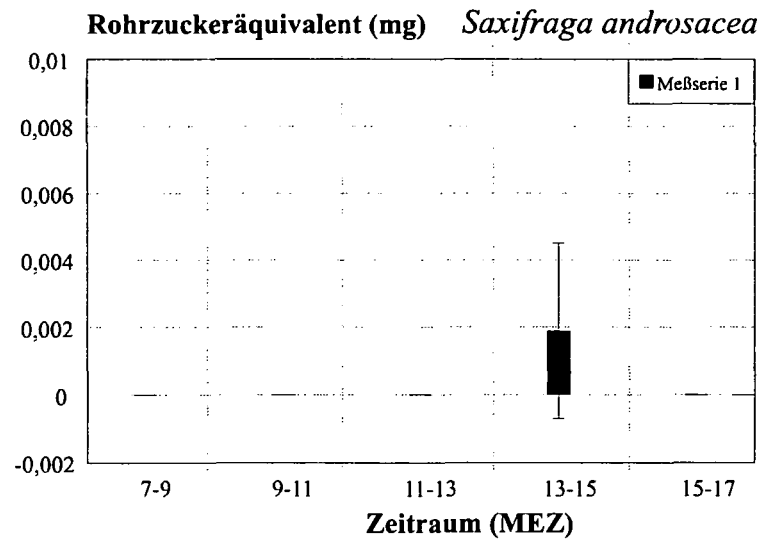
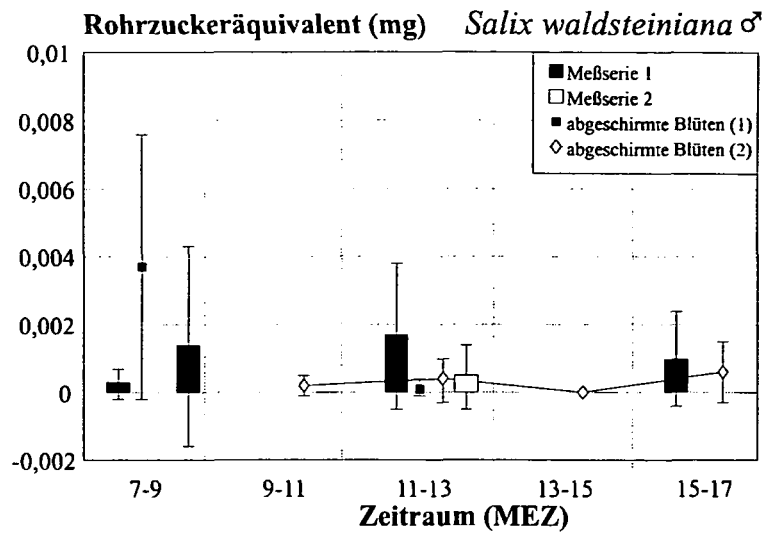
<i>Gag fis</i>	0,02	0
<i>Pul ver</i>	0,02	0
<i>Dra aiz</i>	0,02	0
<i>Lat pra</i>	0,02	0
<i>Gen nan</i>	0,02	0
<i>Epi sp.</i>	0,02	0
<i>Ste gra</i>	0,02	0
<i>Llo ser</i>	0,01	0
<i>Mel syl</i>	0,01	0
<i>Ran pyr</i>	0,01	0
<i>Gen pun</i>	0,01	0
<i>Dia gla</i>	0,01	0
<i>Ver alb</i>	0,01	0
<i>Ara alp</i>	0,01	0
<i>Bel per</i>	0,01	0
<i>Ade all</i>	0,01	0
<i>Gyp rep</i>	0,01	0
<i>Ast bel</i>	0,01	0
<i>Cer sp.(2)</i>	0,01	0
<i>Dap str</i>	0,01	0
<i>Hed hed</i>	0,00	0
<i>Pla bif</i>	0,00	0
<i>Lil mar</i>	0,00	0
<i>Her sph</i>	0,00	0
<i>Pse alb</i>	0,00	0
<i>Tha aqu</i>	0,00	0
<i>Tha min</i>	0,00	0
<i>Ach mil</i>	0,00	0
<i>Aju pyr</i>	0,00	0
<i>Sil nut</i>	0,00	0
<i>Eri alp</i>	0,00	0
<i>Ver alp</i>	0,00	0

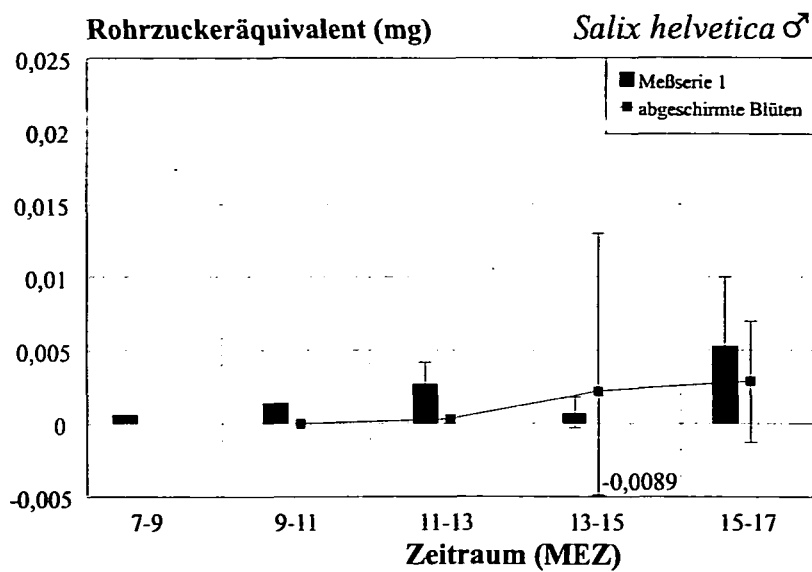
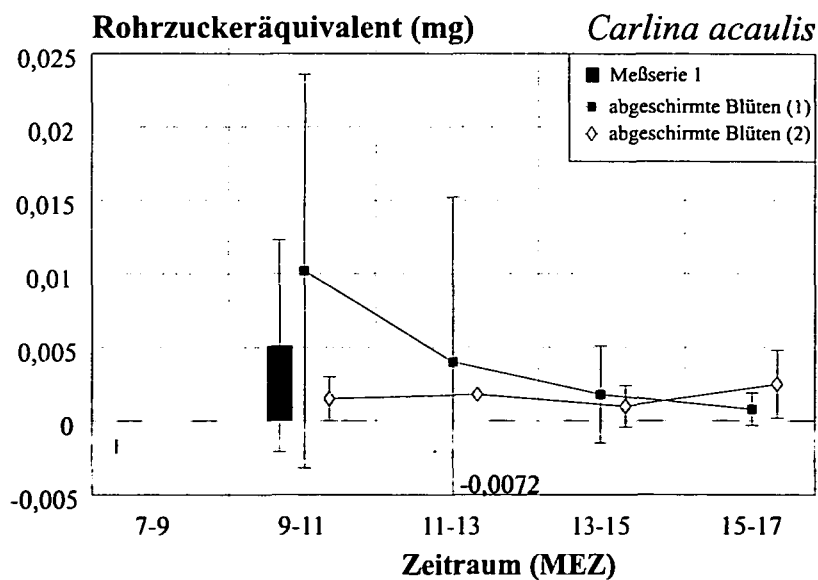
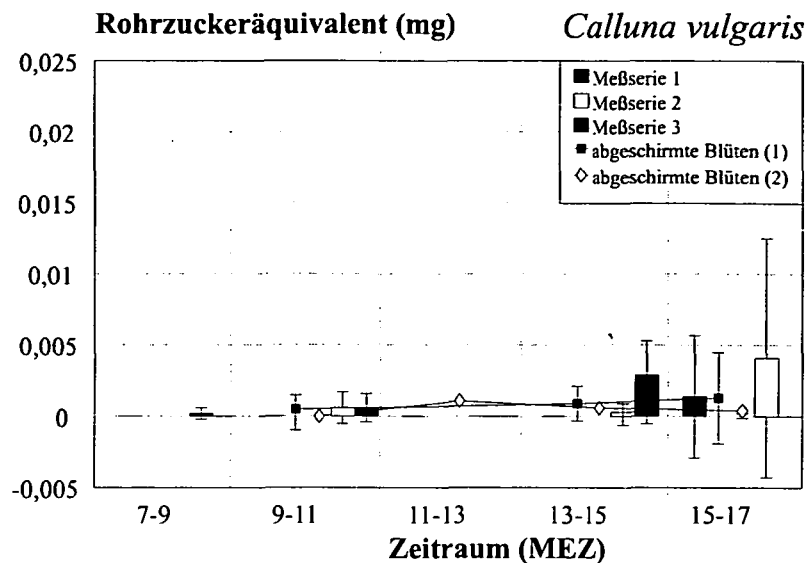
<i>Cen pse</i>	0,00	0
<i>All vic</i>	0,00	0
<i>Val tri</i>	0,00	0
<i>Cal pal</i>	0,00	0
<i>Sax bif</i>	0,00	0
<i>Ped ros</i>	0,00	0
<i>Nig nig</i>	0,00	0
<i>Coe vir</i>	0,00	0
<i>Tri med</i>	0,00	0
<i>Ast alp</i>	0,00	0
<i>Ast fri</i>	0,00	0
<i>Dia bar</i>	0,00	0
<i>Dia syl</i>	0,00	0
<i>Dry oct</i>	0,00	0
<i>Ery syl</i>	0,00	0
<i>Gen cil</i>	0,00	0
<i>Hyp uni</i>	0,00	0
<i>Min sed</i>	0,00	0
<i>Ped elo</i>	0,00	0
<i>Rib alp</i>	0,00	0
<i>Sax bry</i>	0,00	0
<i>Sax cae</i>	0,00	0
<i>Sax sp.</i>	0,00	0
<i>The alp</i>	0,00	0

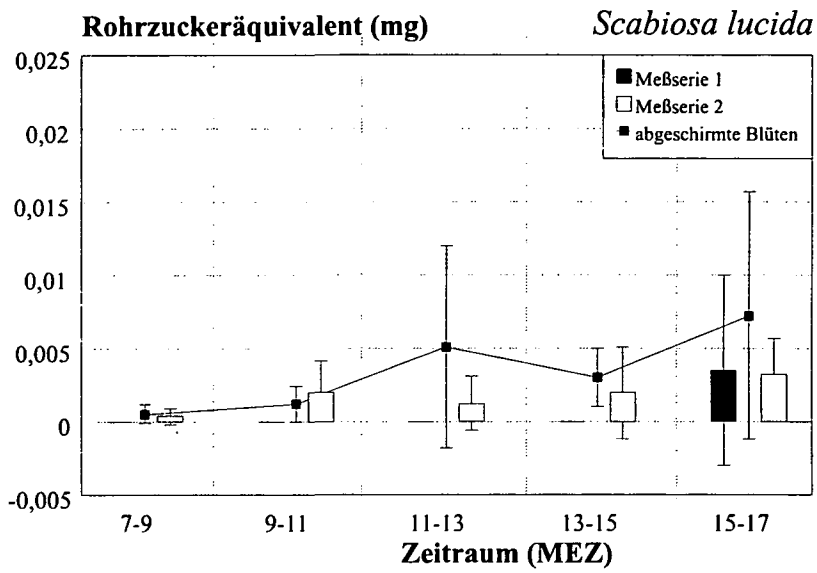
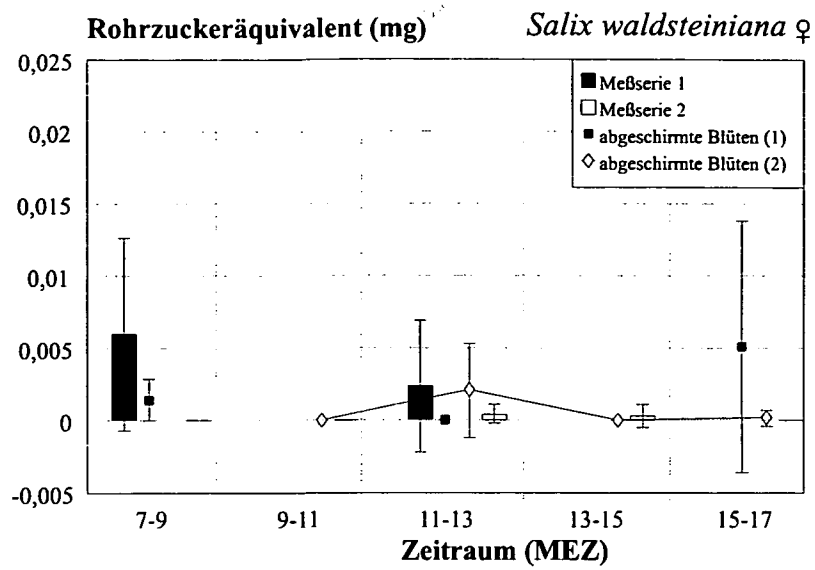
Anhang 5.1 Nektarmengen der einzelnen Pflanzenarten im Tagesverlauf. Die Arten sind nach der Dimension der Skala (mg Rohrzuckeräquivalent) aufsteigend angeordnet. Innerhalb jeder Gruppe sind die Arten alphabetisch gereiht:

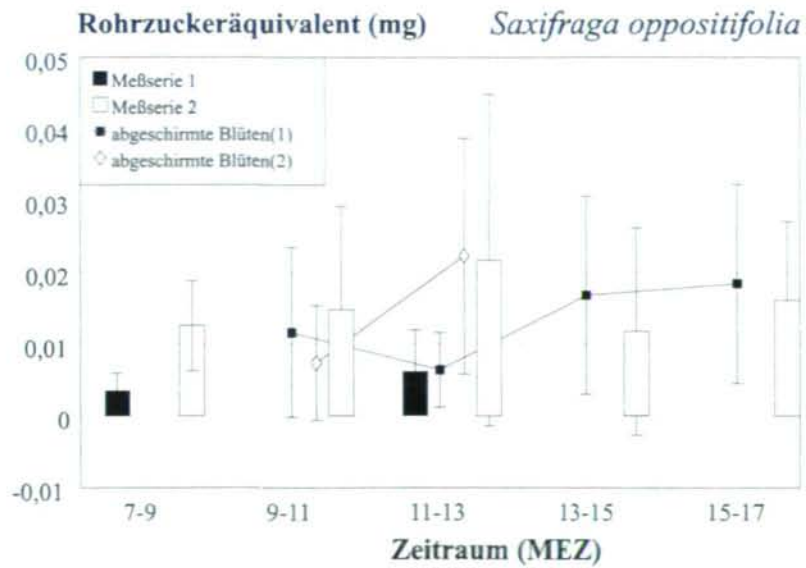
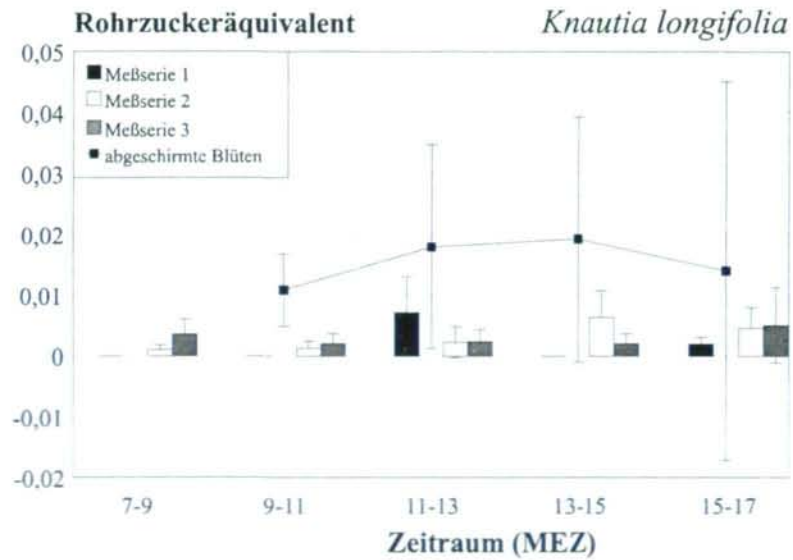
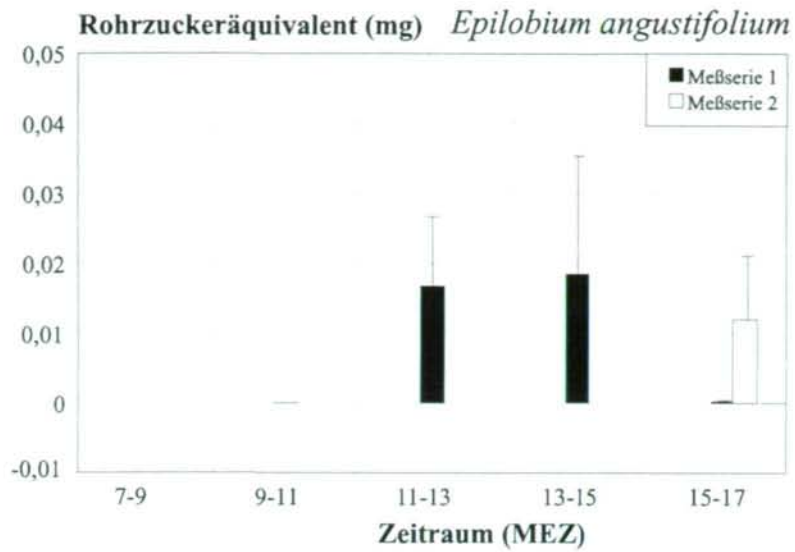
Nr	Art	Anhang - Seite
1	<i>Salix waldsteiniana</i> ♂	XVII
2	<i>Saxifraga androsacea</i>	XVII
3	<i>Calluna vulgaris</i>	XVIII
4	<i>Carlina acaulis</i>	XVIII
5	<i>Salix helvetica</i> ♂	XVIII
6	<i>Salix waldsteiniana</i> ♀	XIX
7	<i>Scabiosa lucida</i>	XIX
8	<i>Epilobium angustifolium</i>	XX
9	<i>Knautia longifolia</i>	XX
10	<i>Saxifraga oppositifolia</i>	XX
11	<i>Carduus defloratus</i>	XXI
12	<i>Erica carnea</i>	XXI
13	<i>Gentiana germanica</i>	XXI
14	<i>Geranium sylvaticum</i>	XXII
15	<i>Loiseleuria procumbens</i>	XXII
16	<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	XXII
17	<i>Phyteuma persicifolium</i>	XXIII
18	<i>Bartsia alpina</i>	XXIII
19	<i>Daphne striata</i>	XXV
20	<i>Lotus corniculatus</i>	XXV
21	<i>Pedicularis foliosa</i>	XXV
22	<i>Phyteuma globulariifolium</i>	XXIV
23	<i>Primula minima</i>	XXIV
24	<i>Silene acaulis</i>	XXIV
25	<i>Soldanella pusilla</i>	XXVI
26	<i>Trifolium pratense</i>	XXVI
27	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	XXVI

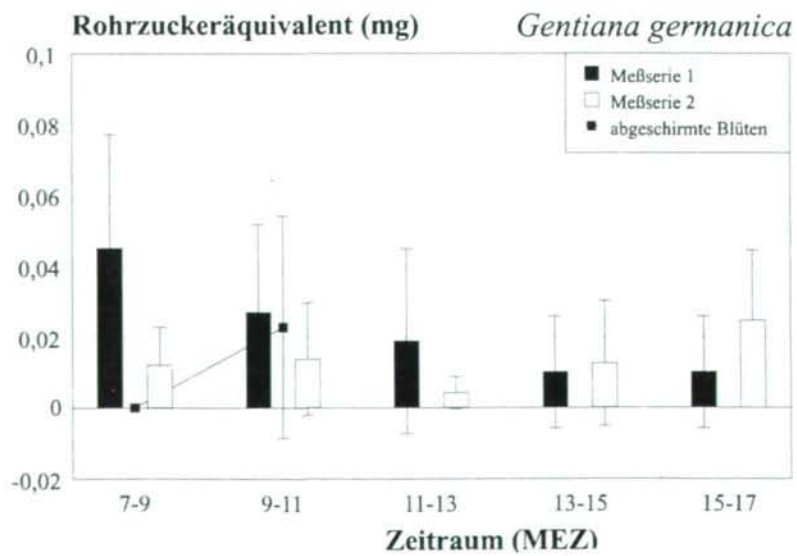
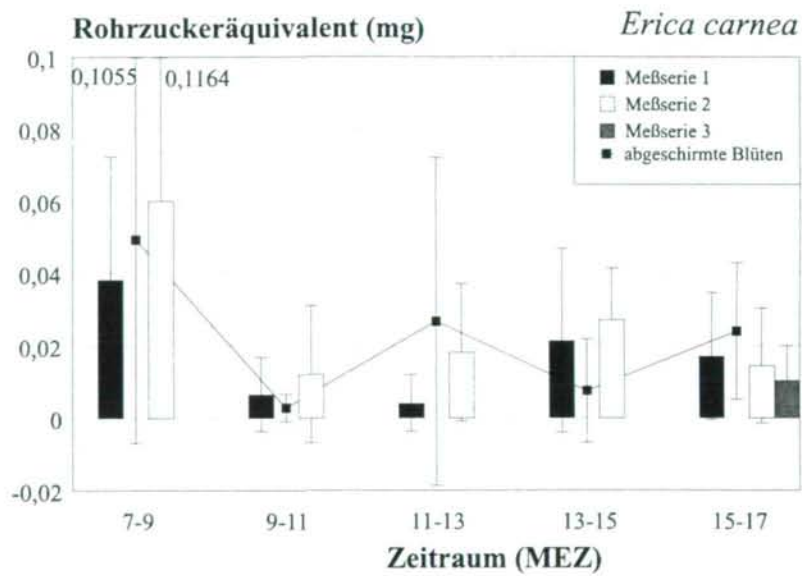
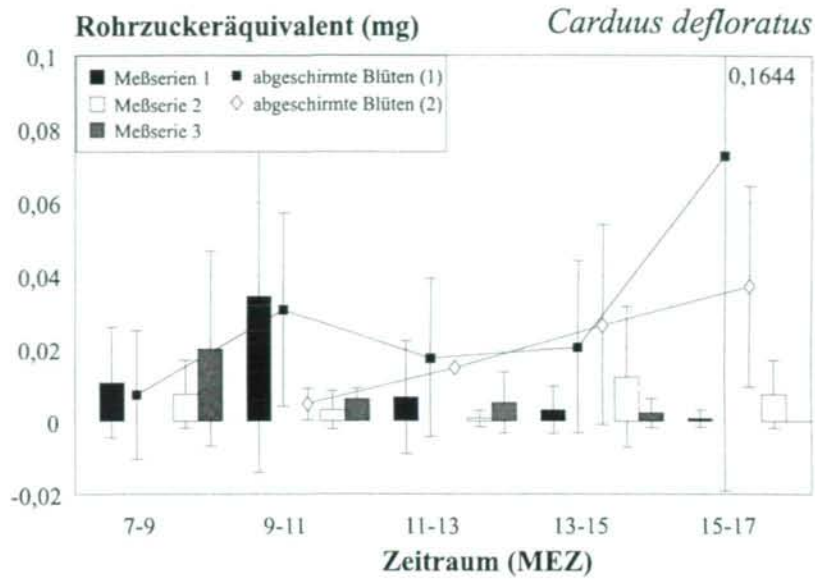
Nr	Art	Anhang - Seite
28	<i>Anthyllis vulneraris</i>	XXVII
29	<i>Cirsium spinosissimum</i>	XXVII
30	<i>Dentaria enneaphyllos</i>	XXVII
31	<i>Oxytropis campestris</i>	XXVIII
32	<i>Phyteuma orbiculare</i>	XXVIII
33	<i>Rhinanthus glacialis</i>	XXVIII
34	<i>Silene vulgaris</i>	XXIX
35	<i>Soldanella alpina</i>	XXIX
36	<i>Vaccinium myrtillus</i>	XXIX
37	<i>Aconitum napellus</i>	XXX
38	<i>Aconitum variegatum</i>	XXX
39	<i>Campanula scheuchzeri</i>	XXX
40	<i>Crocus albiflorus</i>	XXXI
41	<i>Rhododendron ferrugineum</i>	XXXI
42	<i>Campanula barbata</i>	XXXII
43	<i>Gentiana acaulis</i>	XXXII
44	<i>Aconitum vulparia</i>	XXXII

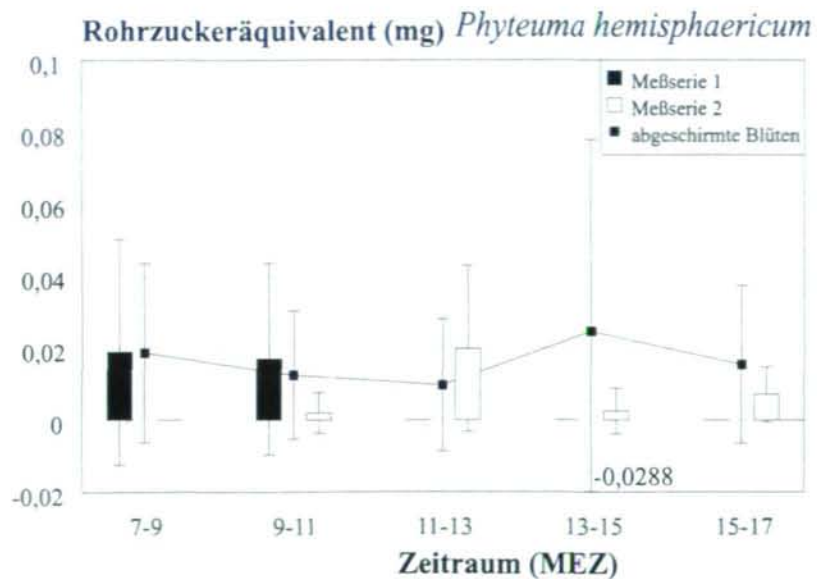
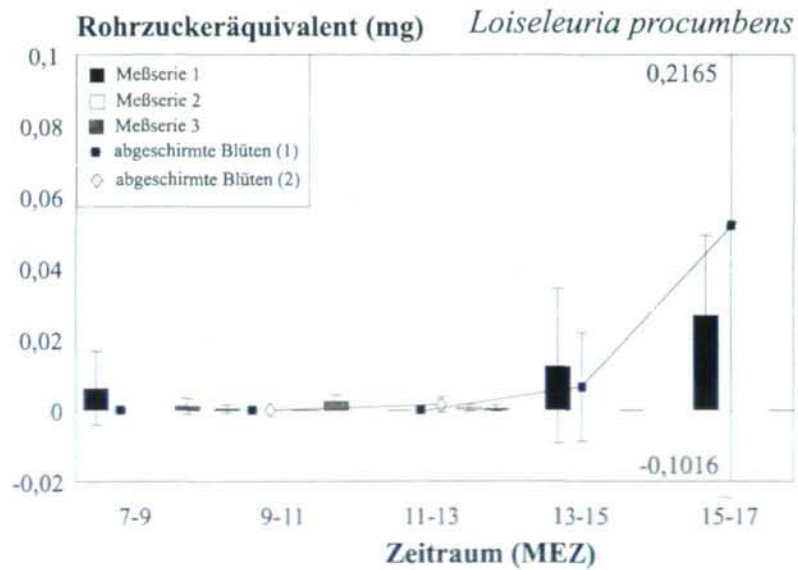
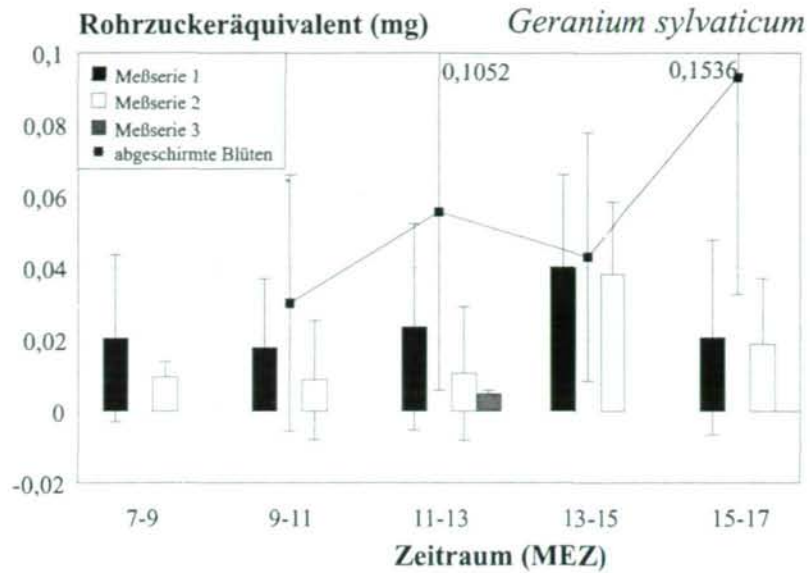


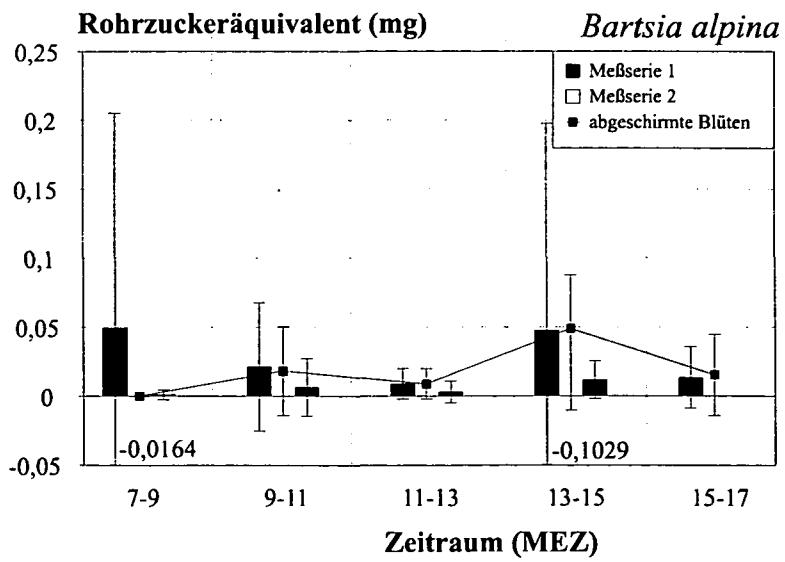
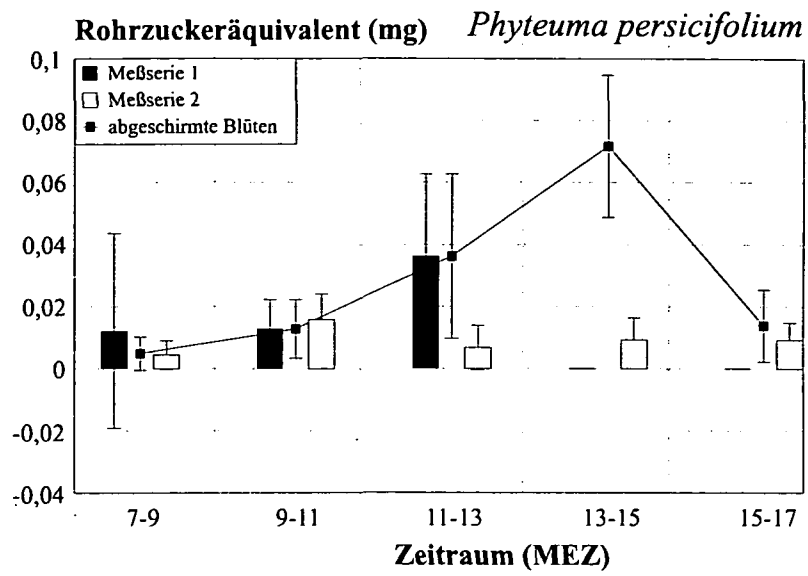


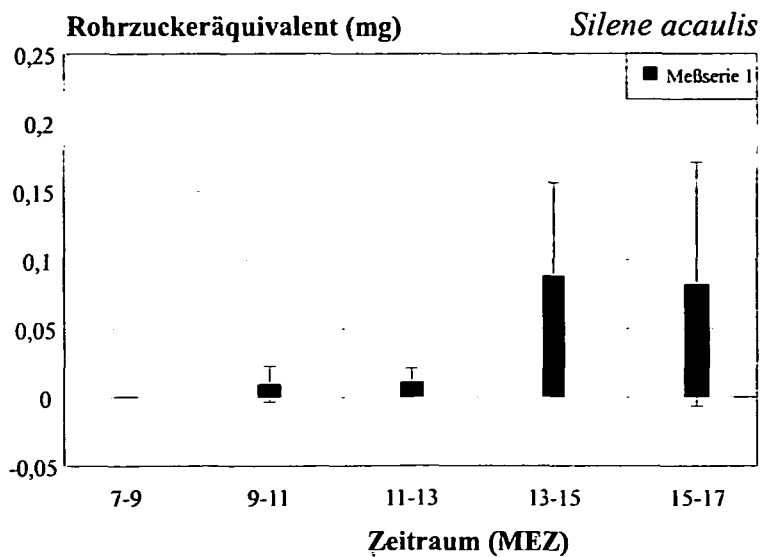
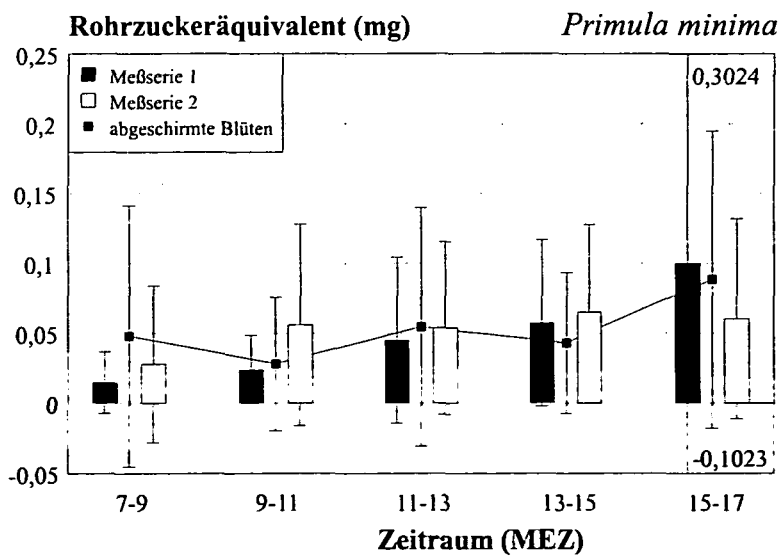
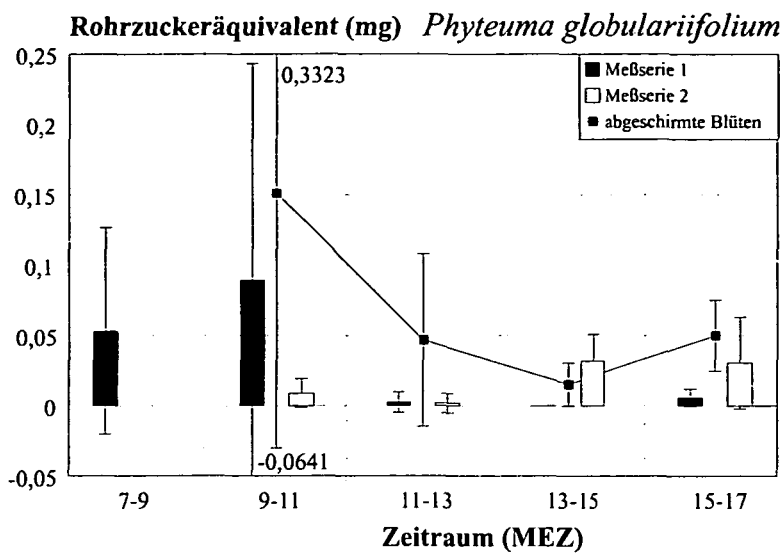


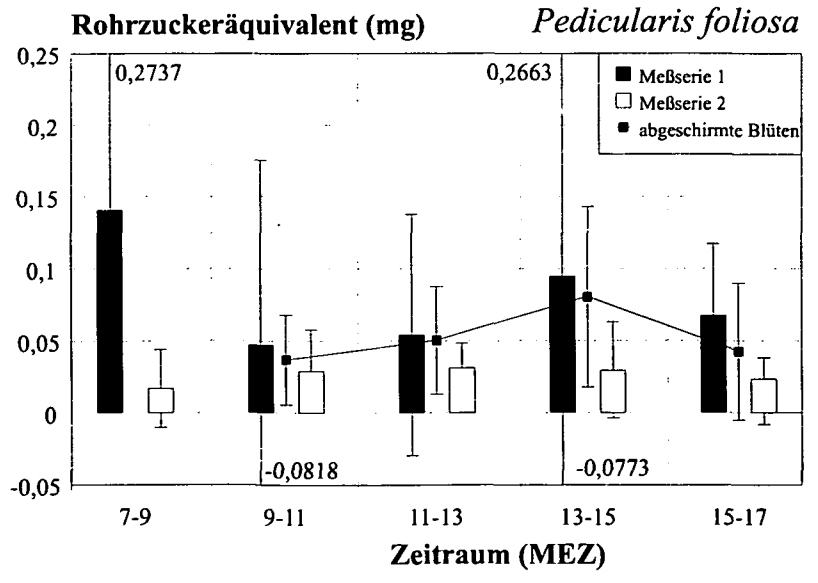
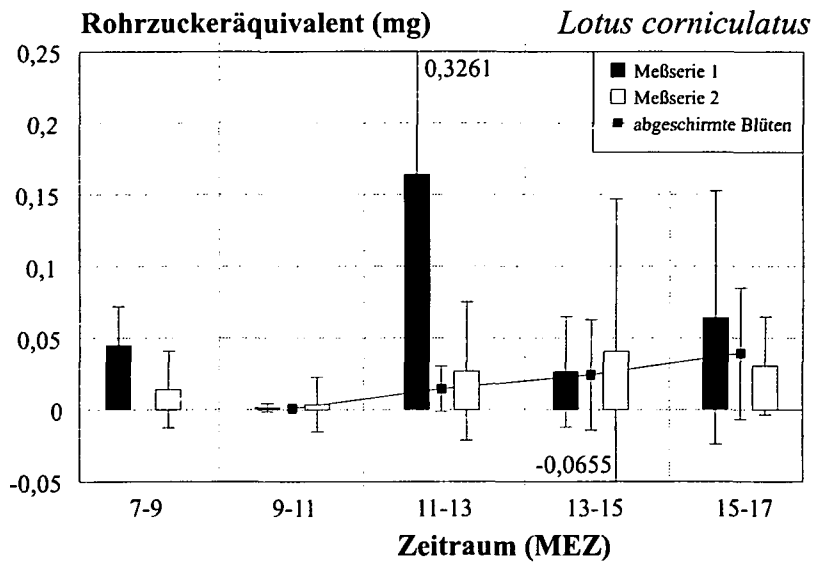
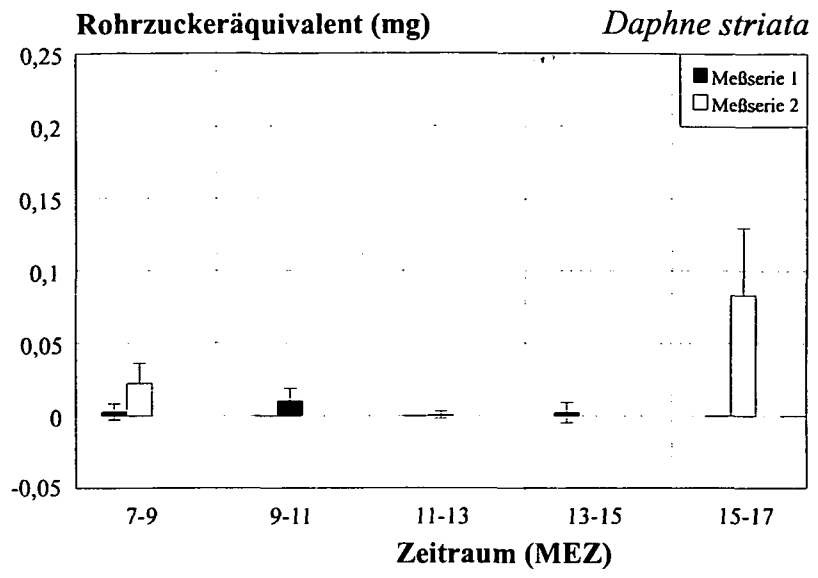


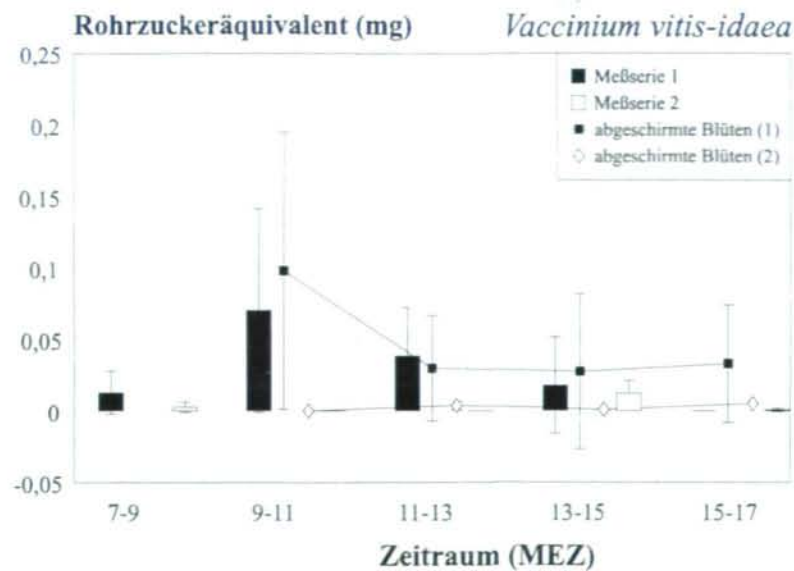
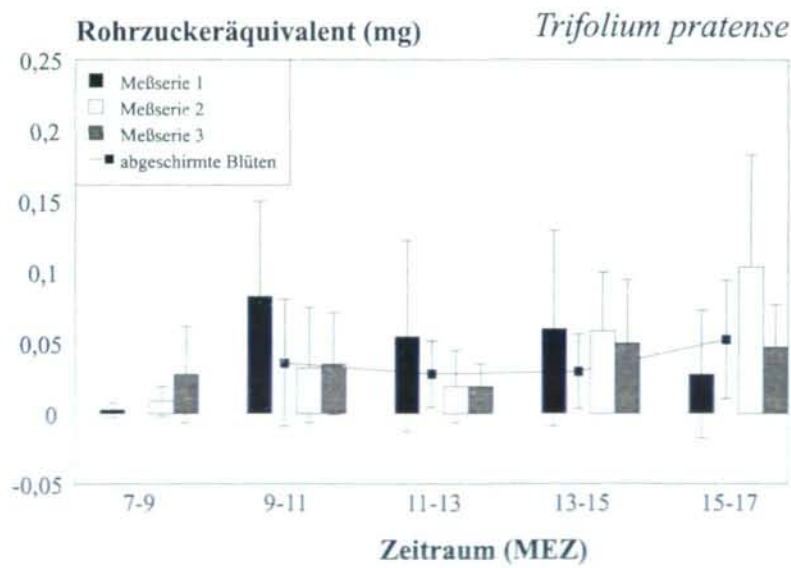
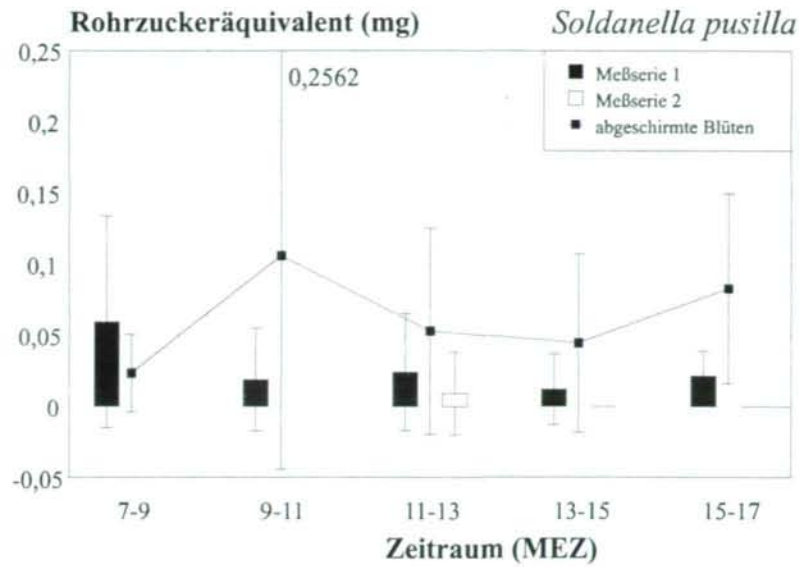


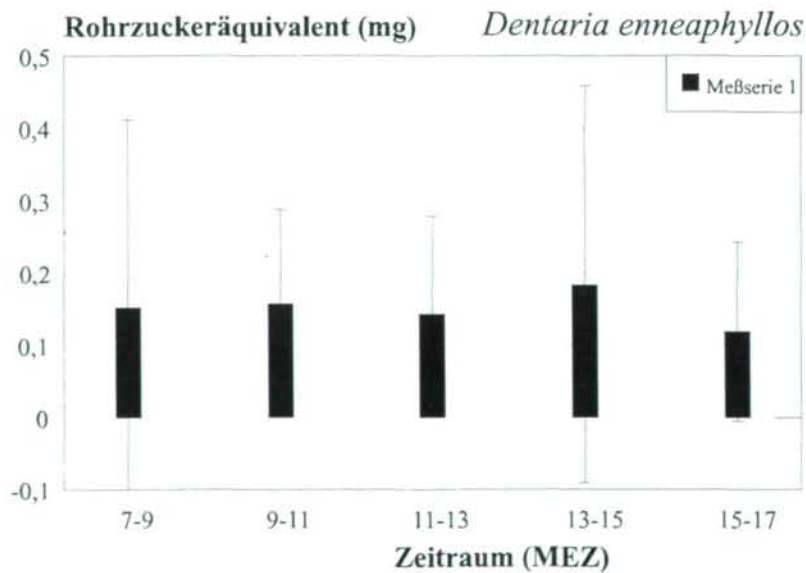
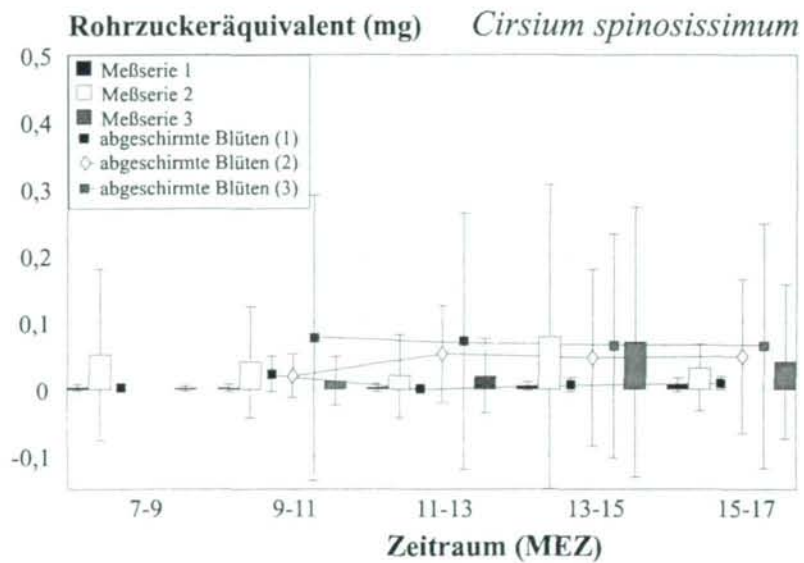
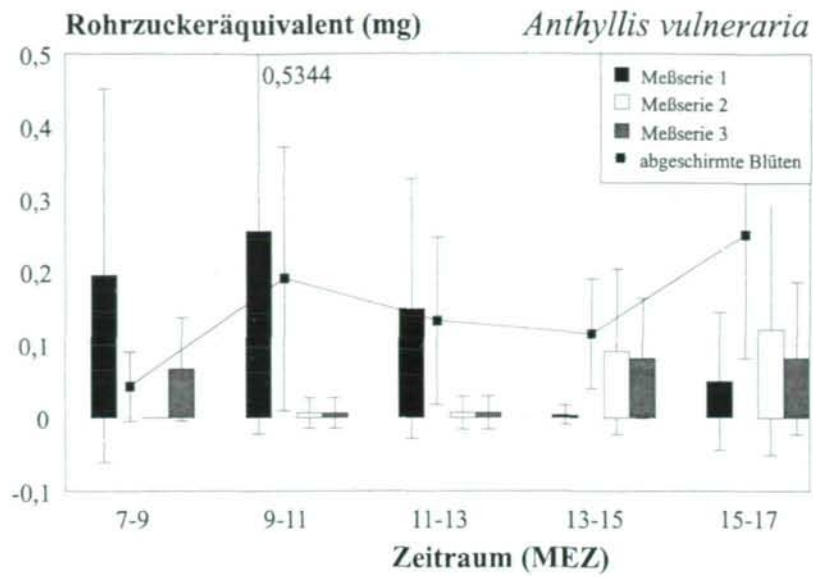


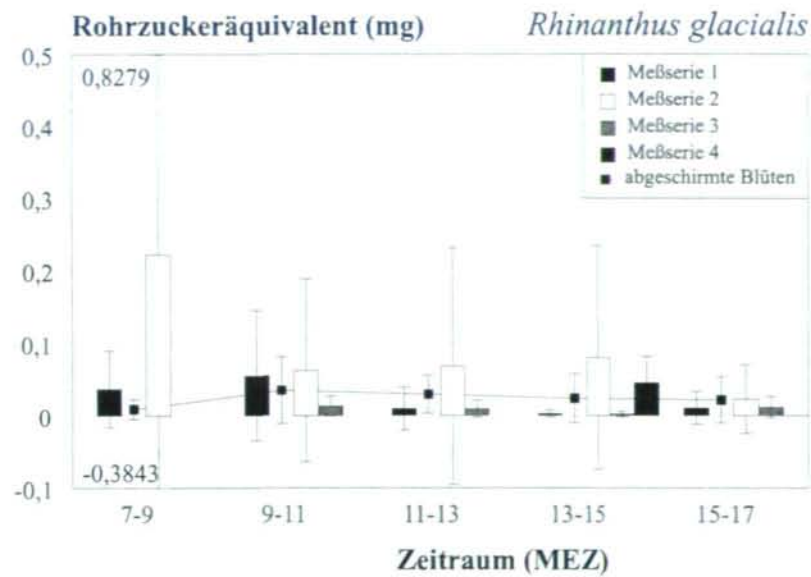
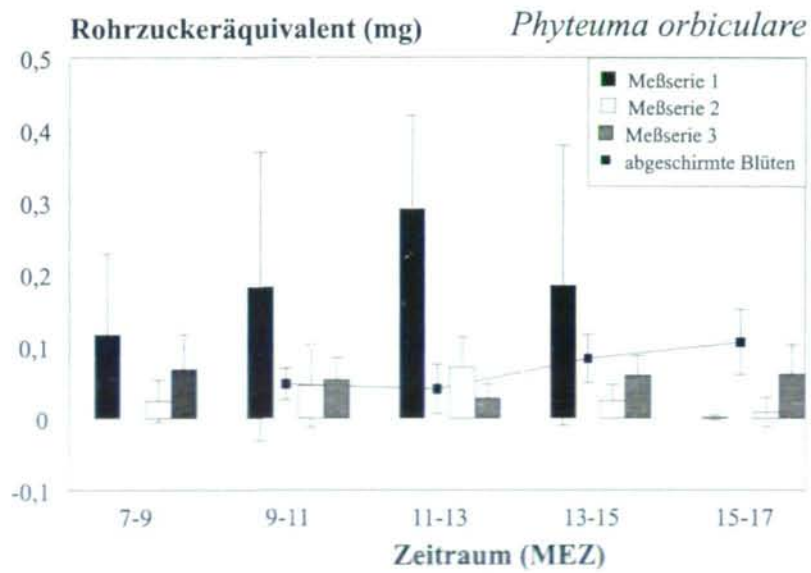
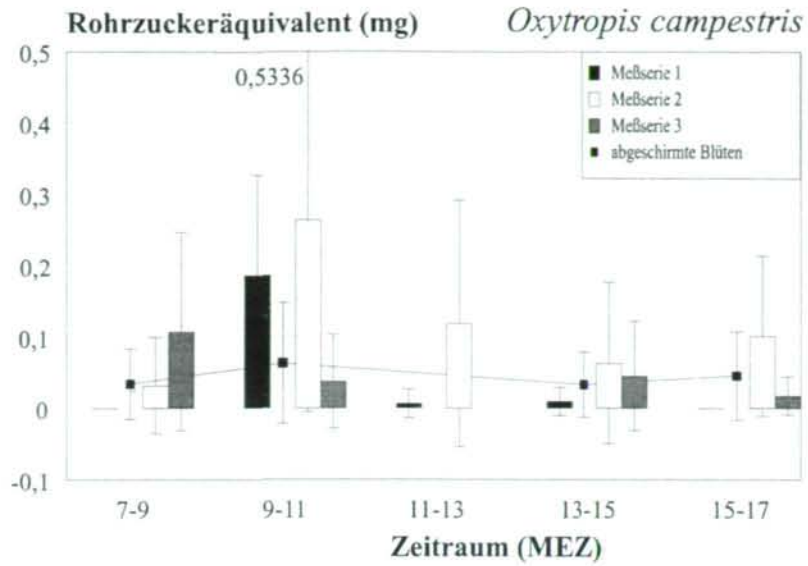


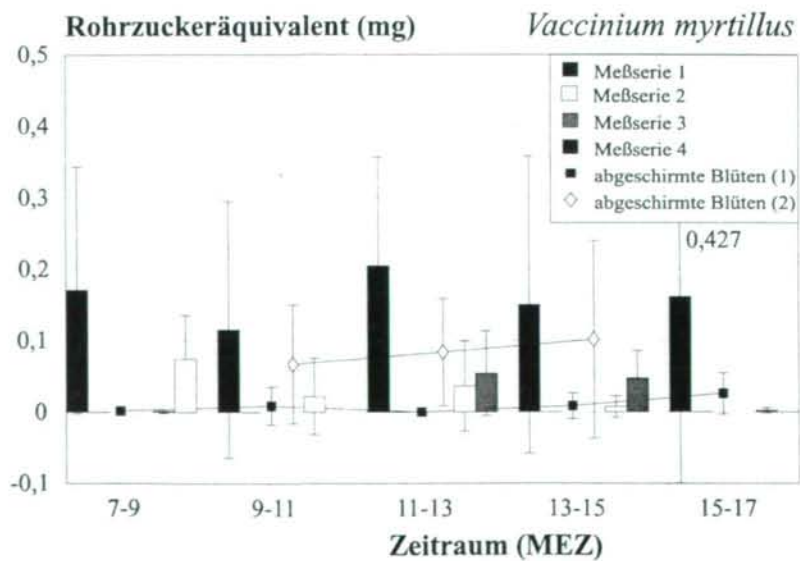
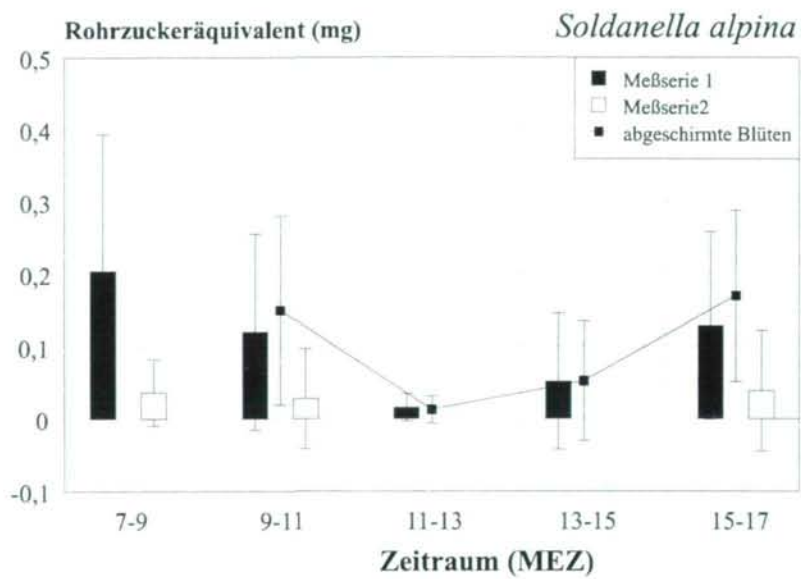
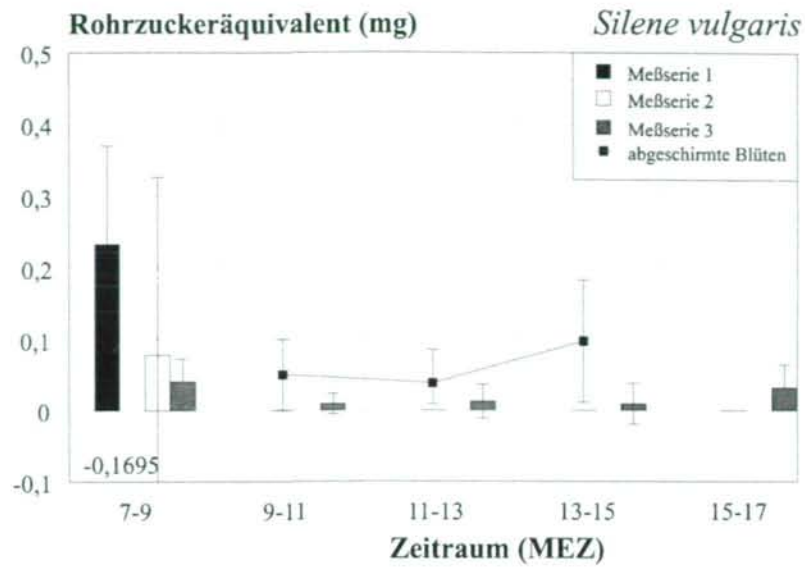


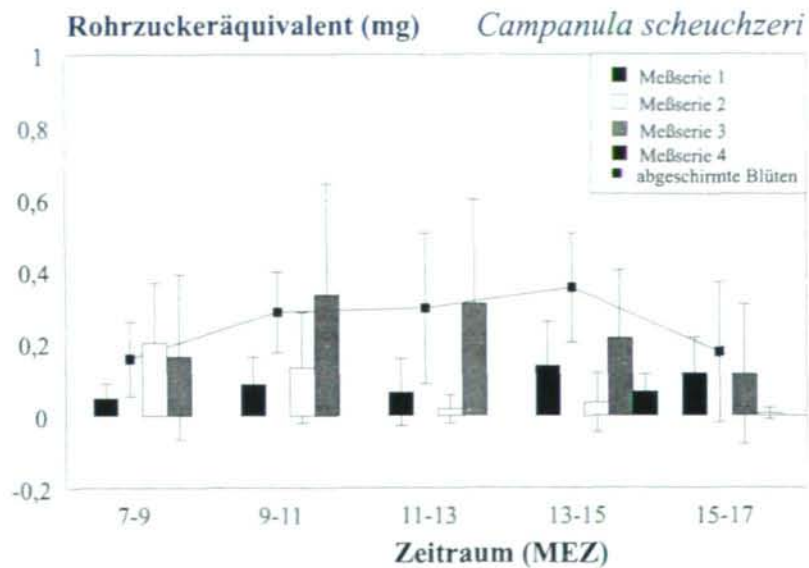
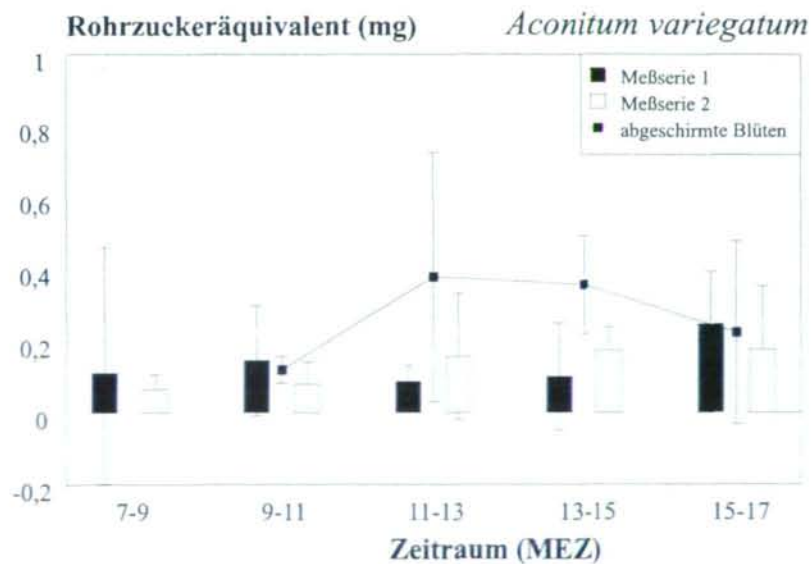
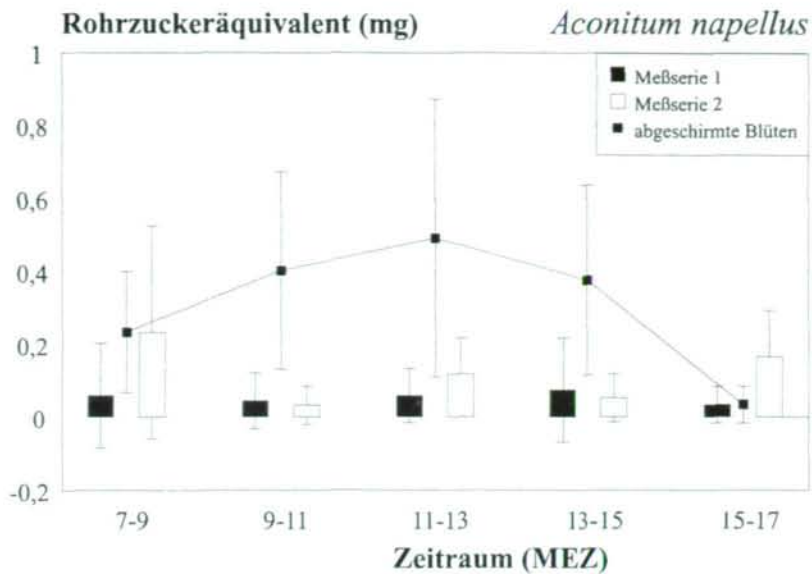


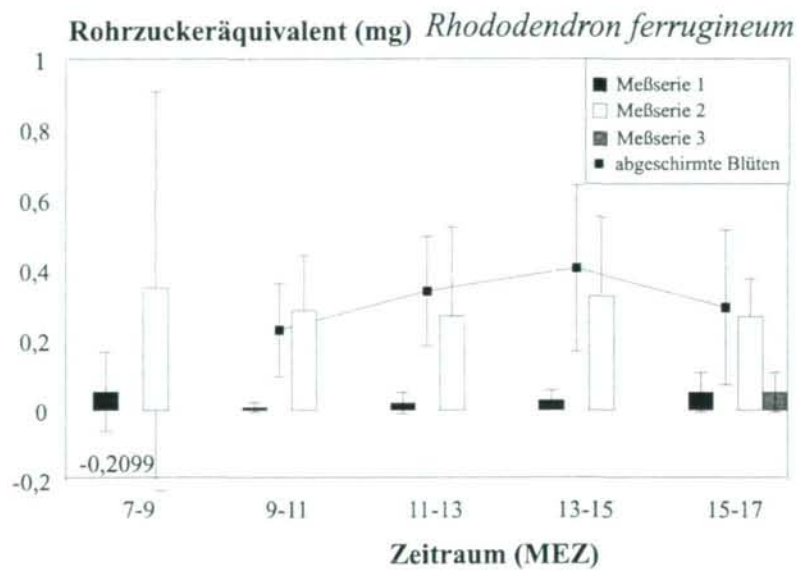
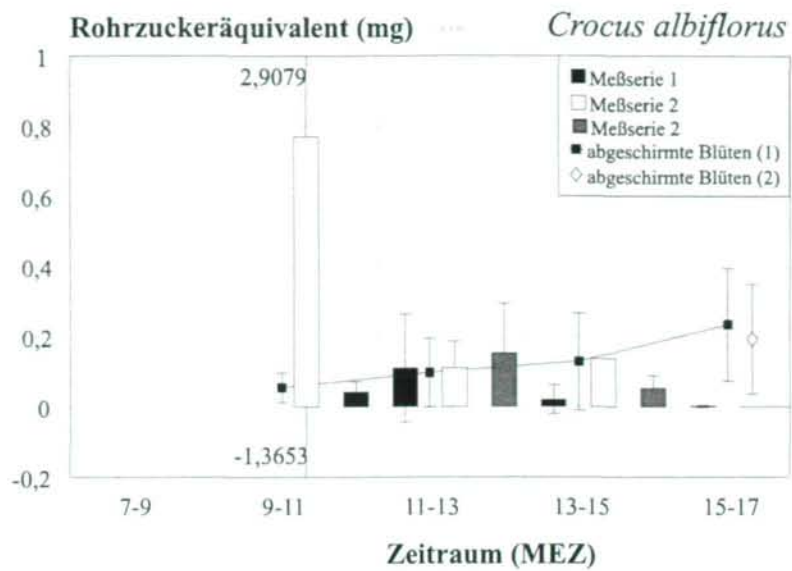


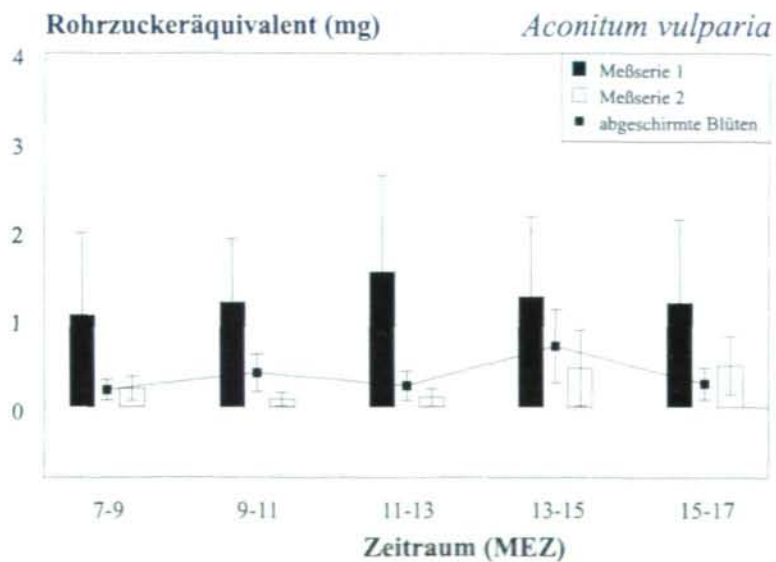
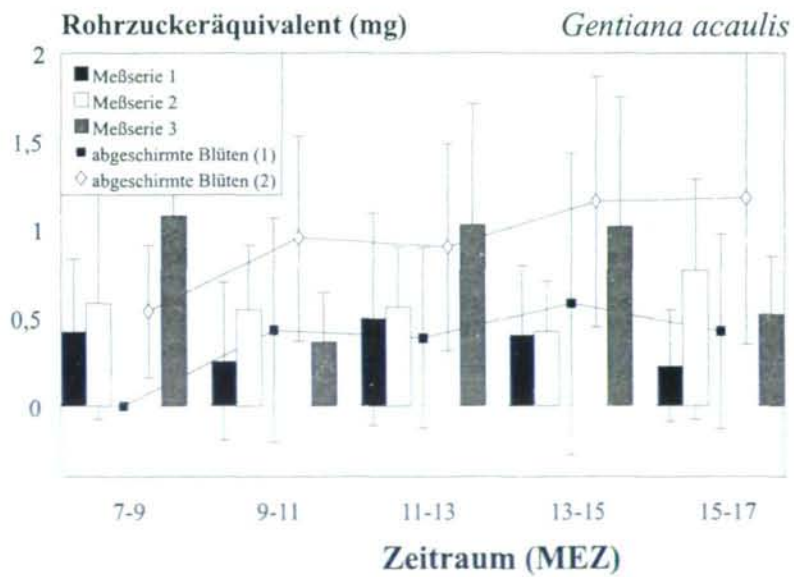
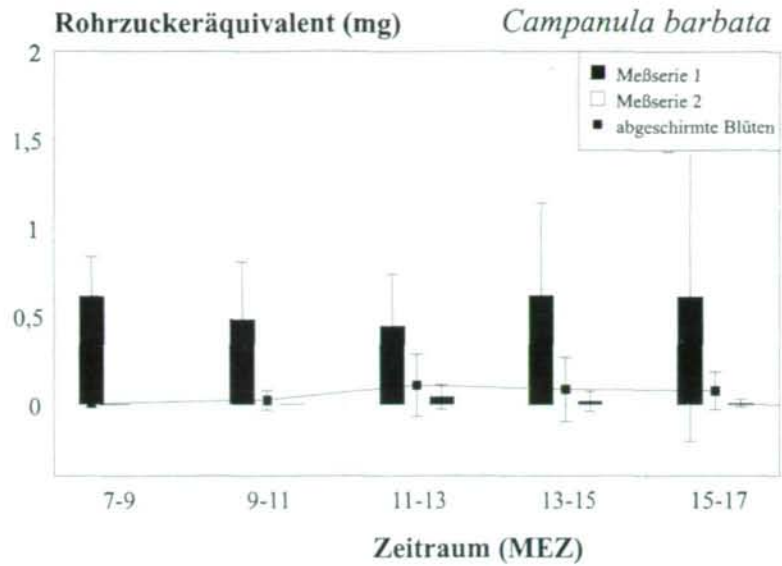








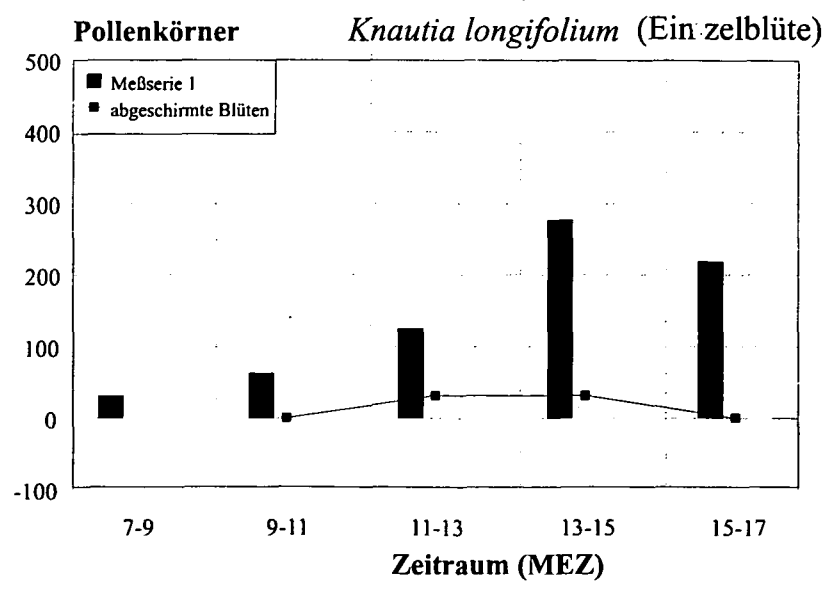
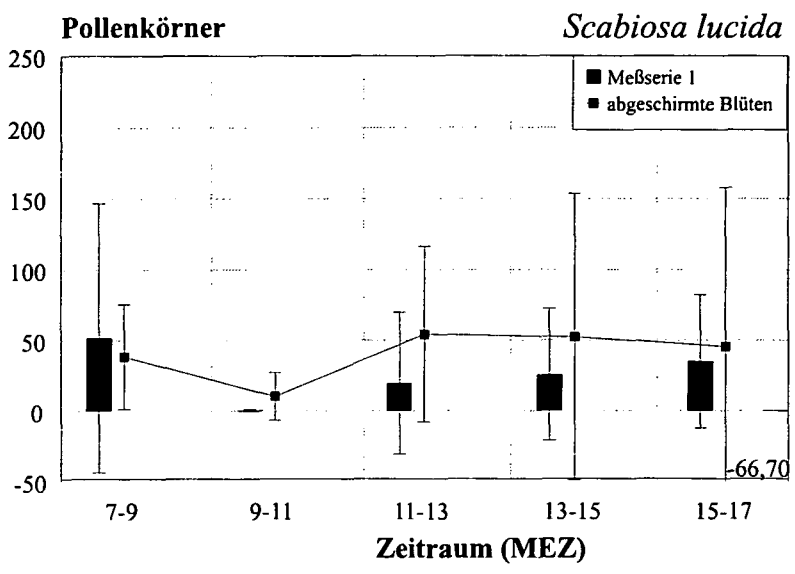
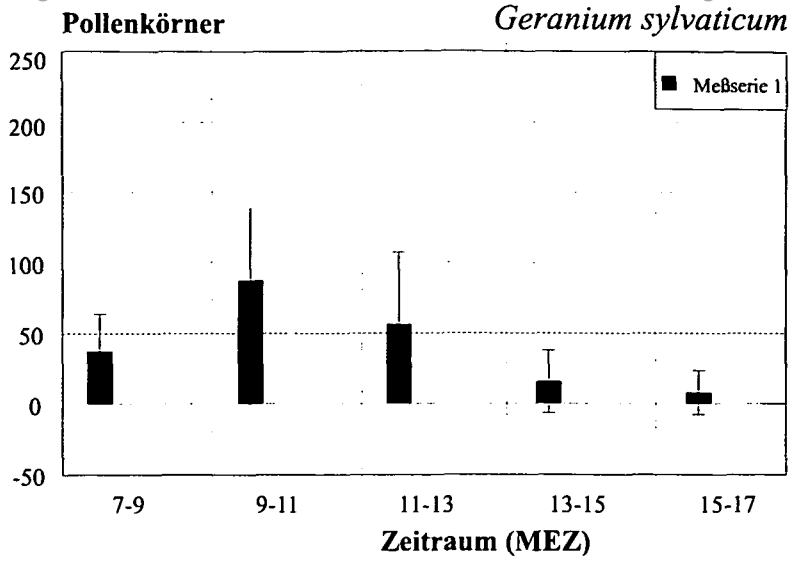


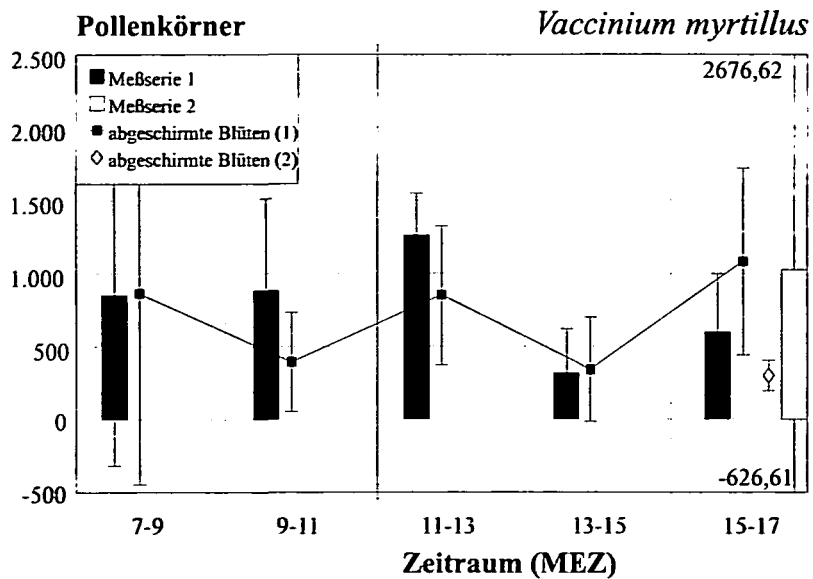
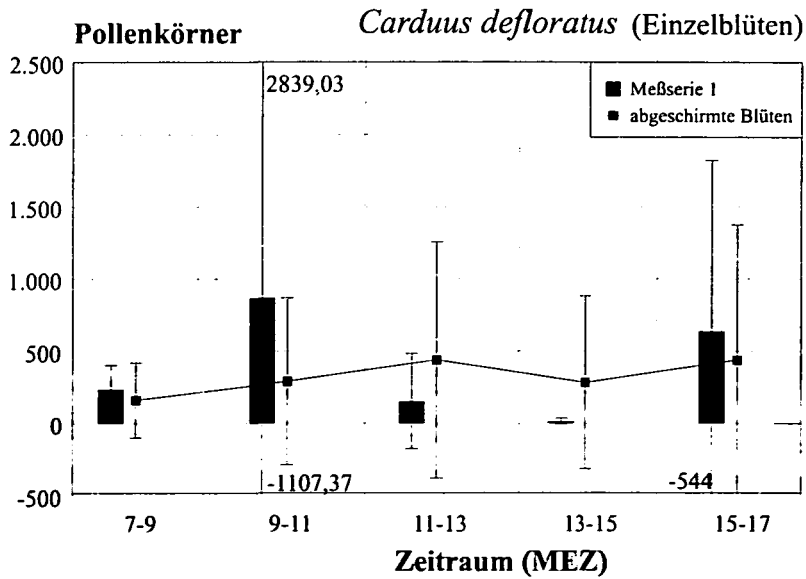
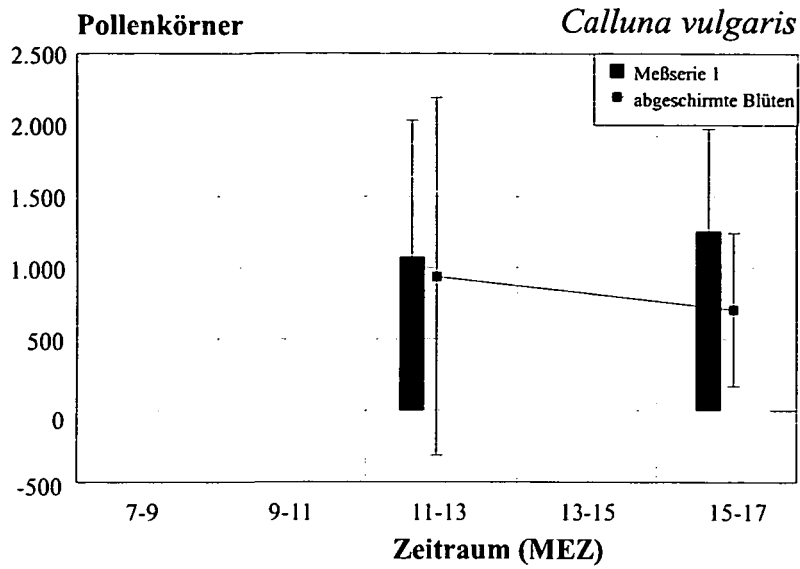


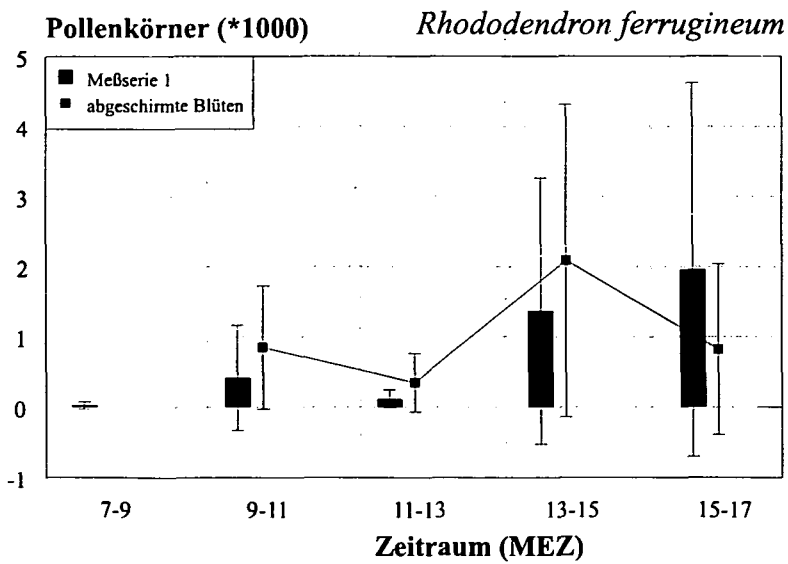
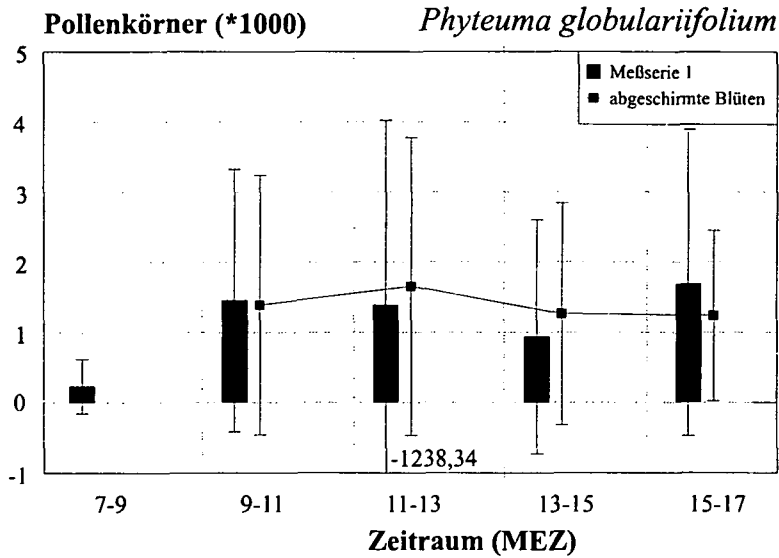
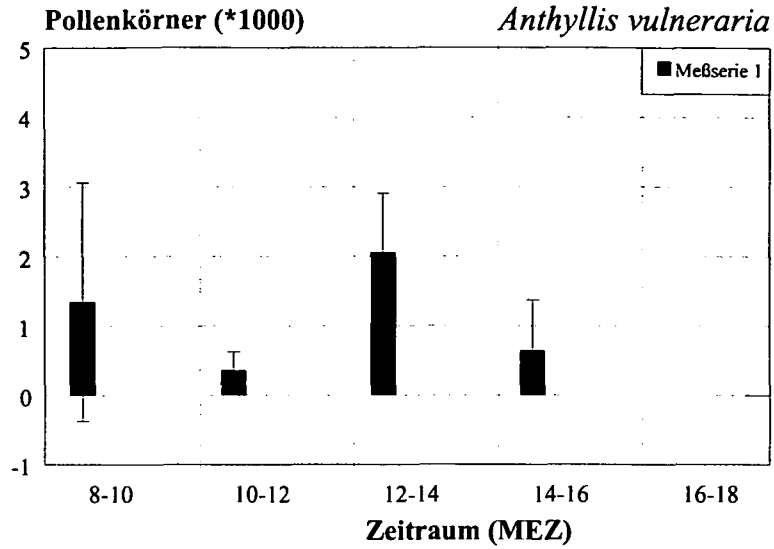
Anhang 5.2 Pollenanzahl der einzelnen Pflanzenarten im Tagesverlauf. Die Arten sind nach der Dimension der Skala (Pollenanzahl pro Blüte) aufsteigend angeordnet. Innerhalb jeder Gruppe sind die Arten alphabetisch gereiht:

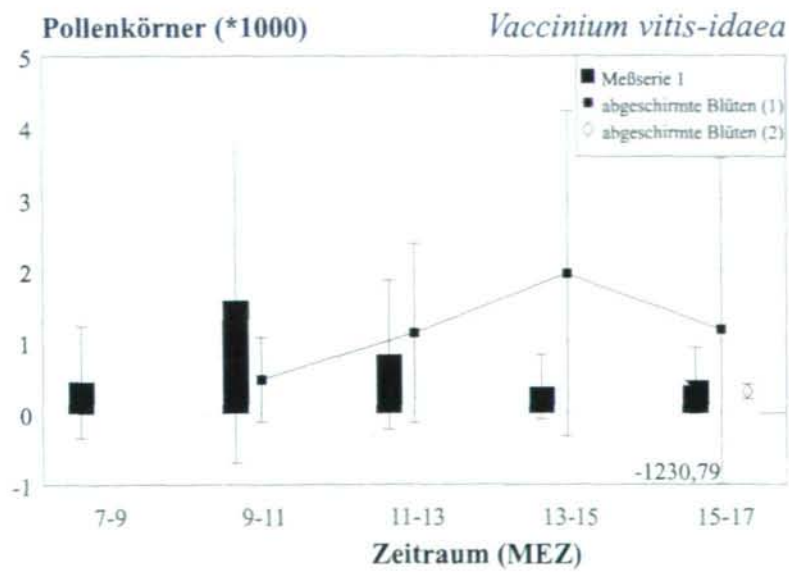
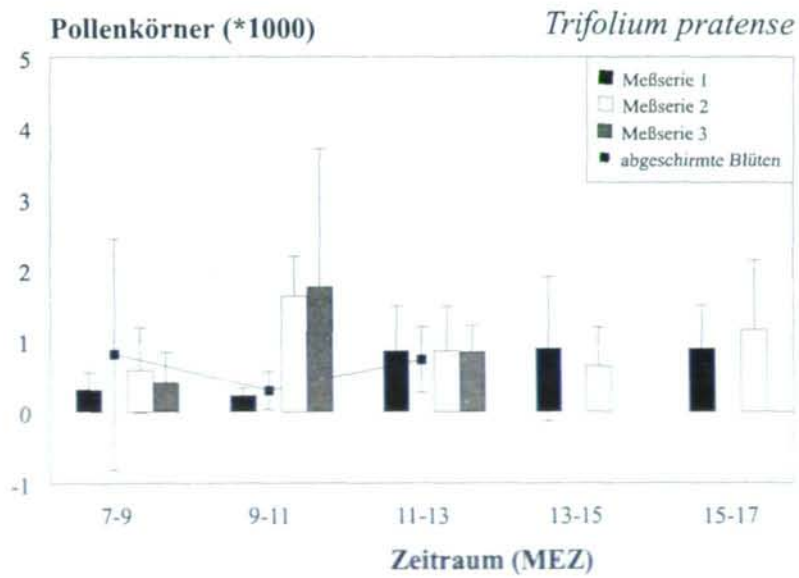
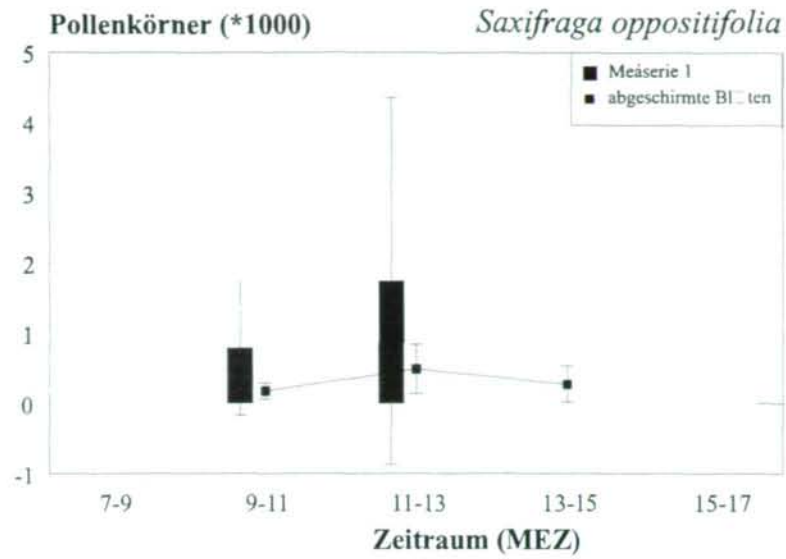
Nr	Art	Anhang - Seite
1	<i>Geranium sylvaticum</i>	XXXV
2	<i>Scabiosa lucida</i>	XXXV
3	<i>Knautia longifolium</i>	XXXV
4	<i>Calluna vulgaris</i>	XXXVI
5	<i>Carduus defloratus</i>	XXXVI
6	<i>Vaccinium myrtillus</i>	XXXVI
7	<i>Anthyllis vulneraria</i>	XXXVII
8	<i>Phyteuma globulariifolium</i>	XXXVII
9	<i>Rhododendron ferrugineum</i>	XXXVII
10	<i>Saxifraga oppositifolia</i>	XXXVIII
11	<i>Trifolium pratense</i>	XXXVIII
12	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	XXXVIII
13	<i>Bartsia alpina</i>	XXXIX
14	<i>Crocus albiflorus</i>	XXXIX
15	<i>Erica carnea</i>	XXXIX
16	<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	XL
17	<i>Soldanella pusilla</i>	XL
18	<i>Aconitum napellus</i>	XLI
19	<i>Aconitum vulparia</i>	XLI
20	<i>Cirsium spinosissimum</i>	XLI
21	<i>Oxytropis campestris</i>	XLII
22	<i>Phyteuma orbiculare</i>	XLII
23	<i>Phyteuma persicifolium</i>	XLII
24	<i>Primula minima</i>	XLIII
25	<i>Rhinanthus glacialis</i>	XLIII
26	<i>Campanula barbata</i>	XLIV
27	<i>Campanula scheuchzeri</i>	XLIV
28	<i>Soldanella alpina</i>	XLIV

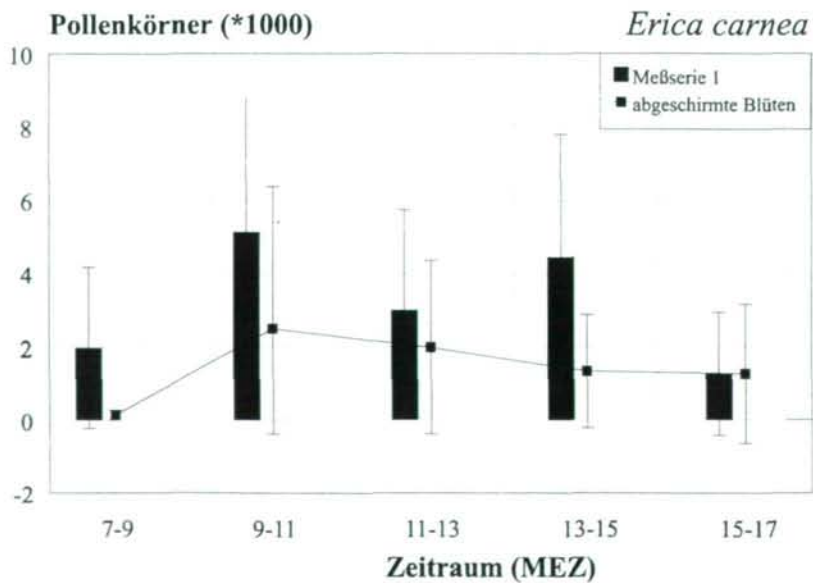
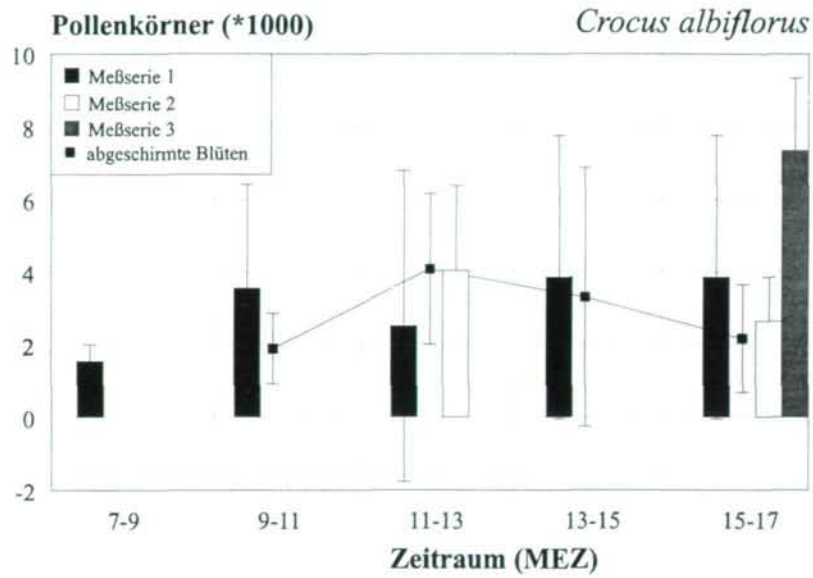
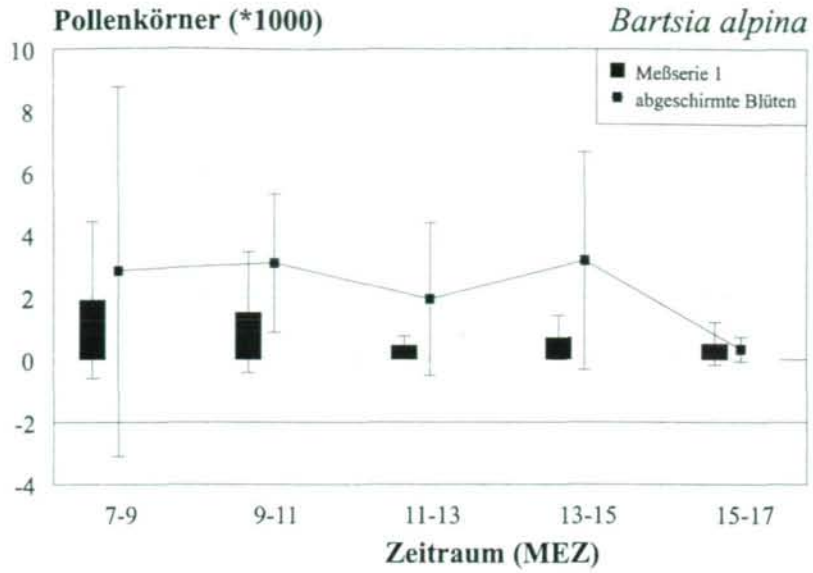
Nr	Art	Anhang - Seite
29	<i>Pedicularis foliosa</i>	XLV
30	<i>Salix waldsteiniana</i>	XLV
31	<i>Gentiana acaulis</i>	XLV

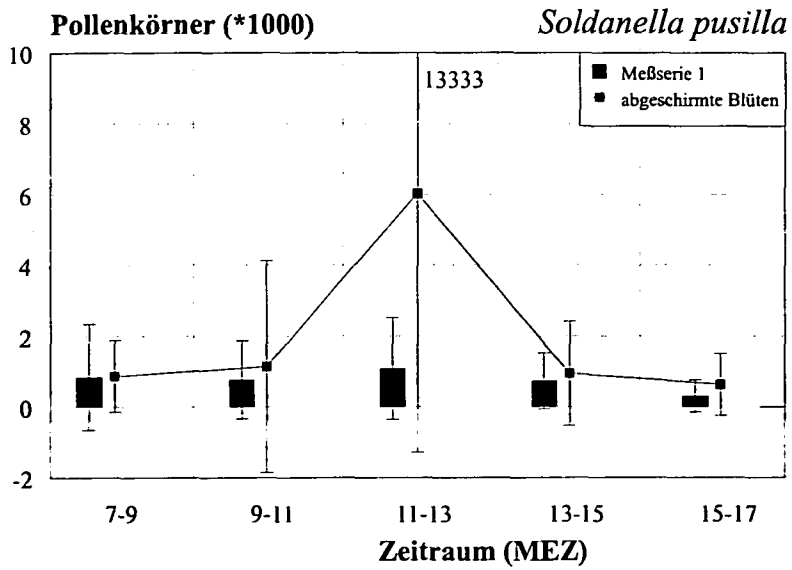
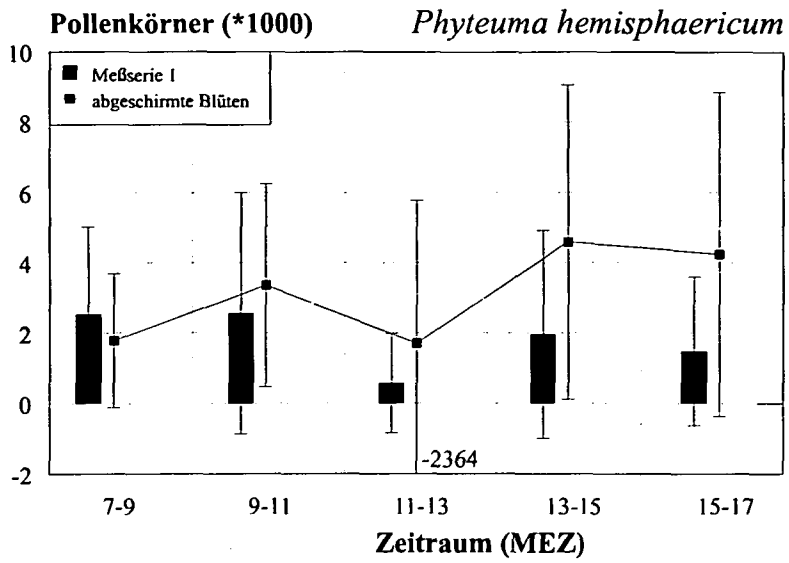


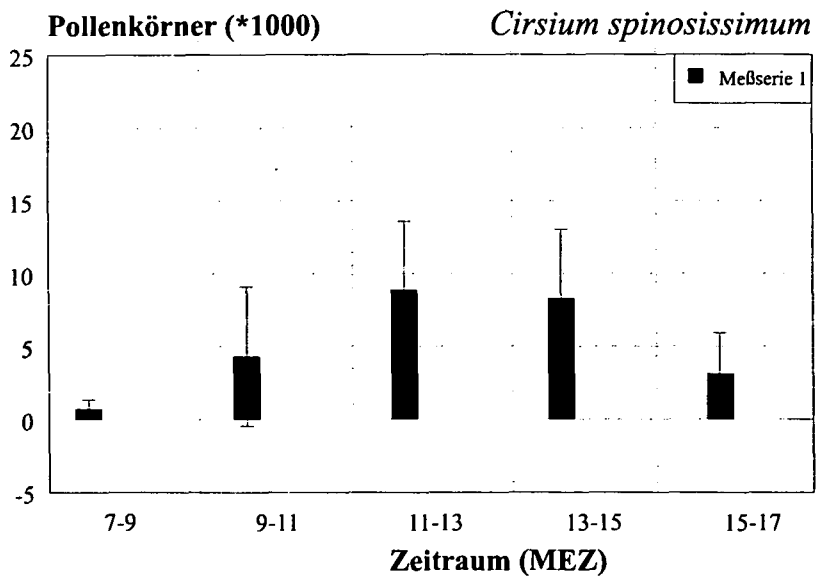
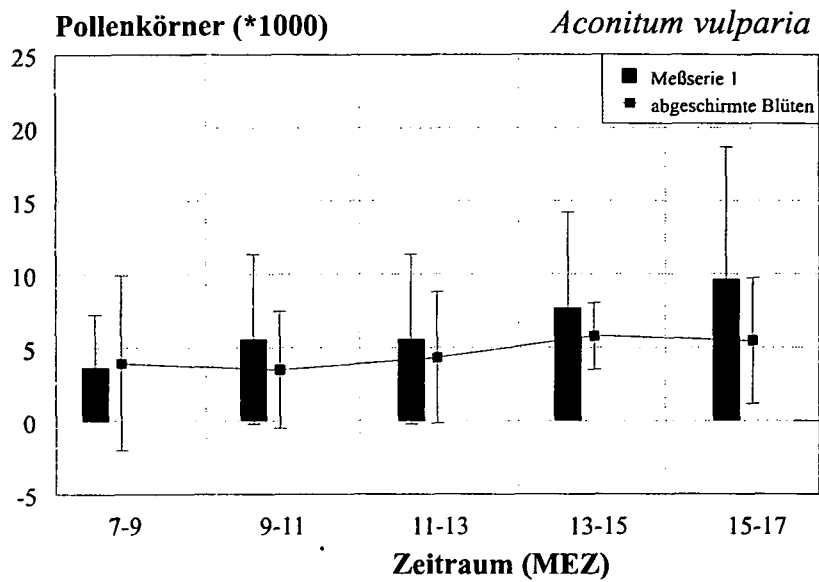
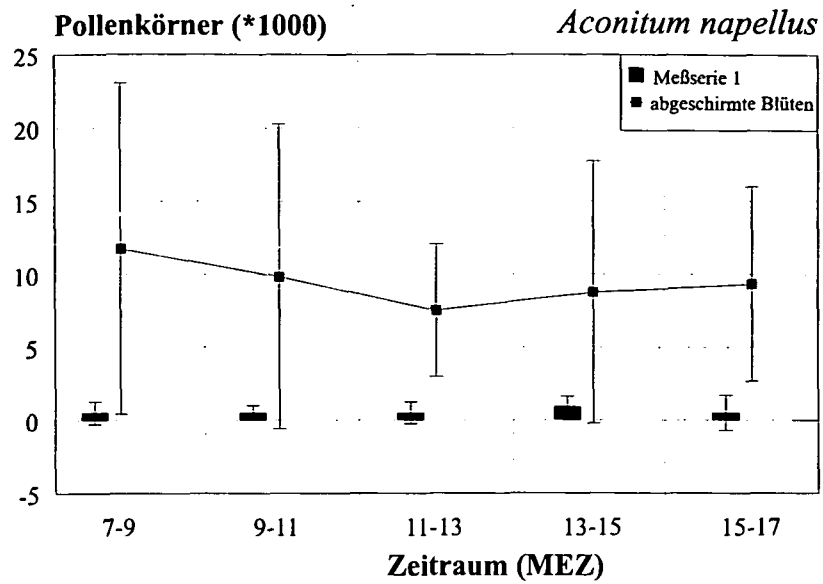


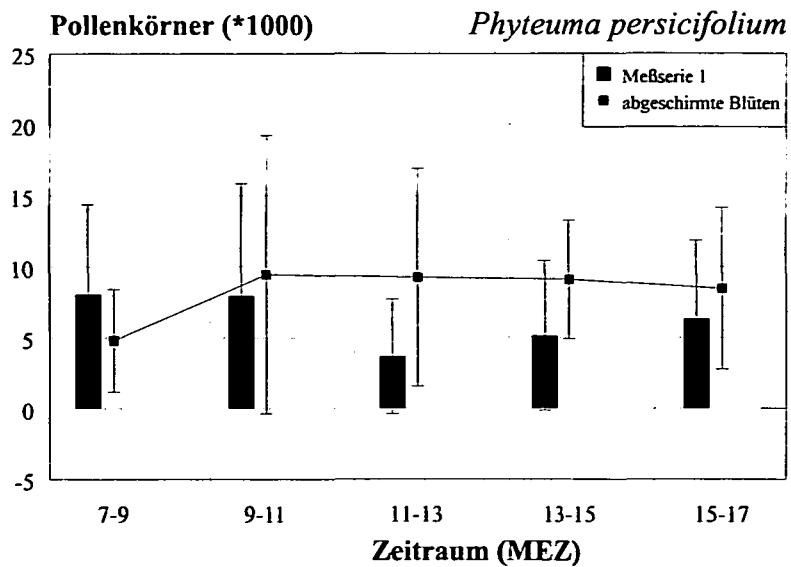
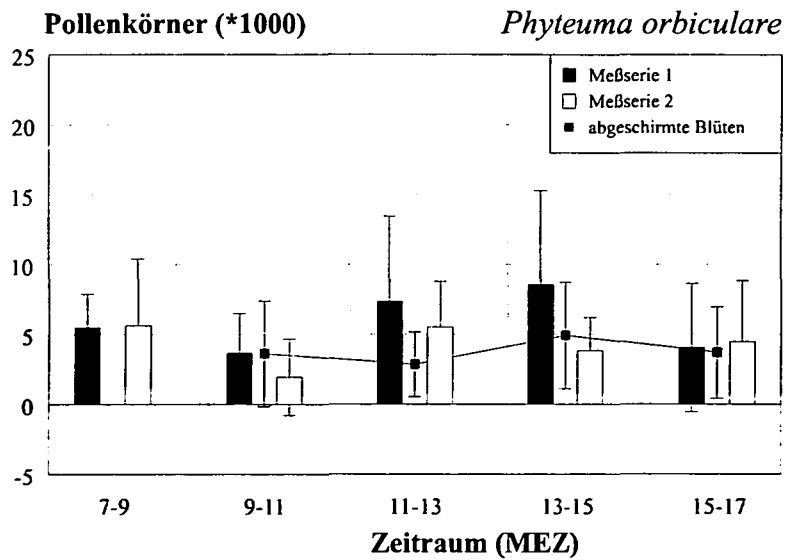
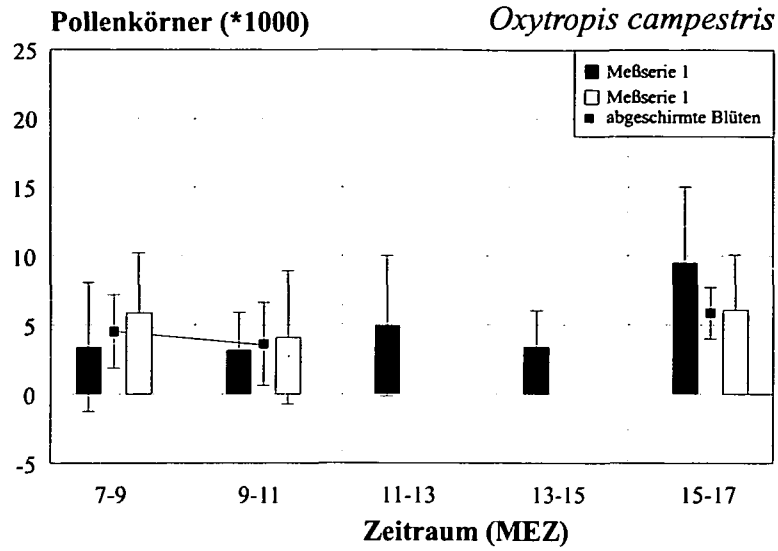


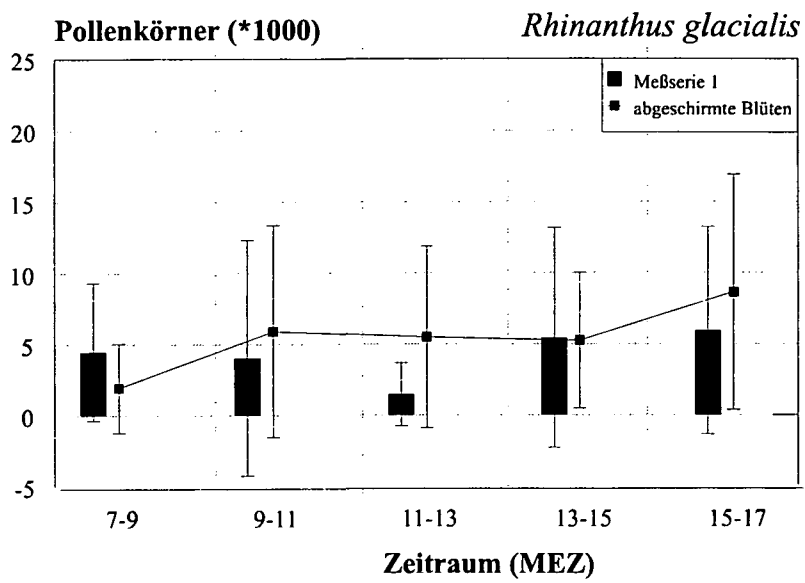
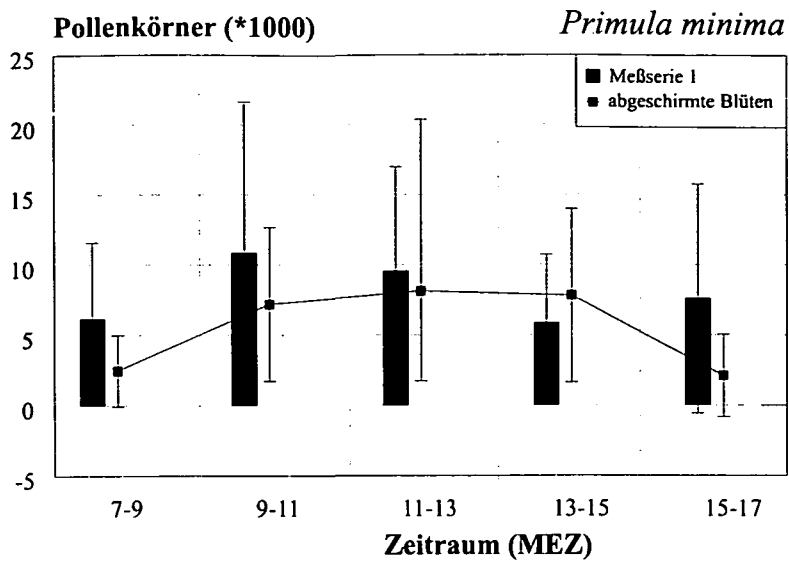


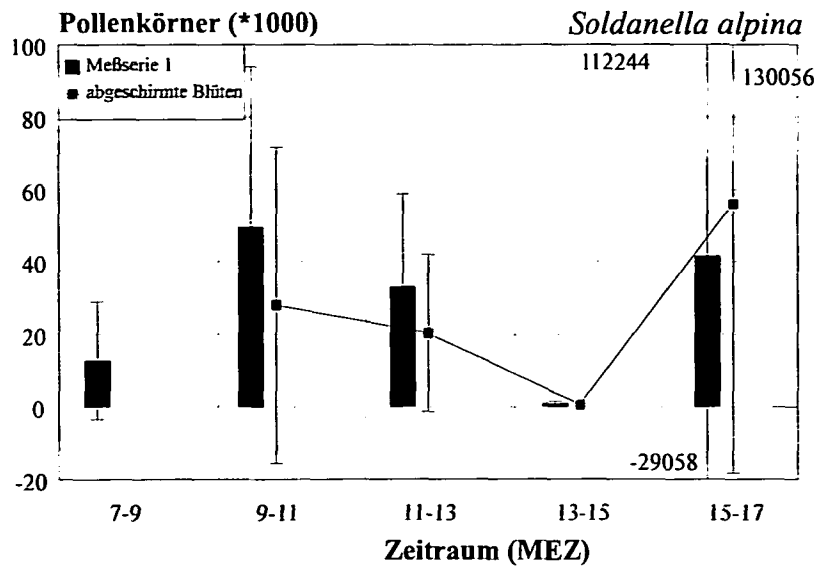
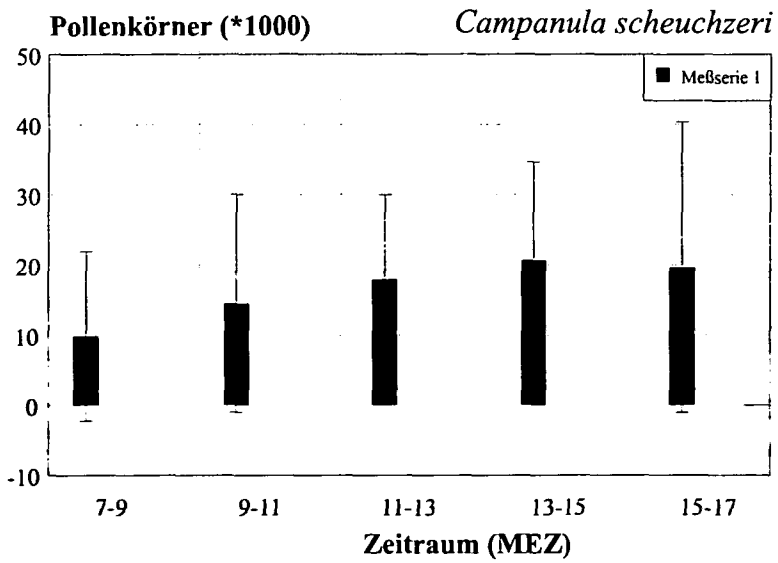
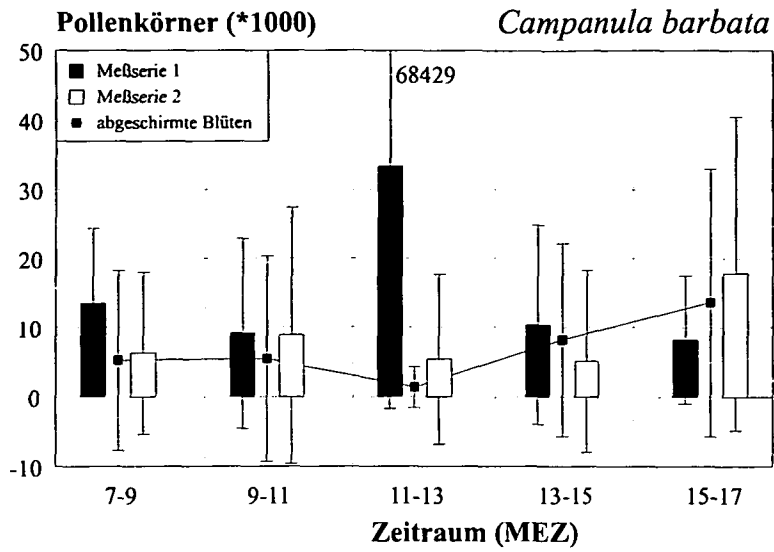


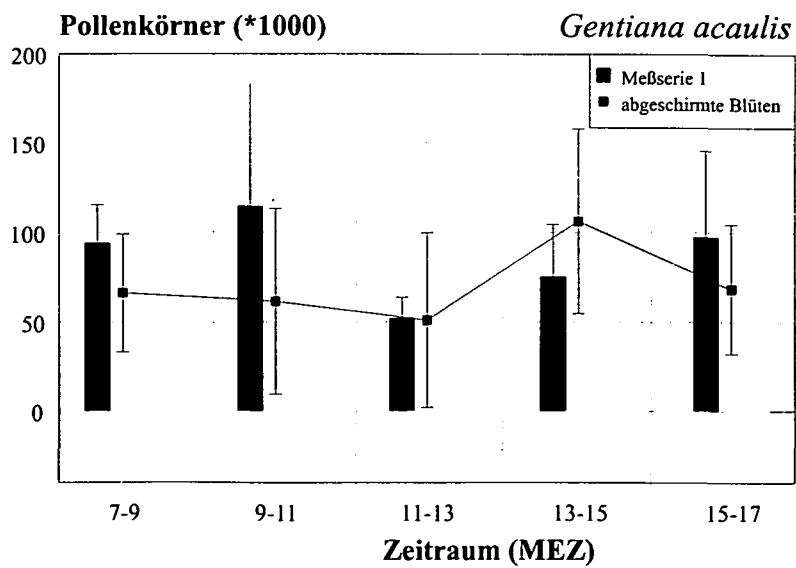
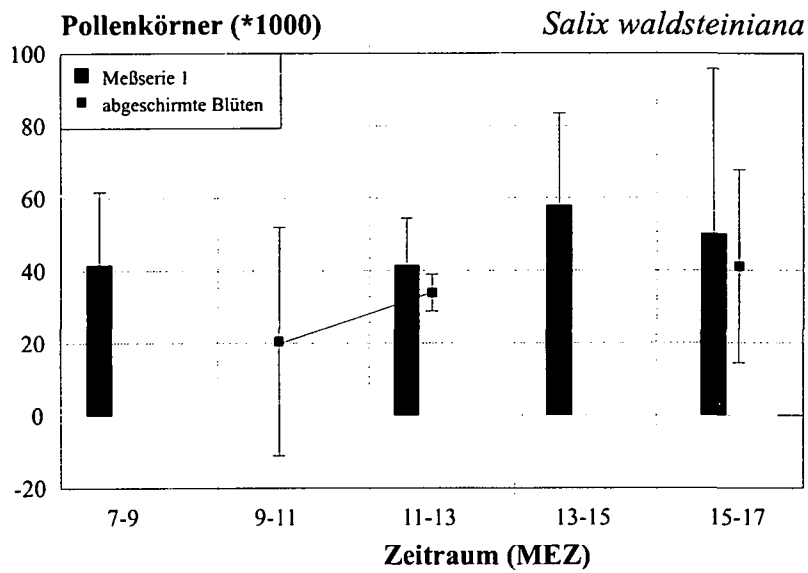
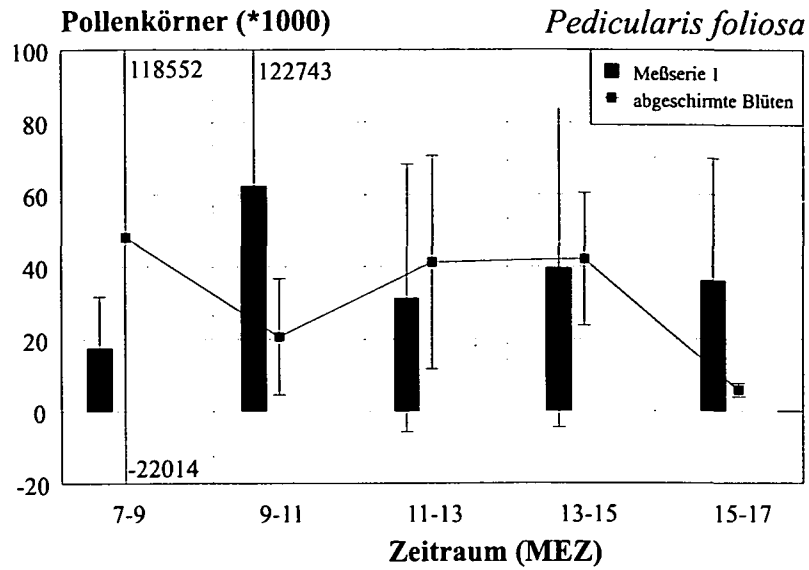












Anhang 5.3 Zusammenhang des Zuckerangebots abgeschirmter und frei zugänglicher Blüten aller untersuchten Pflanzenarten zu verschiedenen Tageszeiten.

s : Signifikanzniveaus

+ : in abgeschirmten Blüten ist mehr Zucker verfügbar als in frei zugänglichen.

- : in frei zugänglichen Blüten ist mehr Zucker verfügbar als in abgeschirmten.

*** : p > 99% ** : p > 95% * : p > 90% n.s. : nicht signifikant

s-Gesamt: Gesamtsignifikanz aller Messungen zu einem Zeitraum. Die Anzahl der Messungen ist aus der Summe der Einzelmessungen ersichtlich. Bei nur einem Meßgang entspricht s-Gesamt der s-Einzelmessung.

Art	Zeitraum	s-Gesamt	s(+)							s(-)		
			***	**	*	n.s.	*	**	***	*	**	***
<i>Aconitum napellus</i>	7-9	n.s.		1		1						
	9-11	***(+)	2									
	11-13	***(+)	2									
	13-15	***(+)	2			1						
	15-17	n.s.		1		1						
<i>Aconitum variegatum</i>	7-9											
	9-11	n.s.				2						
	11-13	n.s.				2						
	13-15	**(+)	1	1								
	15-17	n.s.				2						
<i>Aconitum vulparia</i>	7-9											
	9-11	n.s.		1						1		
	11-13	n.s.								1		
	13-15	n.s.				2						
	15-17	n.s.				2						
<i>Anthyllis vulneraria</i>	7-9	n.s.		1		1	1					
	9-11	**(+)		1	1	1						
	11-13	**(+)	1			2						
	13-15	*(+)	1			2						
	15-17	**(+)	1	1		1						
<i>Bartsia alpina</i>	7-9	n.s.				2						
	9-11	n.s.				2						
	11-13	n.s.				2						
	13-15	n.s.		1		1						
	15-17	n.s.				2						
<i>Calluna vulgaris</i>	7-9	n.s.										
	9-11	n.s.				3						
	11-13	n.s.				3						
	13-15	n.s.	3	1		1					1	
	15-17	n.s.				7						
<i>Campanula barbata</i>	7-9	***(-)				1						1
	9-11	***(-)				1						1
	11-13	n.s.				2						1
	13-15	*(-)				1				1		
	15-17	n.s.			1	1						
<i>Campanula scheuchzeri</i>	7-9											
	9-11	*(+)	1	1		1						

Art	Zeitraum	s-Gesamt	s(+)							Einzelmessungen			s(-)					
			***	**	*	n.s.	*	**	***	*	**	***	*	**	***			
	11-13	**(+)	2			1												
	13-15	***(+)	3		1													
	15-17	n.s.		1		2												
<i>Carlina acaulis</i>	7-9																	
	9-11	n.s.				2												
	11-13	n.s.				1												
	13-15	**(+)				2												
	15-17	**(+)		1		1												
<i>Carduus defloratus</i>	7-9	n.s.				2	1											
	9-11	n.s.	1	1	1	3												
	11-13	***(+)	1	1	1	3												
	13-15	**(+)		3	1	1												
	15-17	***(+)	2	1	1													
<i>Cirsium spinosissimum</i>	7-9	n.s.				3												
	9-11	n.s.				8				1								
	11-13	n.s.			2	10												
	13-15	n.s.				9												
	15-17	n.s.				8	1											
<i>Crocus albiflorus</i>	7-9																	
	9-11	n.s.				2												
	11-13	n.s.				3												
	13-15	n.s.		1		2												
	15-17	n.s.	2			2												
<i>Erica carnea</i>	7-9	n.s.				2												
	9-11	n.s.				2												
	11-13	n.s.				2												
	13-15	**(-)				1										1		
	15-17	n.s.				2												
<i>Gentiana acaulis</i>	7-9	n.s.				3												
	9-11	*(+)		2		4												
	11-13	n.s.				4	1	1										
	13-15	n.s.		2		4												
	15-17	n.s.		1		5												
<i>Gentiana germanica</i>	7-9																	
	9-11	n.s.				2												
	11-13																	
	13-15																	
	15-17																	
<i>Geranium sylvaticum</i>	7-9																	
	9-11	n.s.				2												
	11-13	**(+)	1	2														
	13-15	n.s.				2												
	15-17	***(+)	2															
<i>Knautia longifolia</i>	7-9																	
	9-11	***(+)	3															
	11-13	**(+)		2	1													
	13-15	**(+)		3														
	15-17	n.s.				3												
<i>Loiseleuria procumbens</i>	7-9	n.s.				3												
	9-11	***(-)				2										2		
	11-13	*(-)		1	2	2												

Art	Zeitraum	s-Gesamt	s(+)						Einzelmessungen			s(-)		
			***	**	*	n.s.	*	**	***	*	**	***		
	13-15	n.s.				2								
	15-17	n.s.				2								
<i>Lotus corniculatus</i>	7-9	n.s.												
	9-11	n.s.				2								
	11-13	**(-)				1				1				
	13-15	n.s.				2								
	15-17	n.s.				2								
<i>Oxytropis campestris</i>	7-9	n.s.				1	2							
	9-11	n.s.					1			2				
	11-13													
	13-15	n.s.					3							
	15-17	n.s.			1		2							
<i>Pedicularis foliosa</i>	7-9													
	9-11	n.s.					2							
	11-13	n.s.					2							
	13-15	n.s.			1		1							
	15-17	n.s.					2							
<i>Phyteuma globulariifolium</i>	7-9													
	9-11	n.s.					1	1						
	11-13	**(+)			2									
	13-15	n.s.			1		1							
	15-17	**(+)	1				1							
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	7-9	n.s.			1		1							
	9-11	n.s.					2							
	11-13	n.s.					2							
	13-15	n.s.					2							
	15-17	n.s.				1	1							
<i>Phyteuma orbiculare</i>	7-9													
	9-11	*(+)				1	1	1						
	11-13	***(-)	1					1				1		
	13-15	n.s.			1		2							
	15-17	***(+)	2	1										
<i>Phyteuma persicifolium</i>	7-9	n.s.					2							
	9-11	n.s.	1				1							
	11-13	***(+)	2											
	13-15	***(+)	2											
	15-17	**(+)	1				1							
<i>Primula minima</i>	7-9	n.s.					2							
	9-11	n.s.					2							
	11-13	n.s.					2							
	13-15	n.s.					2							
	15-17	n.s.					2							
<i>Rhinanthus glacialis</i>	7-9	n.s.					3							
	9-11	n.s.					3							
	11-13	n.s.					3							
	13-15	n.s.	1				3							
	15-17	n.s.					4							
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	7-9													
	9-11	n.s.	1				1							
	11-13	***(+)	1				1							
	13-15	**(+)	1				1							

Art	Zeitraum	s-Gesamt	s(+)						Einzelmessungen			s(-)		
			***	**	*	n.s.	*	**	***	**	*	n.s.	**	***
<i>Salix helvetica</i> ♂	15-17	n.s.	1			1								
	7-9													
	9-11	n.s.				1								
	11-13	***(-)											1	
	13-15	n.s.				1								
<i>Salix waldsteiniana</i> ♂	15-17	n.s.				1								
	7-9	*(+)		1		1								
	9-11	.												
	11-13													
	13-15	*(-)				2	1	1						
<i>Salix waldsteiniana</i> ♀	15-17													
	7-9	n.s.		1			1							
	9-11													
	11-13	n.s.				3	1							
	13-15	n.s.				2								
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	15-17	n.s.		1	1									
	7-9	n.s.												
	9-11	n.s.				2								
	11-13	n.s.		1	1	1	1							
	13-15	n.s.				1								
<i>Scabiosa lucida</i>	15-17	n.s.				1								
	7-9	n.s.		1		1								
	9-11	n.s.	1			1								
	11-13	*(+)		1		1								
	13-15	**(+)	1			1								
<i>Silene vulgaris</i>	15-17	n.s.				2								
	7-9													
	9-11	**(+)	1	1		1								
	11-13	**(+)		1	1	1								
	13-15	**(+)	1	2										
<i>Soldanella alpina</i>	15-17													
	7-9													
	9-11	n.s.		1		1								
	11-13	n.s.				1								
	13-15	n.s.				2								
<i>Soldanella pusilla</i>	15-17	*(+)		1		1								
	7-9	n.s.				1								
	9-11	n.s.				1								
	11-13	n.s.				2								
	13-15	n.s.				1	1							
<i>Trifolium pratense</i>	15-17	*(+)	1			1								
	7-9													
	9-11	n.s.				2	1							
	11-13	n.s.				4								
	13-15	**(-)				2	1							
<i>Vaccinium myrtillus</i>	15-17	n.s.				2	1							
	7-9	***(-)				3		1	1					
	9-11	n.s.		1		5	1					1		
	11-13	n.s.	1	3		3						1		
	13-15	n.s.		1	1	4	1	1						

Art	Zeitraum	s-Gesamt	s(+) Einzelmessungen							s(-)	
			***	**	*	n.s.	*	**	***		
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	15-17	**(+)		2		1					
	7-9										
	9-11	n.s.				1					
	11-13	n.s.				1		1			
	13-15	n.s.				2					
	15-17	**(+)		2		2					
Σ (n=473)			47	61	22	303	14	12	14		
% (n=473)			9,94	12,90	4,65	64,06	2,96	2,54	2,96		
% : p>95% (n=473)			22,84			71,67			5,50		

Anhang 5.4 Signifikanz der Unterschiede des Pollenangebotes abgeschirmter und frei zugänglicher Blüten.

s : Signifikanzniveaus

+ : in abgeschirmten Blüten ist mehr Zucker verfügbar als in frei zugänglichen.

- : in frei zugänglichen Blüten ist mehr Zucker verfügbar als in abgeschirmten.

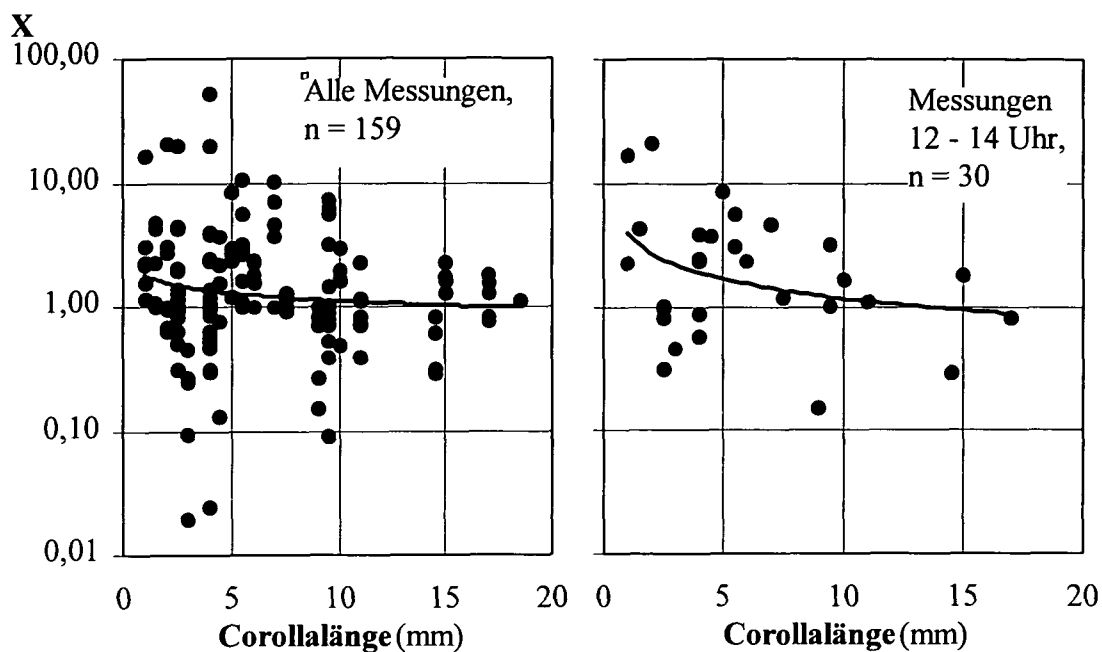
*** : p > 99% ** : p > 95% * : p > 90% n.s. : nicht signifikant

s-Gesamt: Gesamtsignifikanz aller Messungen zu einem Zeitraum. Die Anzahl der Messungen ist aus der Summe der Einzelmessungen ersichtlich. Bei nur einem Meßgang entspricht s-Gesamt der s-Einzelmessung.

Art	Zeitraum	s-Gesamt	s(+) Einzelmessungen							s(-)	
			***	**	*	n.s.	*	**	***		
<i>Aconitum napellus</i>	7-9	**(+)		1		1					
	9-11	**(+)				2					
	11-13	***(+)		2							
	13-15	**(+)			1	1					
	15-17	***(+)		1	1						
<i>Aconitum vulparia</i>	7-9	n.s.				2					
	9-11	*(-)				1	1				
	11-13	n.s.				2					
	13-15	n.s.				2					
	15-17	n.s.				1					
<i>Bartsia alpina</i>	7-9	n.s.									
	9-11	n.s.				1					
	11-13	n.s.				1					
	13-15	n.s.				1					
	15-17	n.s.				2					
<i>Campanula barbata</i>	7-9	n.s.				2					
	9-11	n.s.				2					
	11-13	*(-)				1	1				
	13-15	n.s.				2					
	15-17	n.s.				2					
<i>Carduus defloratus</i>	7-9	n.s.				1					
	9-11	n.s.				1					
	11-13	n.s.				1					
	13-15	n.s.				1					
	15-17	n.s.				1					
<i>Crocus vernus</i>	7-9										
	9-11	n.s.				1					

Art	Zeitraum	s-Gesamt	s(+)							Einzelmessungen			s(-)
			***	**	*	n.s.	*	**	***				
	11-13	*(+)			1	1							
	13-15	n.s.				2							
	15-17	*(-)				2					1		
<i>Erica carnea</i>	7-9	n.s.				1			1				
	9-11	n.s.				2							
	11-13	n.s.				2							
	13-15	**(-)				2							
	15-17	n.s.				2							
<i>Gentiana acaulis</i>	7-9	n.s.				1							
	9-11	n.s.				1							
	11-13	n.s.				1							
	13-15	n.s.				1							
	15-17												
<i>Gentiana germanica</i>	7-9												
	9-11	**(-)								1			
	11-13												
	13-15												
	15-17												
<i>Oxytropis campestris</i>	7-9	n.s.				2							
	9-11	n.s.				2							
	11-13												
	13-15												
	15-17	n.s.				2							
<i>Pedicularis foliosa</i>	7-9	n.s.				1							
	9-11	n.s.				1							
	11-13	n.s.				1							
	13-15	n.s.				1							
	15-17												
<i>Phyteuma globulariifolium</i>	7-9	n.s.				1							
	9-11	n.s.				1							
	11-13	n.s.				1							
	13-15	n.s.				1							
	15-17	n.s.				1							
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	7-9	n.s.				1							
	9-11	n.s.				1							
	11-13	n.s.				1							
	13-15	n.s.				1							
	15-17	n.s.				1							
<i>Phyteuma orbiculare</i>	7-9												
	9-11	n.s.				2							
	11-13	n.s.				2							
	13-15	n.s.				2							
	15-17	n.s.				2							
<i>Phyteuma persicifolium</i>	7-9	n.s.				2							
	9-11												
	11-13	*(+)			1								
	13-15	*(+)			1								
	15-17	n.s.				1							
<i>Primula minima</i>	7-9	n.s.				1							
	9-11	n.s.				1							
	11-13	n.s.				1							

Art	Zeitraum	s-Gesamt	s(+)							Einzelmessungen			s(-)		
			***	**	*	n.s.	*	**	***	*	**	***			
	13-15	n.s.				1									
	15-17	*(-)						1							
<i>Rhinanthus glacialis</i>	7-9	n.s.				1									
	9-11	n.s.				1									
	11-13	n.s.				1									
	13-15	n.s.				1									
	15-17	n.s.				1									
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	7-9														
	9-11	n.s.				1									
	11-13	n.s.				1									
	13-15	n.s.				1									
	15-17	n.s.				1									
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	7-9														
	9-11	*(-)				4									
	11-13	n.s.				1									
	13-15														
	15-17														
<i>Scabiosa lucida</i>	7-9	n.s.				1									
	9-11	n.s.				1									
	11-13	n.s.				1									
	13-15	n.s.				1									
	15-17	n.s.				1									
<i>Soldanella alpina</i>	7-9	n.s.				1									
	9-11	n.s.				1									
	11-13	n.s.				1									
	13-15	n.s.				1									
	15-17	n.s.				1									
<i>Soldanella pusilla</i>	7-9	n.s.				1									
	9-11	n.s.				1									
	11-13	n.s.				1									
	13-15	n.s.				1									
	15-17	n.s.				1									
<i>Trifolium pratense</i>	7-9	n.s.				3									
	9-11	n.s.						1	2						
	11-13	***(-)				2							1		
	13-15	n.s.													
	15-17	n.s.													
<i>Vaccinium myrtillus</i>	7-9	n.s.				1									
	9-11	n.s.				1									
	11-13	n.s.				1									
	13-15	n.s.				2									
	15-17	n.s.				6									
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	7-9					1									
	9-11	n.s.				1									
	11-13	n.s.				1									
	13-15	n.s.				1									
	15-17	n.s.				1									
Σ (n=155)			0	4	5	135	5	4	2						
% (n=155)			0,00	2,58	3,26	87,0	3,26	2,58	1,29						
% : p>95% (n=155)			2,58		93,61			3,87							



Anhang 5.5 Erhöhung des mittleren Zuckerangebotes durch Abschirmung bei Blüten mitverschiedener Corollalänge. Angegeben sind die Datenpunkte und die Trendlinie einer potentiellen Annäherungsfunktion.

Rohrzuckeräquivalent in abgeschirmten Blüten

Rohrzuckeräquivalent in zugänglichen Blüten

Ein signifikanter Zusammenhang der Corollalänge mit dem Ausbeutungsgrad war nicht an den gesamten Daten nachweisbar ($r = -0,1433$, n.s.), wohl aber an den Daten der Messungen im Zeitraum zwischen 12 und 14 Uhr MEZ ($r = -0,3438$, $n = 30$, $p > 95\%$).

Anhang 5.6 Mittlere Pollengröße. Zur Methodik der Messungen s. Kap. 5.2.2.3.

Art	a (µm)		b(µm)		r(µm)		Vol (µm³)		n
	Mittel	Stabw	Mittel	Stabw	Mittel	Stabw	Mittel	Stabw	
<i>Aco nap</i>	28,60	1,17	19,10	3,81	24,60	2,12	5299,38	1289,28	10
<i>Aco vul</i>	36,30	3,20	20,80	1,03	21,40	2,67	6356,18	1132,34	10
<i>Ant vul</i>	44,00	2,75	34,70	2,54	40,20	7,28	24179,30	5350,23	10
<i>Bar alp</i>	36,20	4,85	33,30	3,33	33,60	3,24	16028,21	3665,62	10
<i>Cal vul</i>	83,50	10,58	83,50	10,58	83,50	10,58	238010,70	78796,45	10
<i>Cam bar</i>	33,10	1,79	33,10	1,79	33,10	1,79	14346,23	2302,16	10
<i>Cam sch</i>	36,40	2,63	36,40	2,63	36,40	2,63	19196,00	4073,95	10
<i>Car aca</i>	41,50	1,65	41,50	1,65	41,50	1,65	28171,96	3266,74	10
<i>Car def</i>	58,90	2,42	45,60	2,80	46,10	1,91	48634,99	4621,84	10
<i>Cir spi</i>	36,60	2,27	36,60	2,27	36,60	2,27	19445,47	3702,97	10

Art	a (µm)		b(µm)		r(µm)		Vol (µm ³)		n
	Mittel	Stabw	Mittel	Stabw	Mittel	Stabw	Mittel	Stabw	
<i>Cro ver</i>	75,90	6,15	75,90	6,15	75,90	6,15	174698,02	43515,46	10
<i>Eri car</i>	33,80	7,60	33,80	7,60	32,40	6,75	16295,19	11535,35	10
<i>Gen aca</i>	39,60	2,41	31,80	1,03	33,00	3,77	16344,80	2519,20	10
<i>Gen ger</i>	21,60	1,84	16,40	2,01	18,00	1,15	2496,81	366,41	10
<i>Ger syl</i>	17,00	1,41	17,00	1,41	17,00	1,41	1960,85	504,16	5
<i>Hel alp</i>	44,60	5,50	31,10	4,61	31,10	4,61	17412,71	7250,64	10
<i>Hyp mac</i>	22,50	4,60	16,90	3,57	21,00	2,67	3242,84	1447,14	10
<i>Kna lon</i>	82,70	9,98	65,20	6,27	88,40	4,81	186251,93	25481,80	10
<i>Lat pra</i>	40,70	3,30	27,90	2,02	27,20	2,44	12130,57	1780,61	10
<i>Lot cor</i>	21,30	0,82	13,90	0,99	13,90	0,99	1617,57	192,26	10
<i>Oxy cam</i>	37,60	0,84	22,60	0,84	22,60	0,84	7540,28	489,20	10
<i>Ped fol</i>	19,30	1,34	23,80	2,15	15,20	1,03	2732,31	285,56	10
<i>Phy bet</i>	36,30	1,34	36,30	1,34	36,30	1,34	18842,71	2057,57	10
<i>Phy glo</i>	33,10	3,87	33,10	3,87	33,10	3,87	14757,88	5018,13	10
<i>Phy hem</i>	31,80	1,81	31,80	1,81	31,80	1,81	12733,72	2229,14	10
<i>Phy orb</i>	36,10	0,74	36,10	0,74	36,10	0,74	18486,32	1129,71	10
<i>Pri min</i>	20,00	3,40	14,10	1,73	15,10	2,77	1671,38	442,11	10
<i>Rhi gla</i>	41,10	2,60	31,80	1,23	35,50	5,87	18311,81	4153,35	10
<i>Rho fer</i>	40,00	1,70	40,00	1,70	40,00	1,70	25243,17	3263,13	10
<i>Sal bre</i>	25,50	3,57	17,50	0,97	19,00	1,25	3319,77	477,24	10
<i>Sal sp.</i>	23,00	2,36	16,40	1,07	16,40	1,07	2436,21	394,67	10
<i>Sal wal</i>	24,88	5,62	15,75	1,83	16,25	2,38	2576,91	884,65	8
<i>Sax opp</i>	45,40	3,13	33,40	2,84	34,30	2,31	20537,48	3616,05	10
<i>Sca luc</i>	71,92	2,84	71,92	2,84	71,92	2,84	146623,80	17107,91	10
<i>Sol alp</i>	21,40	1,26	17,50	1,43	19,40	1,35	2851,83	358,84	10
<i>Sol pus</i>	20,50	0,71	20,50	0,71	20,50	0,71	3392,42	361,78	10
<i>Tri pal</i>	47,40	2,46	36,10	3,63	35,50	2,92	23996,31	4337,09	10
<i>Tri pra</i>	48,10	4,28	33,40	3,27	33,40	3,27	21136,52	3894,77	10
<i>Vac myr</i>	32,25	8,07	32,25	8,07	31,60	7,36	14984,49	9075,67	20
<i>Vac vit</i>	37,50	3,24	37,50	3,24	37,50	3,24	21118,34	5552,03	10

Anhang 5.7 Anzahl offener Blüten in köpfchenförmigen Infloreszenzen

Art	Blüten/Köpfchen	n
<i>Arnica montana</i>	110,00	10
<i>Cardus defloratus</i>	87,10	10
<i>Carlina acaulis</i>	37,94	40
<i>Cirsium spinosissimum</i>	77,20	10
<i>Homogyne alpina</i>	33,80	10
<i>Knautia longifolia</i>	64,60	60
<i>Phyteuma globulariifolium</i>	3,55	130
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	4,25	350
<i>Phyteuma orbiculare</i>	10,70	80
<i>Phyteuma persicifolium</i>	5,02	120
<i>Rhodiola rosea</i>	10,67	10
<i>Salix waldsteiniana</i>	66,67	10
<i>Scabiosa lucida</i>	29,92	170
<i>Traunsteinera globosa</i>	11,11	80
<i>Trifolium medium</i>	15,00	10
<i>Trifolium montanum</i>	26,25	10
<i>Trifolium pallescens</i>	12,00	10
<i>Trifolium pratense</i>	15,98	260
<i>Trifolium repens</i>	8,65	10

Anhang 5.8 Mittlere Blütenbesuchszeiten und Flugzeiten beim Besuch der einzelnen Pflanzenarten. 9933 Blütenbesuche von 266 Hummelindividuen (ohne ♂♂) wurden dafür ausgewertet. Alle Beobachtungen (zur Methodik s. Kap. 5.2.4) wurden bei „Schönwetter“ (zur Definition s. Kap. 3.2) durchgeführt. Wegen zu geringen Datenmaterials wurde nicht nach Hummelarten unterschieden.

Da sich kein signifikanter Unterschied zwischen Besuchen zum reinen Nektarsammeln und zum Sammeln von Nektar und Pollen ergab, wurden die Daten aller Blütenbesuche zusammengefaßt (außer reine Pollensammelbesuche und Nektarraub).

Die durchschnittliche Blütenbesuchszeit und die Flugzeit pro Blütenbesuch zeigten jeweils signifikante Unterschiede zwischen den Arten mit Blütenköpfchen (=Blumentyp 7 nach KUGLER (1970)) und allen anderen Arten (t-Test für verschiedene Varianzen, Blütenbesuchszeit: $p > 99\%$; Flugzeit/ Blütenbesuch: $p > 95\%$). Alle Zeitangaben in Sekunden

Art	Blütenbesuchs -zeit ¹		Flugzeit 1Blütenbesuch		ØFlug- dauer	ØFlug- abstand	n ₁ ²	n ₂ ²
	Mittel	Stabw	Mittel	Stabw				
<i>Acinos alpina</i>	1,47		0,35		0,80	2,40	43	1
<i>Aconitum napellus</i>	3,97	1,40	0,60	0,23	1,16	4,75	37	5
<i>Adenostyles glabra</i>	0,52		0,05		0,42	4,45	32	1
<i>Anthyllis vulneraria</i>	2,58	1,32	0,50	0,58	2,51	11,54	234	11
<i>Bartsia alpina</i>	2,48	1,24	0,67	0,35	1,54	3,98	126	6
<i>Campanula barbata</i>	7,81	3,95	1,92	0,74	3,58	7,48	56	11
<i>Campanula scheuchzeri</i>	6,25	1,67	1,43	0,30	2,72	7,53	32	5
<i>Carduus defloratus</i>	0,89	0,70	0,08	0,11	1,60	8,48	737	17
<i>Carduus personatus</i>	0,95	0,25	0,04	0,02	0,95	6,60	46	2
<i>Cirsium spinosissimum</i>	0,80	0,31	0,04	0,04	1,54	18,43	3509	21
<i>Digitalis grandiflora</i>	8,59	3,98	2,48	1,41	4,25	10,25	14	2
<i>Erica carnea</i>	2,56	0,55	0,72	0,24	2,47	5,30	59	6
<i>Gentiana acaulis</i>	14,00		0,00				2	1
<i>Geranium sylvaticum</i>	2,31	0,12	0,82	0,04	1,64	2,81	78	2
<i>Hedysarum hedysaroides</i>	3,78	1,30	0,53	0,31	2,45	11,73	38	3
<i>Helianthemum nummularium</i>	5,00		0,83		1,00	5,00	1	1
<i>Knautia longifolia</i>	0,63	0,22	0,04	0,05	1,65	14,86	848	13
<i>Lathyrus pratensis</i>	12,62	7,06	0,97	0,72	2,97	23,02	35	5
<i>Lotus corniculatus</i>	3,85	1,18	1,04	0,25	1,95	4,38	258	10
<i>Oxytropis campestris</i>	4,00		0,80		3,00	9,00	3	1
<i>Pedicularis rostrato-capitata</i>	1,43	0,07	0,78	0,01	1,73	1,16	41	2
<i>Phyteuma globulariifolia</i>	1,75	0,53	0,37	0,06	1,13	4,17	117	2
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	2,60	0,82	0,62	0,55	1,87	3,52	20	5
<i>Phyteuma orbiculare</i>	4,61	3,75	0,19	0,13	2,05	24,82	146	7
<i>Phyteuma persicifolium</i>	1,09	0,42	0,26	0,12	2,68	7,30	782	17
<i>Primula minima</i>	1,15	0,18	0,41	0,34	1,66	1,38	175	5
<i>Rhinanthus glacialis</i>	3,04	1,12	0,83	0,29	2,05	5,84	182	14
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	2,37	0,84	0,61	0,31	2,04	4,33	385	20

Art	Blütenbesuchszeit ¹		Flugzeit 1Blütenbesuch		ØFlugdauer	ØFlugabstand	n ₁ ²	n ₂ ²
	Mittel	Stabw	Mittel	Stabw				
<i>Rhododendron hirsutum</i>	1,37	0,35	0,31	0,18	1,23	3,54	68	4
<i>Salix helvetica</i> ♂	2,26	1,72	0,69	0,66	1,58	3,54	163	8
<i>Salix helvetica</i> ♀	4,05	4,97	0,91	1,19	1,70	7,86	96	2
<i>Salix waldsteiniana</i> ♂	3,91	4,12	1,48	1,46	3,63	7,46	257	5
<i>Scabiosa lucida</i>	0,94	0,20	0,12	0,06	2,33	15,95	233	3
<i>Senecio jacobaea</i>	0,38		0,06		0,78	4,58	48	1
<i>Silene vulgaris</i>	3,60		2,33		6,60	3,60	5	1
<i>Soldanella alpina</i>	2,56	0,63	0,47	0,66	1,67	2,11	19	2
<i>Solidago virgaurea</i>	0,75		0,00				11	1
<i>Stachys alopecuros</i>	1,59	0,68	0,18	0,08	1,33	9,42	57	2
<i>Trifolium badium</i>	1,44		0,69		2,63	2,75	16	1
<i>Trifolium pratense</i>	2,00	0,57	0,36	0,25	2,37	9,00	649	22
<i>Trifolium repens</i>	1,87	0,09	0,49	0,14	2,20	5,45	65	2
<i>Vaccinium myrtillus</i>	7,23	5,29	2,78	1,07	6,06	7,73	65	5
<i>Vaccinium uliginosum</i>	3,62	1,69	0,84	0,39	3,17	10,33	95	3
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	3,78	0,92	0,64	0,65	2,39	9,99	46	6
<i>Vicia cracca</i>	2,30	2,40	0,55	0,77	3,00	8,00	4	2
Arten mit Einzelblüten ³	5,92	4,01	1,32	0,97	3,32	2,22	414	31
Arten mit Infloreszenzen	3,58	2,72	0,73	0,48	2,19	0,86	1744	105
Arten mit Blütenköpfchen	1,75	1,29	0,36	0,40	1,83	0,79	7775	130
Σ	3,26	2,91	0,69	0,65	2,23	1,23	9933	266

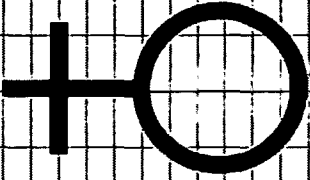
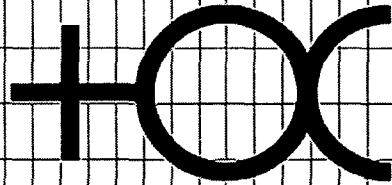
¹ Blütenbesuchszeit = Handlingzeit + Saugzeit;

² n₁ = Anzahl der registrierten Blütenbesuche; n₂ = Anzahl der beobachteten Hummelindividuen;

³ Hierzu wurden auch Pflanzenarten gezählt, die zwar eine Infloreszenz bilden, von denen aber meist nur eine Blüte pro Blütenstand offen war (siehe Anhang 4.1: a1 < 1,5)

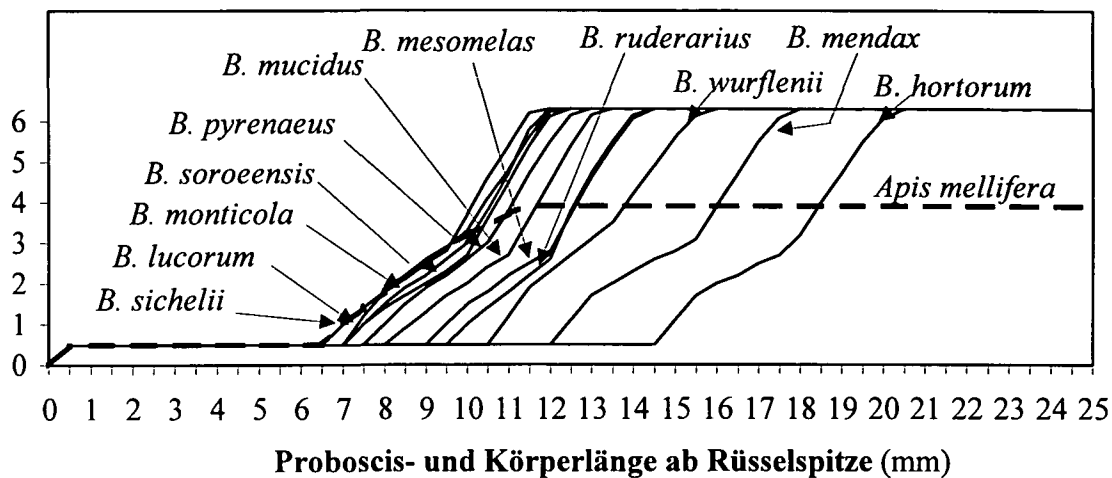
Anhang 6.1 Pflanzenarten, die nicht von allen Hummelarten regulär zum Nektarsammeln genutzt werden konnten.

Art	<i>B. hortorum</i>	<i>B. mendax</i>	<i>B. wurflenii</i>	<i>B. mesomelas</i>	<i>B. ruderarius</i>	<i>B. mucidus</i>	<i>B. pyrenaicus</i>	<i>B. soroeensis</i>	<i>B. monticola</i>	<i>B. lucorum</i>	<i>B. sichelii</i>	<i>Apis mellifera</i>
<i>Gen ger</i>												
<i>Gen riv</i>												
<i>Cro alb</i>												
<i>Aju pyr</i>	x											
<i>Dia syl</i>	x											
<i>Gen acca</i>	x											
<i>Cym con</i>	x											
<i>Aco vul</i>	x	x										
<i>Acti alp</i>	x	x										
<i>Bar alp</i>	x	x										
<i>Dia bar</i>	x	x										
<i>Dia gla</i>	x	x										
<i>Ory cam</i>	x	x										
<i>Ped asp</i>	x	x										
<i>Ped elo</i>	x	x										
<i>Ped ros</i>	x	x										
<i>Lap str</i>	x	x										
<i>Ami vul</i>	x	x										
<i>Mel pra</i>	x	x										
<i>Pri mir</i>	x	x										
<i>Kri gla</i>	x	x										
<i>Tri pra</i>	x	x										
<i>Aco pan</i>	x	x										
<i>Asi fri</i>	x	x										
<i>Lot cor</i>	x	x										
<i>Aco nap</i>	x	x										
<i>Aco var</i>	x	x										
<i>Sol pus</i>	x	x										
<i>Sil vul</i>	x	x										
<i>Cir ole</i>	x	x										
<i>Gen pun</i>	x	x										
<i>Ped fol</i>	x	x										



Anhang 6.2 Mittlerer Durchmesser des Körpers der einzelnen Hummelarten (♂♂) in verschiedenem Abstand von der Rüsselspitze. Die Breite der Proboscis wurde einheitlich mit 0,5 mm angenommen. Die Körperbreite beim Flügelansatz wurde als Mittel aller Messungen bei Hummeln mit 6 mm, bei der Honigbiene mit 4 mm angenommen.

Breite (mm)



Anhang 6.3. Blütenbesuchsaktivitäten der einzelnen Hummelarten und -kasten

Aktivität	<i>alp</i>	<i>ger</i>	<i>hor</i>	<i>hyp</i>	<i>luc</i>	<i>men</i>	<i>mes</i>	<i>mon</i>	<i>muc</i>	<i>pas</i>	<i>pra</i>	<i>pyr</i>	<i>rud</i>	<i>sic</i>	<i>sor</i>	<i>syl</i>	<i>wur</i>	<i>bar</i>	<i>boh</i>	<i>rup</i>
♀♀																				
N		18	4		10	2	7	5	3	1	1	1	24	2	3		10			3
N+P	1	9	2			1	4	2			1		15		2		5			
Nr					1												5			
Nr+Pbz																	1			
Nr _s																	1			
♂♂																				
N	1	1	22	1	51	30	6	13	4	1	5	10	60	65	126		297			
N+P					20	3	5	7	1		1	2	10	13	9		65			
N+Pbz								1												
Nr					17									1			5			
Nr+P					2															
Nr _s							1													
P					9						1	1		1	2		3			
♂♂																				
N			6		12	1	2	4			5	17	40	27	9	1	94	1	2	2
Σ (ohne ♂♂)																				
Aktivität	n		%																	
N	794		77,61																	
N+P	178		17,40																	
N+Pbz	1		0,10																	
Nr	29		2,83																	
Nr+P	2		0,20																	
Nr _s	2		0,20																	
P	17		1,66																	

Anhang 6.4 Blütenbesuche der einzelnen Hummelarten (x, y, z): x=mit reiner Nektarnutzung; y=mit Nektar- und Pollennutzung; z=mit reiner Pollennutzung,

♀ ♀

Art	alp	bar	boh	ger	hor	hyp	luc	men	mes	mon	muc	pas	prä	pyr	rud	rup	sic	sor	syl	wur	sp.	
<i>Aco nap</i>				18/9/0	3/1/0			1/0/0				1/0/0									2/0/0	
<i>Ant vul</i>							1 ¹ /0/0	1/0/0	4/1/0		3/0/0				12/4/0		1/0/0				1 ¹ /0/0	
<i>Bar alp</i>															3/1/0							
<i>Car aca</i>															2/0/0						1/0/0	
<i>Cir spi</i>							6/0/0									1/0/0	1/0/0	1/0/0				
<i>Gen aca</i>								0/1/0	2/0/0												2 ² /0/0	
<i>Lon cae</i>																						1/0/0
<i>Oxy cam</i>									0/2/0						1/3/0	1/0/0						
<i>Ped fol</i>					0/1/0				1/0/0						0/1/0						1 ¹ /1 ¹ /0	
<i>Pri min</i>										1/0/											1/0/0	1/0/0
<i>Rho fer</i>															0/1/0			0/1/0			2 ¹ /0/0	
<i>Sal sp. ♂</i>							1/0/0															
<i>Sil vul</i>							1/0/0															
<i>Sol alp</i>														1/0/0								
<i>Tri pra</i>					1/0/0										3/0/0							
<i>Vac myr</i>							3/0/0			4/2/		1/1/0			3/2/0			1/1/0			5/3/0	1/0/0
<i>Vac vit</i>																					0/2/0	



Art	alp	bar	boh	ger	hor	hyp	luc	men	mes	mon	muc	pas	pra	pyr	rud	rup	sic	sor	styl	wur	sp.	
<i>Aci alp</i>															1/0/0							
<i>Aco nap</i>	-			1/0/0	22/0/0		1 1/0/0	29/3/0			1/0/0						1 1/0/0	0/0/1		29 1/60/0		
<i>Aco vul</i>																				22/0/0		
<i>Anl vul</i>							22/1/1															
<i>Cal vul</i>							1/0/0											1/0/0		0/1/0		
<i>Cam bar</i>							1/3/0															
<i>Cam sch</i>							0/4/0										0/6/0	2/3/			2/1/0	
<i>Car aca</i>											1/0/0				4/0/0					0/1/0		
<i>Car def</i>													1/0/0	0/0/1	9/2/0		2/0/0	1/0/0				
<i>Cir spi</i>	1/0/0						47/4/0			7/1/0	1/0/0	1/0/0	2/0/0	8/0/0	4/0/0		49/1/0	112/1/0		6/0/0	3/0/0	
<i>Cre sp.</i>																	1/0/0					
<i>Gen ger</i>																				22/0/0		
<i>Ger syl</i>															3/0/0		0/2/0	0/0/1		0/0/2		
<i>Hie pil</i>																					1/0/	
<i>Hyp mac</i>							0/0/3						0/0/1							0/0/1		
<i>Kna lon</i>									2/0/0				2/0/0		13/2/0		0/1/0	1/0/0				
<i>Leo sp.</i>																				1/0/0		
<i>Lot cor</i>																				0/2/0		
<i>Oxy cam</i>							0/2/0								0/1/0							
<i>Phy glo</i>																						

Art	alp	bar	boh	ger	hor	hyp	luc	men	mes	mon	muc	pas	pra	pyr	rud	rup	sic	sor	svl	wur	sp.	
Phy hem							0 / 3 / 0	1 / 0 / 0						0 / 1 / 0			1 / 0 / 0	2 / 0 / 0			0 / 2 / 0	
Phy orb							0 / 1 / 0														0 / 1 / 0	
Phy per													0 / 1 / 0	0 / 1 / 0	2 / 1 / 0			6 / 1 / 0	1 / 5 / 0		0 / 1 / 0	2 / 0 / 0
Pru vul						1 / 0 / 0																
Rho fer										0 / 2 / 0											0 / 1 / 0	
Ros pen							0 / 0 / 3															
Sax opp							0 / 0 / 2															
Sea luc							1 / 0 / 0		2 / 0 / 0		1 / 0 / 0			1 / 0 / 15 / 1 / 0			5 / 0 / 0	5 / 0 / 0				
Sil aca							1 / 0 / 0															
Sil vul							4 / 0 / 0			2 / 0 / 0				1 / 0 / 1			1 / 0 / 0					
Sol vir										1 / 0 / 0												
Tri bad										1 / 0 / 0							0 / 2 / 0					
Tri pra							10 / 0 / 0		2 / 5 / 0		0 / 1 / 0				9 / 3 / 0		0 / 0 / 1			1 / 1 / 0	0 / 1 / 0	
Vac gau										1 / 0 / 0												
Vac myr										1 / 3 / 0												

♂
♂

Art	alp	bar	boh	ger	hor	hyp	luc	men	mes	mon	muc	pas	pra	pyr	rud	rup	sic	sor	svl	wur	sp.
Aco nsp					6			1												68	3
Aco var																				1	

Art	alp	bar	boh	ger	hor	hyp	luc	men	mes	mon	muc	pas	pra	pyr	rud	rup	sic	sor	syl	wur	sp.
<i>Cal vul</i>							1							2			1			1	
<i>Cam sch</i>																	1				
<i>Car aca</i>									1					2	2		2	1		10	
<i>Car def</i>							1						4		3		1				
<i>Cir spi</i>			1				11			1				4		2	16	4	1	11	
<i>Hie sp.</i>															1						
<i>Kna lon</i>		1					2		1	3			1	5	12		2	1			1
<i>Sca luc</i>			1				2							3	20		4	3		3	
<i>Thy ser</i>														1							
<i>Tri mon</i>															1						
<i>Tri pra</i>															1						

¹: Nektarraub

²: sekundärer Nektarraub

Anhang. 6.5 Nutzung der Pflanzenarten durch die Hummelgemeinschaft. N = Nektar; Nr = Nektarraub; Nr_s = sekundärer nektarraub durch schon vorhandene Löcher in der Corolla; P = Pollen; Pbz = Vibrationssammeln von Pollen („pollen buzzing“).

Art	Nutzung											
	N	Nr	Nr _s	N+P	N+Pbz	Nr+P	Nr+Pbz	P	?	%Nektar	%Pollen	N : P
<i>Aci alp</i>	1											
<i>Aco nap</i>	447	2		73				1	36	99,81	14,15	1 : 0,14
<i>Aco var</i>	1											
<i>Aco vul</i>		2										
<i>Ant vul</i>	21	4		6		1		1	5	96,97	24,24	1 : 0,25
<i>Bar alp</i>	3			1						100,00	25,00	1 : 0,25
<i>Cal vul</i>	7									100,00	0,00	1 : 0,00
<i>Cam bar</i>	1			4					1	100,00	80,00	1 : 0,80
<i>Cam sch</i>	5			14					5	100,00	73,69	1 : 0,74
<i>Car aca</i>	26			1					1	100,00	3,70	1 : 0,04
<i>Car def</i>	22			2				1	3	96,00	12,00	1 : 0,13
<i>Cir spi</i>	301			7					63	100,00	2,27	1 : 0,02
<i>Cre sp.</i>	1											
<i>Gen aca</i>	2	2		1					1	100,00	20,00	1 : 0,20
<i>Gen ger</i>		2										
<i>Ger syl</i>	3			2				3		62,50	62,50	1 : 1,00
<i>Hie pil</i>	1											
<i>Hie sp.</i>	1											
<i>Hyp mac</i>								5		0,00	100,00	0 : 1,00
<i>Kna lon</i>	47			3					1	100,00	6,00	1 : 0,60
<i>Leo sp.</i>	1											
<i>Lon cae</i>	1								2			
<i>Lot cor</i>				2								
<i>Oxy cam</i>	2			6					2	100,00	75,00	1 : 0,75
<i>Ped fol</i>	1	1		2			1		2	80,00	60,00	1 : 0,75
<i>Phy glo</i>				2								
<i>Phy hem</i>	4			6					4	100,00	60,00	1 : 0,60
<i>Phy orb</i>				2								
<i>Phy per</i>	11			10					3	100,00	47,62	1 : 0,48
<i>Pri min</i>	3									100,00	0,00	1 : 0,00
<i>Pru maj</i>			1									
<i>Pru vul</i>	1											
<i>Rho fer</i>	1	1	1	5	1				2	100,00	66,67	1 : 0,67
<i>Ros pen</i>								3		0,00	100,00	0 : 1,00
<i>Sal sp. ♂</i>	1											
<i>Sax opp</i>				1				2	1	33,33	100,00	1 : 3,00
<i>Sca luc</i>	66			1					13	100,00	1,49	1 : 0,02
<i>Sil aca</i>	1											

Nutzung												
Art	N	Nr	Nr _s	N+P	N+Pbz	Nr+P	Nr+Pbz	P	?	%Nektar	%Pollen	N : P
<i>Sil vul</i>	5	4							1	100,00	0,00	1 : 0,00
<i>Sol alp</i>	1											
<i>Sol vir</i>	1											
<i>Thy ser</i>	1											
<i>Tri bad</i>	1			2						100,00	66,67	1 : 0,67
<i>Tri mon</i>	1											
<i>Tri pra</i>	16	11		14		1		1	4	95,35	37,21	1 : 0,39
<i>Tro eur</i>									1			
<i>Vac gau</i>	1											
<i>Vac myr</i>	19			12					7	100,00	38,71	1 : 0,39
<i>Vac vit</i>				2					1			
Blt.bes	1031	29	2	186	1	2	1	17				
Arten	38	9	2	25	1	2	1	8				
Pflanzenarten mit Nektarnutzung					46							
Pflanzenarten mit Pollennutzung					27							

Anhang 6.6 Anteil der einzelnen Blumentypen beim Sammeln von Nektar sowie Nektar und Pollen durch Hummeln mit kurzer, mittellanger und langer Proboscis.

Blumentyp	Proboscislänge < 8 mm		8 mm < Proboscislänge < 10 mm		Proboscislänge > 10 mm	
	Nektar	Nektar + Pollen	Nektar	Nektar + Pollen	Nektar	Nektar + Pollen
1	0,00	0,04	0,04	0,00	0,00	0,00
2	0,35	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
3	1,05	30,19	0,00	0,00	0,00	1,47
4	2,79	3,77	0,00	0,00	0,56	1,47
5	0,70	0,00	1,43	0,00	97,18	92,65
6	0,70	7,55	1,43	1,32	0,00	0,00
7	93,03	49,06	92,86	98,68	2,25	4,41
8	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
9	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
33	1,39	5,66	0,00	0,00	0,00	0,00

Anhang 7.1. Durchschnittliche Anzahl der Blütenbesuche, die „zu Fuß“ getätigt werden. Zum Vergleich ist die mittlere Anzahl der offenen Blüten pro Infloreszenz angeführt. Diese setzte sich bei manchen Köpfchenblüten aus der Anzahl der Einzelblüten pro Köpfchen und der Anzahl der Köpfchen pro sekundärer Infloreszenz (s. Anhang 4.1: a1 * a2) zusammen.

Art	Anzahl Blütenbesuche zwischen Flügen		Offene Blüten Infloreszenz	n (Hummeln)	n (Blüten- besuche)
	Mittel	Stabw			
<i>Pedicularis rostrato-capitata</i>	0,81	0,15	9	2	41
<i>Campanula barbata</i>	0,97	0,50	1,8	11	56
<i>Helianthemum alpestre</i>	1,00		1	1	1
<i>Aconitum napellus</i>	1,11	0,38	8,2	5	37
<i>Lotus corniculatus</i>	1,11	0,16	2,2	10	25
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1,13	0,21	1	5	65
<i>Campanula scheuchzeri</i>	1,14	0,42	1,1	5	32
<i>Primula minima</i>	1,14	0,18	1	5	17
<i>Digitalis grandiflora</i>	1,18	0,07	?	2	14
<i>Geranium sylvaticum</i>	1,21	0,23	1	2	78
<i>Soldanella alpina</i>	1,35	0,34	1,7	5	19
<i>Phyteuma hemisphaericum hem</i>	1,39	0,43	4,9	5	20
<i>Silene vulgaris</i>	1,50	0,71	1	2	5
<i>Bartsia alpina</i>	1,52	0,48	3,2	6	12
<i>Acinos alpina</i>	1,64		?	1	43
<i>Lathyrus pratensis</i>	1,69	0,79	?	8	35
<i>Rhinanthus glacialis</i>	1,84	0,74	2,8	17	18
<i>Trifolium badium</i>	1,91		?	1	16
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	1,99	0,92	4	20	38
<i>Gentiana acaulis</i>	2,00		1	2	2
<i>Erica carnea</i>	2,17	0,97	5,1	6	59
<i>Oxytropis campestris</i>	2,25		7,4	1	3
<i>Rhododendron hirsutum</i>	2,34	2,04	?	4	68
<i>Vaccinium gaultherioides</i>	2,37	1,63	1	3	95
<i>Phyteuma globulariifolium</i>	2,39	0,06	3,9	2	11
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	2,72	2,40	3,3	6	46
<i>Trifolium repens</i>	2,92	0,18	?	2	65
<i>Hedysarum hedysaroides</i>	3,40	0,95	3,7	4	38
<i>Anthyllis vulneraria</i>	3,97	2,32	6,2	26	23
<i>Salix helvetica</i> ♂	4,02	4,88	114,2	8	16
<i>Trifolium pratense</i>	4,38	2,38	17,8	31	64
<i>Vicia cracca</i>	5,27	2,93	?	6	4
<i>Phyteuma orbiculare</i>	6,60	3,64	5,4	7	14
<i>Phyteuma persicifolium</i>	6,63	4,58	6,1	17	78
<i>Stachys alopecuuros</i>	6,65	3,37	?	2	57
<i>Salix helvetica</i> ♀	7,13	8,47	112,7	2	96
<i>Carduus personatus</i>	8,59			2	46
<i>Adenostyles glabra</i>	8,63		?	1	32

Art	Anzahl Blütenbesuche zwischen Flügen		Offene Blüten Infloreszenz	n (Hummeln)	n (Blüten- besuche)
	Mittel	Stabw			
<i>Salix waldsteiniana</i> ♂	9,64	13,89	?	5	25
<i>Carduus defloratus</i>	10,74	9,06	50	19	73
<i>Senecio jacobaea</i>	11,93			1	48
<i>Solidago virgaurea</i>	14,44		6,8	1	11
<i>Scabiosa lucida</i>	18,38	10,35	25,1	3	23
<i>Knautia longifolia</i>	21,27	18,28	9,7	13	84
<i>Cirsium spinosissimum</i>	29,69	28,81	180	21	35

Anhang 7.2 Häufigkeitsverteilung von Flügen verschiedener Zeitdauer beim Besuch verschiedener Blüten. Mittelwert aller Beobachtungen, unabhängig von der Hummelart.

A

Art	Anteil verschieden langer Flüge (%)			Flüge zw. Blüten einer Infloreszenz (%)	n (Flüge)
	< 1s	1-1,9s	> 1s		
<i>Adenostyles glabra</i>	0,00	50,00	50,00	0,00	4
<i>Carduus personatus</i>	0,00	0,00	100,00	0,00	2
<i>Gentiana acaulis</i>	0,00	0,00	100,00	0,00	2
<i>Oxytropis campestris</i>	0,00	0,00	100,00	0,00	1
<i>Senecio jacobaea</i>	0,00	0,00	100,00	0,00	4
<i>Solidago virgaurea</i>	0,00	0,00	100,00	0,00	6
<i>Pedicularis rostrato-capitata</i>	4,88	2,44	92,69	0,00	41
<i>Phyteuma globulariifolium</i>	5,13	10,26	84,62	0,00	39
<i>Erica carnea</i>	9,52	42,86	47,62	0,00	21
<i>Carduus defloratus</i>	9,68	16,13	74,19	0,00	31
<i>Cirsium spinosissimum</i>	11,11	1,39	87,50	0,00	72
<i>Salix waldsteiniana</i> ♂	13,95	11,63	74,42	0,00	43
<i>Silene vulgaris</i>	14,29	28,57	57,14	0,00	7
<i>Knautia longifolia</i>	16,00	4,00	80,00	0,00	25
<i>Digitalis grandiflora</i>	16,67	33,33	50,00	0,00	12
<i>Vaccinium myrtillus</i>	17,86	14,29	67,86	0,00	56
<i>Phyteuma persicifolium</i>	19,70	14,39	65,91	0,00	132
<i>Campanula barbata</i>	24,07	20,37	55,56	0,00	54
<i>Trifolium badius</i>	25,00	25,00	50,00	0,00	8
<i>Scabiosa lucida</i>	26,67	40,00	33,33	0,00	15
<i>Trifolium pratense</i>	28,96	17,49	53,55	0,00	183
<i>Hedysarum hedysaroides</i>	30,77	23,08	46,15	0,00	13
<i>Vaccinium gaultherioides</i>	37,50	14,58	47,92	0,00	48
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	40,00	20,00	40,00	0,00	10
<i>Rhinanthus glacialis</i>	40,14	32,39	27,46	0,00	142
<i>Geranium sylvaticum</i>	40,62	26,57	32,81	0,00	25
<i>Bartsia alpina</i>	40,85	16,90	42,26	0,00	71
<i>Prunella vulgaris</i>	43,75	37,50	14,75	0,00	16
<i>Phyteuma orbiculare</i>	47,06	23,53	29,41	0,00	17
<i>Vicia cracca</i>	48,00	9,33	42,67	0,00	75

Art	Anteil verschieden langer Flüge (%)			Flüge zw. Blüten einer Infloreszenz (%)	n (Flüge)
	< 1s	1-1,9s	>1s		
<i>Trifolium repens</i>	50,00	15,00	35,00	0,00	20
<i>Salix helvetica</i> ♂	50,00	13,64	36,36	0,00	22
<i>Campanula scheuchzeri</i>	51,72	24,14	24,14	0,00	29
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	54,17	12,50	33,33	0,00	24
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	56,63	18,37	25,00	0,00	196
<i>Lotus corniculatus</i>	57,14	26,11	16,26	0,00	203
<i>Lathyrus pratensis</i>	61,63	15,12	23,26	0,00	86
<i>Anthyllis vulneraria</i>	64,80	16,84	18,37	0,00	196
<i>Soldanella alpina</i>	65,15	21,22	13,64	0,00	66
<i>Stachys alopecuroides</i>	66,67	33,33	0,00	0,00	9
<i>Rhododendron hirsutum</i>	70,00	13,30	16,67	0,00	30
<i>Aconitum napellus</i>	76,00	12,00	12,00	75,00	25
<i>Primula minima</i>	81,25	9,03	9,72	0,00	144
<i>Acinos alpina</i>	92,86	3,57	3,57	0,00	28
<i>Helianthemum alpestre</i>	100,00	0,00	0,00	0,00	1
<i>Vicia sepium</i>	100,00	0,00	0,00	0,00	13

B

Für Pflanzenarten, von denen keine Messungen der mittleren Flughäufigkeit und Flugdauer vorlag, wurden die Werte anderer Arten verwendet, die ihnen im Grösse und Form der Infloreszenz (Anzahl und Anordnung der Blüten...) ähnelten.

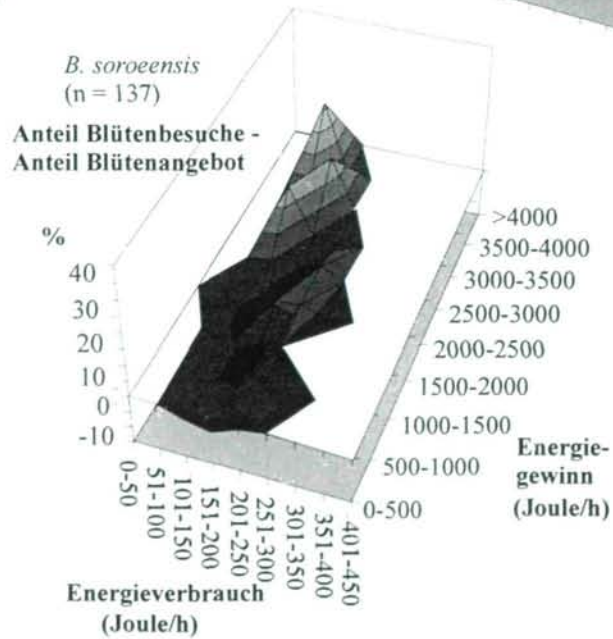
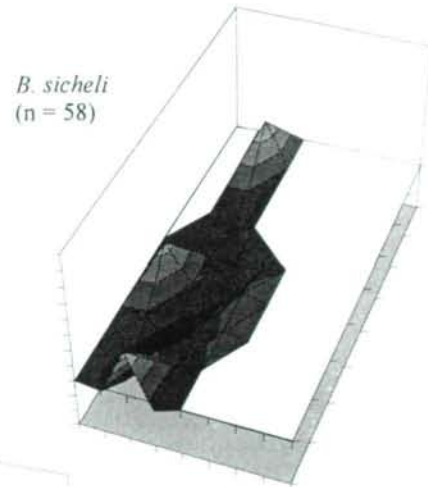
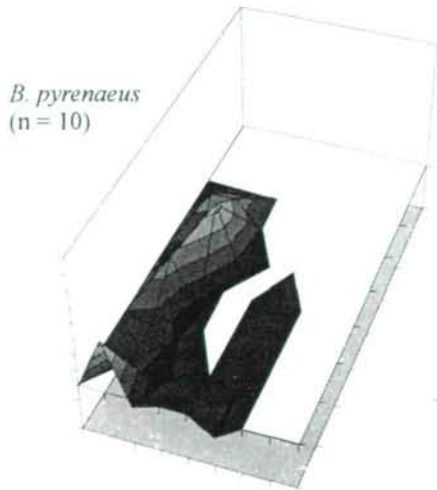
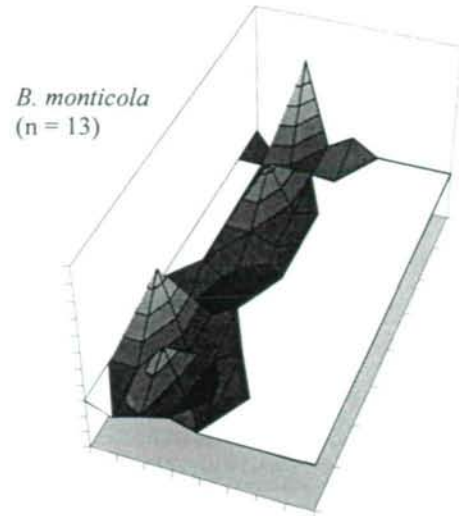
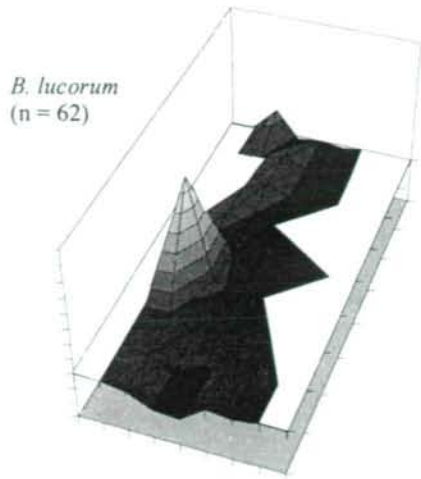
Art	erschlossen aus
<i>Aconitum variegatum</i>	<i>Aconitum napellus</i>
<i>Aconitum vulparia</i>	<i>Aconitum napellus</i>
<i>Calluna vulgaris</i>	<i>Erica carnea</i>
<i>Carlina acaulis</i>	<i>Carduus defloratus</i>
<i>Crocus albiflorus</i>	<i>Gentiana acaulis</i>
<i>Pedicularis foliosa</i>	<i>Anthyllis vulneraria</i>
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	<i>Primula minima</i>
<i>Silene acaulis</i>	<i>Primula minima</i>
<i>Soldanella pusilla</i>	<i>Soldanella alpina</i>

Anhang 7.4 (nächste beide Seiten)

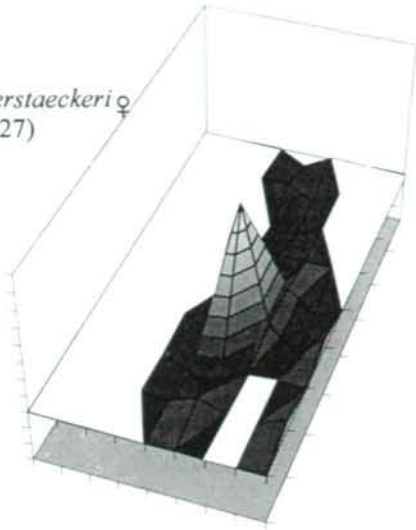
Anteil von Blüten mit verschiedener Energiebilanz und verschiedenem Energieverbrauch am gesamten von Hummeln besuchten Blütenspektrum. Nur Hummelarten berücksichtigt, von denen mindestens 20 Individuen beim Nektarsammeln beobachtet werden konnten.

Mit einer Ausnahme wurden nur Sammelflüge von ♂♂ ausgewertet. Da von *B. gerstaeckeri* nur junge ♀♀ beim Nektarsammeln beobachtet werden konnten, wurden diese ebenfalls berücksichtigt. Ausgewertet wurden nur reine Nektarsammelflüge.

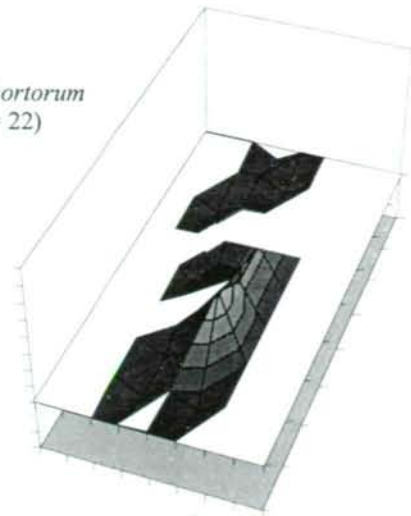
Die weißen Flächen stellen Kombinationen von Energiebilanz und Energieverbrauch pro Stunde dar, die an den jeweiligen Fundorten der betreffenden Arten nicht vorkamen.



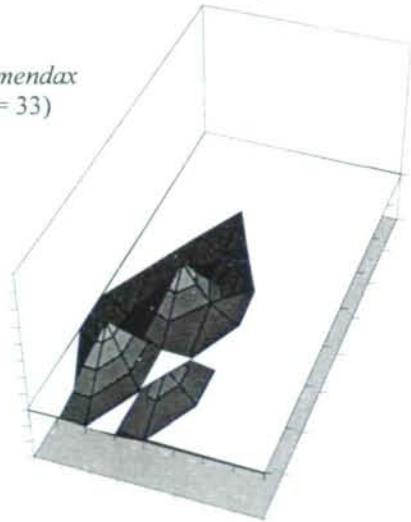
B. gerstaeckeri ♀
(n = 27)



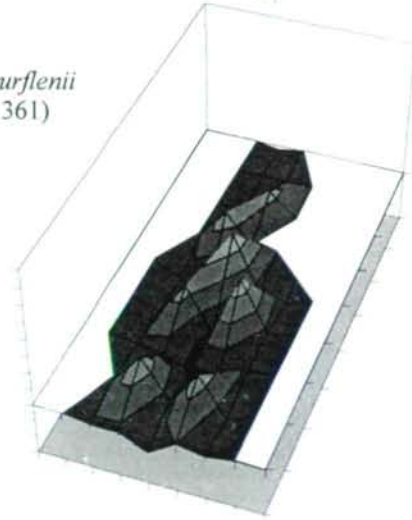
B. hortorum
(n = 22)



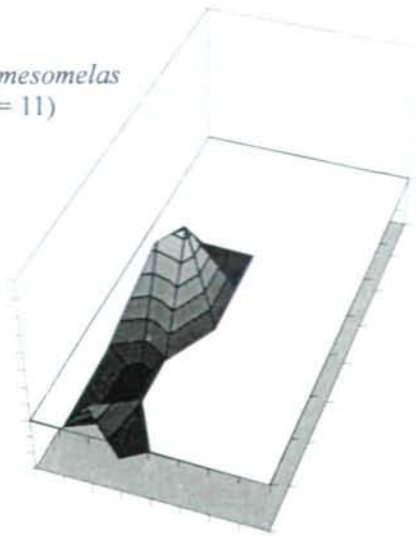
B. mendax
(n = 33)



B. wurflenii
(n = 361)

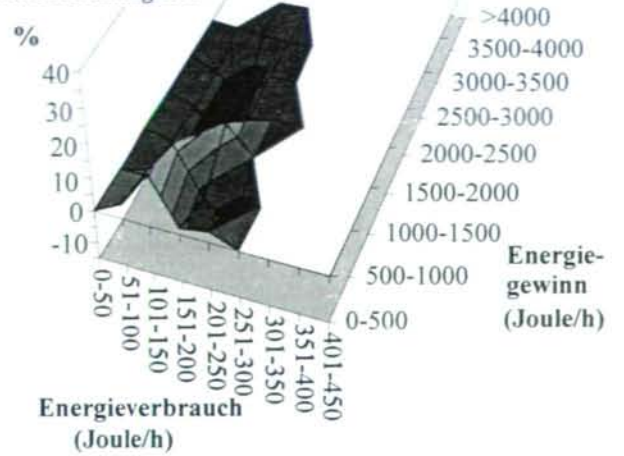


B. mesomelas
(n = 11)

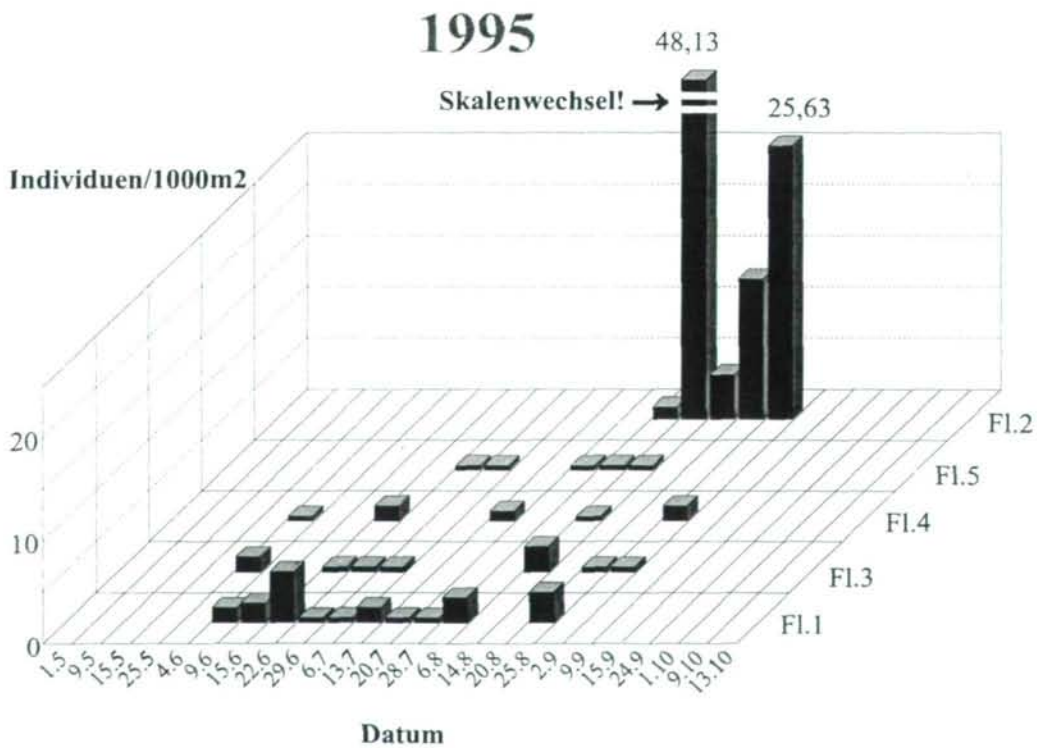
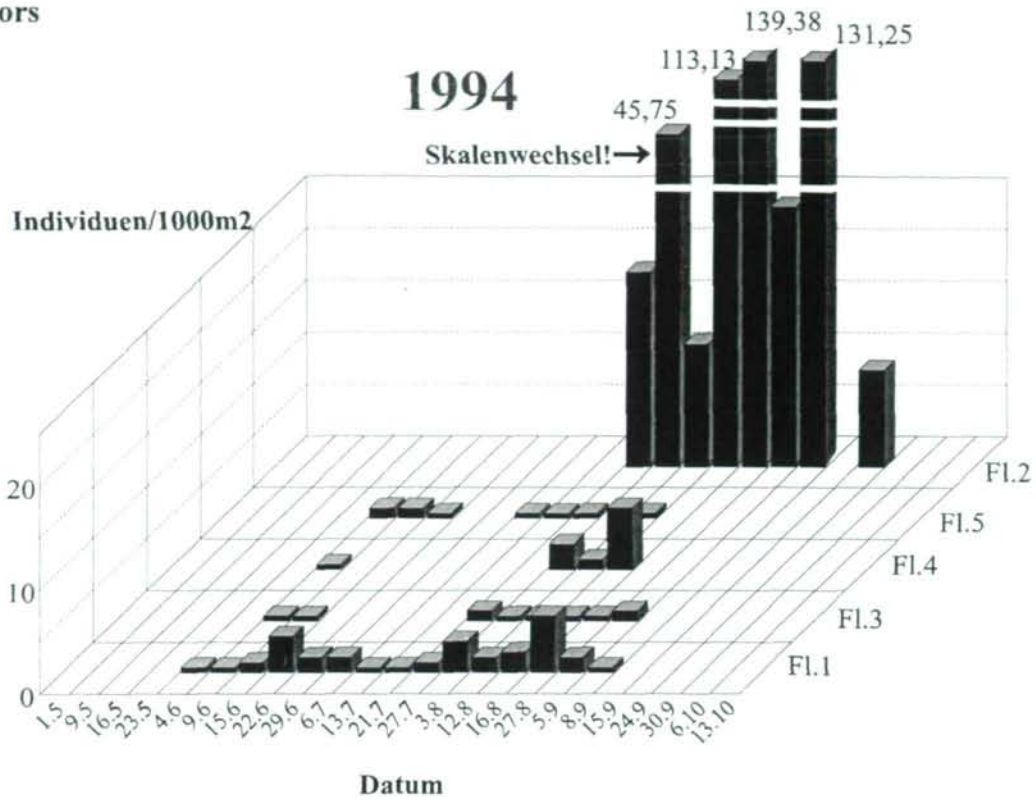


B. ruderarius
(n = 77)

Anteil Blütenbesuche -
Anteil Blütenangebot

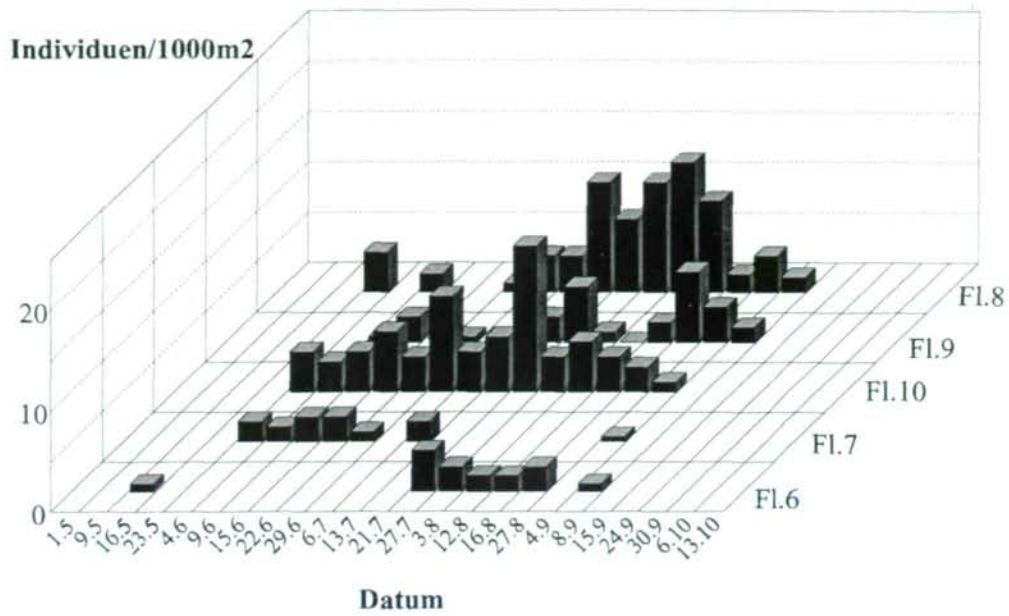


Anhang 8.1.a Abundanzen der Hummeln auf den Untersuchungsflächen nördlich des Hochtors

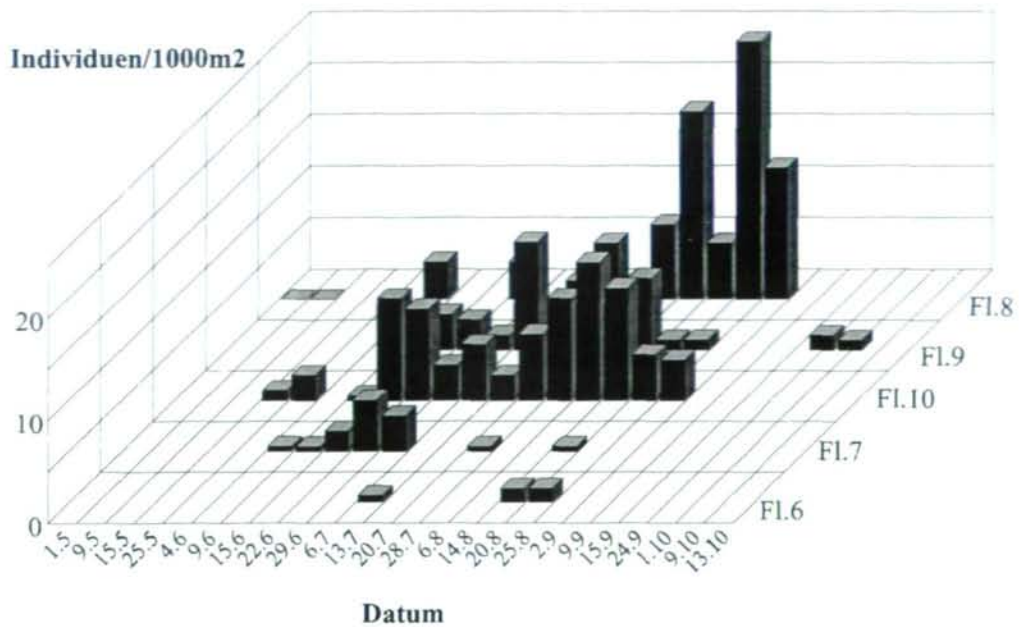


Anhang 8.1.b Abundanzen der Hummeln auf den Untersuchungsflächen südlich des Hochtors

1994



1995



Bildtafeln



Lebensräume alpiner Hummelarten: **Abb. 1:** Goldschwingelrasen, Pockhorner Wiesen, VIII.1995 (Neumayer). **Abb. 2:** Hochstaudenflur am Rand der Großglockner-Hochalpenstraße, VIII.1995 (Neumayer). **Abb. 3:** Alpine Schuttflur, Brennkogelgebiet, VII.1994 (Neumayer).



Abb. 4: *Bombus gerstaeckeri* ♂ an *Aconitum napellus* s.l., A. Salzburg, Fuscher Tal, Oberes Naßfeld, 2300 m, 13.IX.1997 (Neumayer). **Abb. 5:** *B. gerstaeckeri* ♀ an *Aconitum napellus* s.l., F. SW-Alpen, Lac d'Allos, IX.1975 (Paulus). **Abb. 6:** *B. hortorum* ♂ an *Aconitum*, D. Schwarzwald, Oberes Zastlertal, 1300 m, VIII.1983 (Paulus). **Abb. 7:** *B. argillaceus* ♀ an *Lamium album*, A. Salzburg, Murtal bei Muhr, 1400 m, VI.1999 (Neumayer).



Abb. 8: *Bombus mesomelas* ♂ an *Trifolium*. CH, Graubünden, Mathon, 1800 m, 12.VII.1982 (Paulus). **Abb. 9:** *B. mesomelas* ♀ an *Anthyllis*. A, Niederösterreich, Rax, 1700 m, 7.VII.1991 (Paulus). **Abb. 10:** *B. ruderarius* ♂ an *Gentianella*. A, Kärnten, Innerfragant, Fraganter Hütte, 1900 m, 4.VII.1996 (Paulus). **Abb. 11:** *B. humilis* ♂ an *Cirsium oleraceum*. A, Steiermark, Teichalm, 1200 m, VIII.1998 (Neumayer).



Abb. 12: *Bombus sylvarum* ♂ an *Knautia*. D. Schwarzwald, Lenzkirch - Raitenbuch, 1300 m, 15.IX.1985 (Paulus). **Abb. 13:** *B. pascuorum* ♀ an *Trifolium alpinum*. CH, Graubünden, Mathon, 1800 m, 12.VII.1982 (Paulus). **Abb. 14:** *B. pascuorum* ♂ an *Trifolium pratense*. A. Salzburg, Seekirchen, VIII.1997 (Neumayer). **Abb. 15:** *B. pyrenaeus* ♀ an *Rhododendron ferrugineum*. A. Tirol, Zillertal, Berliner Hütte, 2000 m, 9.VII.1991 (Paulus).



Abb. 16: *Bombus pyrenaicus* ♀. A. Steiermark, Oppenberg, Plientenalm, 1450 m, 18.VIII.1985 (Paulus). **Abb. 17:** *B. pyrenaicus* ♀ an *Carduus defloratus*. A. Steiermark, Gröbming, Stoderzinken, 22.VIII.1985 (Paulus). **Abb. 18:** *B. pratorum* ♂ an *Knautia*. D. Freiburg, Schönberg, V.1983 (Paulus). **Abb. 19:** *B. monticola* ♂ an *Carduus*. D. Allgäu, Balderschwang, 1100 m, 23.VII.1986 (Paulus).



Abb. 20: *Bombus hypnorum* ♂ an *Senecio fuchsii*. A. Steiermark, Oppenberg, Plientenalm, 1450 m, VIII.1985 (Paulus). **Abb. 21:** *B. soroeensis* ♂ an *Senecio fuchsii*. A. Steiermark, Oppenberg, Plientenalm, 1450 m, 25.VIII.1985 (Paulus). **Abb. 22:** *B. soroeensis* ♀ an *Carduus defloratus*. A. Kärnten, Heiligenblut, Pockhorner Wiesen, 2000 m, IX.1997 (Neumayer). **Abb. 23:** *B. wurflenii* ♀ beim Nektarraub an *Silene nutans*. A. Salzburg, Köstendorf - Weng, VI.1988 (Neumayer).



Abb. 24. *Bombus wurflenii* ♀ beim regulären Blütenbesuch an *Aconitum napellus* s.l., A, Salzburg, Fuscher Tal, Oberes Naßfeld, 2300 m, 13.IX.1997 (Neumayer). **Abb. 25:** *B. wurflenii* ♂ beim Nektarraub an *Aconitum napellus* s.l., A, Steiermark, Gröbming, Grafenbergalm, 1700 m, 22.VIII.1985 (Paulus). **Abb. 26:** *B. wurflenii* ♀ beim regulären Blütenbesuch an *Aconitum napellus* s.l. (seitl. Blütenblätter entfernt), A, Salzburg, Fuscher Tal, Oberes Naßfeld, 2300 m, 13.IX.1997 (Neumayer). **Abb. 27:** *B. wurflenii* ♂ an *Carlina acaulis*, A, Steiermark, Oppenberg, Plientenalm, 1450 m, 25.VIII.1985 (Paulus).



Abb. 28: *Bombus sichelii* ♀ an *Aconitum napellus*. A, Salzburg, Oberes Naßfeld, 2300 m, 13. IX.1997 (Neumayer). **Abb. 29:** *B. alpinus* ♀. A, Salzburg, Hohe Tauern, Hochtorn, 2600 m, VIII.1997 (Neumayer). **Abb. 30:** *B. lucorum* ♀ an *Salix*. A, Salzburg, Köstendorf - Weng, IV.1999 (Neumayer). **Abb. 31:** *B. lucorum* ♂ an *Carlina acaulis*. A, Steiermark, Oppenberg, Plientenalm, 1450 m, 25. VIII.1985 (Paulus).



32



33



34



35

Abb. 32: *Psithyrus rupestris* ♀ an *Centaurea*, A, Niederösterreich, Mödling, Eichkogel, 23.VI.1994 (Paulus). **Abb. 33:** *P.* cf. *quadricolor* an *Gentianella*, A, Steiermark, Grafenbergsee, 1650 m, 22.VIII.1985 (Paulus). **Abb. 34:** *Bombus mendax*-Nest, A, Salzburg, Seidlwinkltal, Mittertörl, 2350 m nach Umquartierung in Nistkasten, VIII.1997 (Neumayer). **Abb. 35:** *B. ruderiensis*-Nest, A, Salzburg, Köstendorf-Weng, 14.VI.1988 (Neumayer).