

Struktur des Blüten-Besuchernetzwerks alpiner Rasengesellschaften

Projektbericht



Elixhausen, am 9.3.2015

MMag. Dr. Johann Neumayer
Obergrubstraße 18
5161 Elixhausen
jneumayer@aon.at

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	5
Material und Methoden	6
Untersuchungsgebiet und -zeit	6
Erhebung des Blütenangebots	8
Erhebung des Blütenbesuchs	9
Erhebung der Nektardaten	10
Erhebung der Pollendaten	11
Erhebung der Blütenfarben	11
Größe der Blüten/aggregationen	12
Auswertung, Statistik	12
Ergebnisse	13
Blütenangebot und von Besuchern genutztes Spektrum	13
Blütenbesuche	18
Nektar – Angebot und von Besuchern genutztes Spektrum	23
Pollen – Angebot und von Besuchern genutztes Spektrum	29
Blütenfarben - Angebot und von Besuchern genutztes Spektrum	32
Größe des Schauapparats – Angebot und von Besuchern genutztes Spektrum	36
Struktur der Blüten- Besuchergemeinschaft	37
Diskussion	41
Zitierte Literatur	49
Danksagung	51
Anhang: Liste der Blütenbesucher	52

Einleitung

Alpine Rasengesellschaften sind natürliche oder naturnahe Pflanzengesellschaften über der Waldgrenze. Sie sind gekennzeichnet durch die Dominanz verschiedener Grasarten und durch ihren Blütenpflanzenreichtum. Dieser Reichtum an Blütenpflanzenarten korreliert mit einem hohen Artenreichtum an Blütenbesuchern. Bei nicht oder nur extensiv genutzten alpinen Rasengesellschaften ist der Einfluss der Bewirtschaftung auf die Zusammensetzung der Pflanzengemeinschaften und in der Folge auf die Blütenbesucher und deren Entwicklungsstadien zu vernachlässigen. Außerdem erreichen Honigbienen, die über weite Teile Europas die Blütenbesuchergemeinschaften massiv dominieren, nur in Ausnahmefällen diese Höhenlagen und spielen daher nur eine untergeordnete Rolle.

Von den in den Hohen Tauern größere Areale einnehmenden alpinen Rasengesellschaften (Milchkrautweiden, Goldschwingelrasen, Blaugras-Horstseggenrasen, Rostseggenrasen, Borstgrasrasen und Krummseggenrasen - nach ELLENBERG 1996) zählen die in den Pockhorner Wiesen vorherrschenden Goldschwingelrasen zu den an Blütenpflanzen reichsten Wiesen überhaupt. Das Blüten-Besucher-Netzwerk dieser artenreichen Wiesengesellschaften ist nur ansatzweise bekannt. Von Hymenopteren und Lepidopteren sind zumindest die Artengarnituren und häufige Blütenbesuche bekannt, es existieren aber außer zu Hummeln kaum Daten zur Häufigkeit und Verteilung der Blütenbesuche dieser Arten. Dagegen fehlen von Dipteren auch grundlegendere Daten weitgehend. Letztere, unter ihnen insbesondere die wenig bekannten Muscidae/Anthomyidae spielen aber gerade in Gebirgen eine überragende Rolle als Blütenbesucher und Bestäuber (MÜLLER 1881).

Aus dem Untersuchungsgebiet liegt inzwischen eine Vielzahl an Daten über relevante Merkmale der Signal- und Ressourcenebene von Blüten vor. Damit besteht die Gelegenheit, diese mit beobachteten Blütenbesuchsdaten in Beziehung zu setzen und die Schlüsselfaktoren für die Ressourcenaufteilung von Blütenbesuchergilden zu analysieren. So existieren:

- Eine Liste der Blütenpflanzenarten,
- Daten zu den Reflexionsspektren eines Großteils der vorhandenen Blütenpflanzen,
- Daten zum Nektarangebot eines Großteils der vorhandenen Blütenpflanzen, sowie
- Daten zum Pollenangebot eines bedeutenden Teils der vorhandenen Blütenpflanzen.

Ziele der vorliegenden Arbeit sind:

- die Erfassung aller bestimmbarer blütenbesuchenden Insekten alpiner Rasengesellschaften und die Erhebung ihrer Rolle als Blütenbesucher.
- die Analyse der Struktur des Blütenbesuchernetzwerks alpiner Rasengesellschaften,
- die Analyse, welche Faktoren der Signal- und Belohnungsebene von Blüten (Reflexionsspektrum, Größe des Schauapparats, Nektar- und Pollenangebot) charakteristisch für bestimmte Bestäubergilden sind.
- eine Quantifizierung des Nektar- und Pollenangebots alpiner Rasengesellschaften und der Anteile, die einzelne Blütenbesuchergruppen nutzen.

Material und Methoden

Untersuchungsgebiet und -zeit

Das Untersuchungsgebiet liegt in den Pockhorner Wiesen bei Heiligenblut in einer Höhenlage zwischen 2000 und 2250mNN. Diese sind durch die Großglockner-Hochalpenstraße erschlossen. Das Untersuchungsgebiet ist durch äußerst artenreiche Rasengesellschaften und ein ausgesprochen hohes und diverses Blütenangebot gekennzeichnet. So weist KREISCH (2001a) 179 Gefäßpflanzenarten nach und die Wiesen zählen zu den an Blütenpflanzen artenreichsten in den Hohen Tauern (KREISCH 2001b, NEUMAYER & PAULUS 1999). KREISCH (2001a) charakterisiert die Vegetation folgendermaßen: *„Die Vegetationsaufnahmen kennzeichnen die Mähder als Goldschwingelwiesen (Hypochoerido uniflorae-Festucetum paniculatae). Die zahlreichen Charakterarten der „anthropo-zoogenen Heiden und Rasen“ (Nardion, Poion alpinae) sowie der „Steinfluren und alpinen Rasen“ (Seslerion) zeigen die für Wildheumähder bezeichnende Durchmischung von silikat- und kalkliebenden Phytozönosen auf, die Arten der Molinio-Arrhenatheretea dokumentieren ihre wirtschaftliche Nutzung. Hemikryptophyten sind die bei weitem dominierende Lebensform. Den ökologischen Zeigerwerten der Flora zufolge sind die Pockhorner Wiesen idealer Wuchsraum für kühleisende Lichtpflanzen mittelfeuchter, wenig fruchtbarer Böden und subozeanischer Verbreitung. Die kleinräumig wechselnde Bodenreaktion erlaubt sowohl Säure- als auch Basenzeigern die Ansiedlung.“*

Das Vorkommen wärmeliebender Arten ist auf das im Jahresverlauf für die Zentralalpen überraschend ausgeglichene Klima und die nach Abschluss der Schneeschmelze eingeschränkte Verfügbarkeit von Wasser zurückzuführen. Der vergleichsweise geringe Wasserbedarf der Goldschwingelwiesen wird als entscheidend für die Besiedlung klimatisch begünstigter Standorte angesehen“.

In den Pockhorner Wiesen wurden unweit des in der ÖK 1:50000 verzeichneten Kreuzes mit dem Beginn eines unmarkierten Steiges (12°47'37"E, 47°03'36"N) vier Transekte á 100m*2m abgesteckt. Auf diesen wurden alle Erhebungen zum Blütenangebot und zum Blütenbesuch durchgeführt. Abb. 1 zeigt die Lage der Transekte: Die Transekte 1-3 führten entlang des erwähnten Steiges. In Transekt 1 waren die Wiesenflächen stark mit Zwergsträuchern durchsetzt, Transekt 2 umfasste einen feuchteren und teilweise durch stärkere Humusansammlungen (Abrutschung) bodensaureren Teil und Transekt 3 einen eher trockenen Teil der Pockhorner Wiesen. Transekt 4 schließlich lag zum Großteil in einem alle zwei Jahre gemähten und dadurch völlig zwergstrauchfreien Bereich.

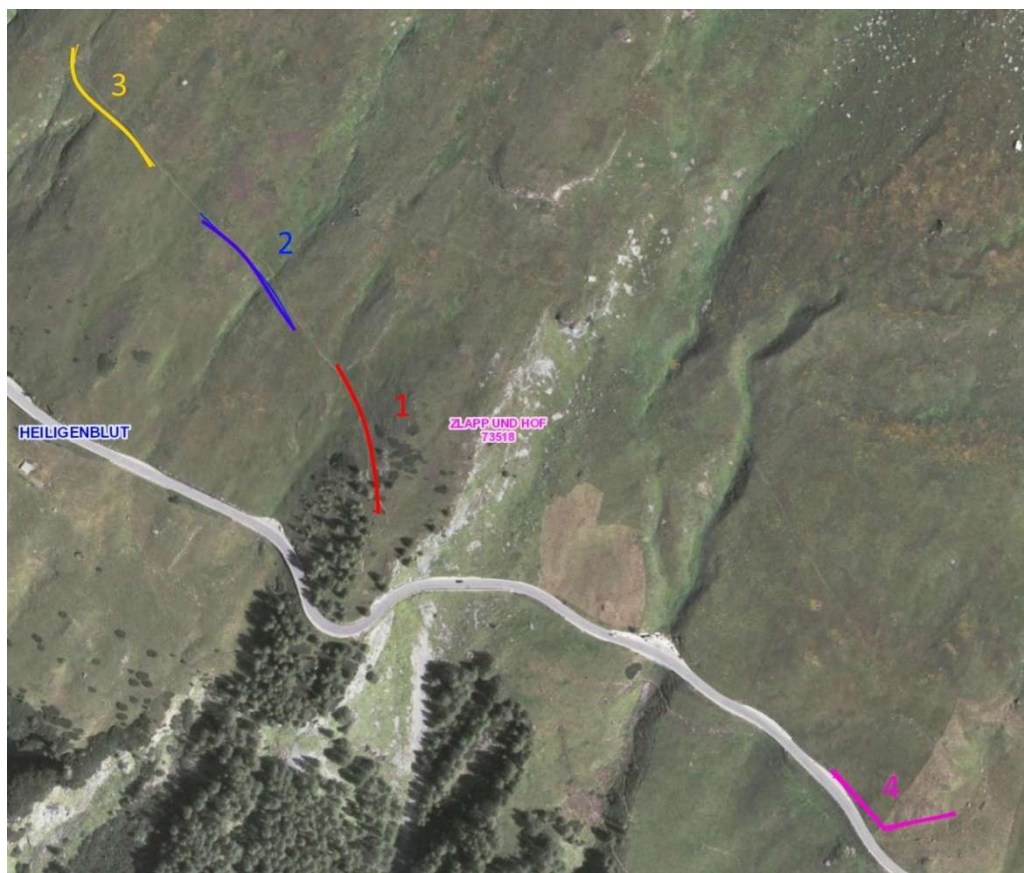


Abb. 1. Lage der Transekte á 100m *2m. Quelle: http://gis.ktn.gv.at/atlas/init.aspx?karte=atlas_basiskarten, abgerufen am 15.2.2015.

Die Erhebungen fanden in den Jahren 2013 und 2014 während der gesamten Vegetationsperiode statt. Die Vegetationsperiode von 1. Mai bis 10. Oktober wurde in jeweils 20 Tage dauernde Untersuchungszeiträume eingeteilt. In jedem Untersuchungszeitraum erfolgte ein vollständiger Erhebungsdurchgang. Wegen der hohen Dichte der Blütenbesucher und Schlechtwettereinbrüchen mussten die Erhebungsdurchgänge auf mehrere Tage aufgeteilt werden (Tab. 1)

Bei der Festsetzung der Transektbegehungen wurde darauf geachtet, dass alle Blühaspekte im Lauf der Vegetationsperiode vertreten sind. Das war nur durch die Zusammenfassung der Daten aus beiden Untersuchungsjahren möglich, denn in beiden Jahren gab es ausgedehnte Schlechtwetterperioden. Die Auswertung der Daten erfolgt gepoolt: Es sind kaum mehrjährige Zyklen von Tieren oder Blütenpflanzen aus dem Gebiet bekannt, die ein solches Vorgehen nicht rechtfertigen würden. Die Erhebungen der Blütenpflanzen und der Blütenbesucher erfolgten zu folgenden Zeiträumen:

Tab 1. Zeiträume und Datum der Transektuntersuchungen

Zeitraum	Datum	Zeitraum	Datum	Zeitraum	Datum
V/1+2	14.05.2013	VI/2+3	20.06.2013	VII/3+VIII/1	06.08.2014
V/3+VI/1	22.05.2014		21.06.2013		07.08.2014
	23.05.2014		11.06.2014		30.08.2013
	09.06.2014	VII/1+2	08.07.2013		31.08.2013
	10.06.2014		12.07.2014	IX/1+2	08.09.2014
			13.07.2014		09.09.2014
			15.07.2014	IX/3+X/1	21.09.2013

Erhebung des Blütenangebots

Auf jedem Transekt wurden zwei Teiltransekte á 5*2m abgesteckt, auf denen das Blütenangebot für jeden Erhebungsdurchgang ausgezählt wurde. Aus den Zahlen der beiden Teiltransekte mit insgesamt 20 m² wurde das Blütenangebot pro Transektfläche (200m²) bzw. pro 1000m² hochgerechnet.

Viele entomophile Blütenpflanzenarten haben Blütenstände (Infloreszenzen bzw. Synfloreszenzen). Um das Nektar- bzw. Pollenangebot von Einzelblüten auf Blütenstände

hochrechnen zu können, benötigt man Zahlen über die durchschnittliche Anzahl an Einzelblüten in Infloreszenzen und von Infloreszenzen in Synfloreszenzen. Andererseits zeigen manche Pflanzenarten Ansammlungen von Blüten, die nicht durch die Infloreszenzform bedingt sind, sondern z.B. durch polsterförmigen oder teppichartigen Wuchs mit einander angenäherten Blüten. Für alle Blütenansammlungen, unabhängig ob durch eine Infloreszenzform bedingt oder nicht, verwende ich hier den Terminus „Blütenaggregation“. Wichtig ist im vorliegenden Fall der „Point of view“ des Blütenbesuchers, für den eine Blütenaggregation sich durch die optische Einheit und meist zusätzlich durch die Möglichkeit, Blüten zu Fuß, also energiesparend auszubeuten, auszeichnet. Wenn Blüten und Blütenaggregationen zusammen gemeint sind, verwende ich den Terminus Blüten/aggregationen. Zur Abgrenzung von Blütenaggregationen s. Material und Methoden: Größe der Blüten bzw. Blütenaggregationen. Zur Erhebung der mittleren Blütenzahl pro Blütenaggregation wurden bereits vorhandene Daten aus NEUMAYER & PAULUS (1999) bzw. aus der Datenbank des Verfassers verwendet. Diese Daten stammen großteils aus Freilanduntersuchungen des Verfassers, teilweise aus der Auszählung von Blüten mit Hilfe selbst gemachter oder im Internet verfügbaren Fotos der betreffenden Arten.

Erhebung des Blütenbesuchs

Mittels Transektuntersuchungen wurden zu den in Tab. 1. angeführten Zeiträumen in acht Tageszeiträumen (7-9h, 9-11h, 11-13h, 13-15h, 15-17h, 17-19h, 19-21h, 21-23h MEZ) alle Blütenbesucher erfasst. Der Transekt wurde in langsamem Tempo abgegangen und die Daten aller Blütenbesucher wurden aufgenommen. Zur Zeit des Blühhöhepunkts wurden Transekte teilweise mehrmals in zeitlichem Abstand begangen und jeweils drei Pflanzenarten besammelt, um angesichts der hohen Blütenbesuchsdichte das Handling praktikabel halten zu können. Bei lokalen Massenblüten einer Pflanzenart mit einem sehr hohen Blütenbesuch, wurde ein definierter Bruchteil des im Transekt befindlichen Blütenangebots vollständig abgesammelt und auf den Gesamtbestand hochgerechnet. Beobachtungen von blütenbesuchenden Insekten, die nicht gefangen und determiniert werden konnten, gingen nicht in die Artenlisten, aber in die dichtebezogenen Auswertungen ein. Erfasst wurden:

- die Art (wenn möglich im Freiland, von den nicht im Freiland determinierbaren Arten wurden Belegexemplare mitgenommen). Nicht determinierbare Arten wurden als Morphospecies determiniert. Trotz nicht unerheblicher Fehlerraten (vgl. DERRAIK et al. 2010) ist diese Vorgangsweise derzeit für einige Insektengruppen die einzig praktikable.
- Geschlecht,
- Aktivität (rastend, sonnend, schlafend, Nektar saugend, Pollen fressend),
- Uhrzeit,
- Höhenlage und
- Wetter (Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Einstrahlung).

Blütenbesuchende Insekten sind witterungsempfindlich. Daher wurden folgende Randbedingungen festgesetzt:

- * Von 9 bis 17h MEZ mindestens 6°C, bei bedecktem Himmel mindestens 10°C; vor 9h und nach 17h sind geringere Temperaturen zu akzeptieren.
- * Kein Niederschlag, kein Wind über 3m/sec.

Für flächenbezogene Angaben wie die Abundanz wurden die Daten anschließend gemittelt und auf 1000m² Fläche hochgerechnet.

Erhebung der Nektardaten

Vom Großteil der im Gebiet vorkommenden entomophilen Pflanzenarten sind Daten zum Nektarangebot vorhanden (Datenbank des Verfassers, zur Methodik s. NEUMAYER & PAULUS (1999)). Zum Vergleich des nectar standing crop mit dem ohne Entnahme potenziell verfügbaren Nektar standen für fast alle Pflanzenarten auch Messserien an mit feinen Netzen abgeschirmten Blüten zur Verfügung. Von einigen Pflanzen, von denen noch Daten fehlten, wurden im Zuge dieser Untersuchung Nektartagesgänge gemessen. Nektarmengen und –konzentrationen wurden standardmässig in den Zeiträumen 7-9h, 9-11h, 11-13h, 13-15h und 15-17h MEZ für offene und 9-11h, 11-13h, 13-15h und 15-17h MEZ gemessen. Für Berechnungen des Nektarangebots wurden die Tagesmittel des standing crops zugänglicher Blüten verwendet. Aus den Daten zur Nektarmenge und Zuckerkonzentration wurde der Energiegehalt als

Saccharoseäquivalent pro Blüte errechnet (zur Methodik s. KEARNS & INOUE, 1993, NEUMAYER & PAULUS 1999). Von 89,7% der festgestellten 117 Pflanzenarten, auf die 98,6% des Blütenangebots entfielen, sind Nektardaten vorhanden.

Erhebung der Pollendaten

Die Erhebung des Pollenangebots der Blüten/aggregationen erfolgte ebenfalls in Tagesgang-Messserien zu denselben Tageszeiten wie die Nektardaten. Pollendaten wurden, soweit sie nicht vorhanden waren, im Zuge dieser Untersuchung erhoben (zur Methodik der Pollengewinnung: s. NEUMAYER & PAULUS (1999)). Die Zählung der Pollenkörner erfolgte durch Mikroskopfotos und nachfolgende Auszählung mittels des Programmes ImageJ (COSTA & YANG 2009).

Um das Pollenvolumen pro Blüte zu errechnen, wurde die Anzahl der Pollenkörner mit der mittleren Größe multipliziert. Die Daten dazu stammten aus: www.ponetweb.ages.at, www.pollenwarndienst.at (Abfrage jeweils 1.-10.2.2015), NEUMAYER & PAULUS (1999) sowie TEPPNER (1966). In drei Fällen waren keine Daten zur Größe von Pollenkörnern vorhanden und es wurden Daten von nahe verwandten Arten verwendet, (*Crepis conyzifolia*: Daten von *Crepis biennis*; *Scabiosa lucida*: Daten von *Scabiosa columbaria*; *Silene vulgaris*: Daten von *Silene dioica*). Die Größe der Pollenkörner ist, wie ein Blick in www.ponetweb.ages.at zeigt, bei nahe verwandten Arten meist sehr ähnlich. Pollendaten sind von 48 der insgesamt festgestellten 117 Pflanzenarten vorhanden (=41,2%), auf die 78,9% des Blütenangebots entfielen.

Erhebung der Blütenfarben

Von fast allen im Untersuchungsgebieten blühenden Pflanzenarten existieren Messdaten der Farbreflexionsspektren (SPAETHE, NEUMAYER unpubl.). Zusätzliche Daten wurden im Laufe dieser Untersuchung erhoben (SPAETHE, DÖTTERL, unpubl.) bzw. der Floral Reflectance Database (FReD, <http://www.reflectance.co.uk>) entnommen. Die Reflexionsmessungen erfolgten mittels eines Ocean Optics S2000-Spectrometers mit einer Deuterium/Halogen-Lichtquelle. Details zur Messmethodik s. NEUMAYER & SPAETHE (2007). Eine Klassifizierung des Blütenbesuchs der verschiedenen Blütenbesucher erfolgte qualitativ nach der Reflexion in den Wellenlängenbereichen 320-340nm (UV), 420-440nm (blau), 520-540nm (grün) und 640-660nm (rot). Das ermöglicht eine Klassifizierung des Teils des Blütenspektrums, der von den

verschiedenen Blütenbesuchern besucht wird. Da zwar für Bienen und Fliegen Modelle des Sehraums existieren (CHITTKA 1992, TROJE 1993), diese aber nicht vergleichend über die betreffenden Gruppen hinaus verwendet werden können, wurde hier nur eine qualitative Klassifizierung verwendet. Daten zur Blütenfarbe sind von 102 der festgestellten 117 entomophilen Pflanzenarten vorhanden (87,2%), auf die 96,7% des gesamten Blütenangebots entfielen.

Größe der Blüten/aggregationen

Die Größe des Schauapparates der im Untersuchungsgebiet blühenden Pflanzen wurde an im Feld mit einem Maßstab fotografierten Blüten bzw. Blütenaggregationen frontal, von oben und aus ca. 45° schräg von oben vermessen. Als entscheidend für die Abgrenzung von Blütenaggregationen wird die optische Einheit verwendet, wie sie für Blütenbesucher wahrnehmbar ist. Farbflächen wurden aus Praktikabilitätsgründen als getrennte Blütenaggregationen definiert, wenn sie mindestens 2mm voneinander entfernt waren. Das entspricht bei einer optischen Auflösung von 2° dem Auflösungsvermögen eines Bienenauges aus 12cm Entfernung (DETTNER & PETERS 1999; HORRIDGE 2009, SNYDER & MENZEL 1975). In der Regel wurden je 10 Fotos aus jeder Richtung ausgewertet, bei seltenen Arten fünf.

Auswertung, Statistik

Die Datenauswertung erfolgte mittels XLStat (www.xlstat.com), die Berechnung der Nestedness (ULRICH et al, 2009) mit dem Programm „NeD“ von STRONA, G. % FATTORINI, S. (2014): (<http://ecosoft.alwaysdata.net/>). Die Modularität wurde mit dem Programm „MODULAR“ (MARQUITTI et al. 2013) errechnet. Folgende Datenauswertungen werden durchgeführt:

- Analyse des Zusammenhangs der Größe des Schauapparates und der Blütenfarbe mit dem Nektar- und Pollenangebot.
- Erhebung des Anteils der einzelnen Besuchergruppen (Bienen, tagaktive Falter, nachtaktive Falter, Dipteren, Käfer...) am Blütenbesuch.
- Analyse der Struktur der Blüten-Besuchergemeinschaft.

- Analyse, welche Segmente des Blütenangebots (hinsichtlich Blumentyp, Blütenfarbe, Blumengröße, Nektar- und Pollenangebot) die einzelnen Blütenbesuchergilden präferieren.
- Erhebung des Angebots an Nektar (mg Saccharoseäquivalent) und Pollen (μm^3) pro 1000m² und jahreszeitliche Veränderung dieses Angebots.
- Errechnung des Anteils der einzelnen Blütenbesucher als Konsumenten dieses Angebots.

Ergebnisse

Blütenangebot und von Besuchern genutztes Spektrum

Auf den vier Transekten mit insgesamt 800m² wurden 116 Blütenpflanzenarten festgestellt (Tab 1). Mit den in unmittelbarer Umgebung gefundenen Pflanzenarten *Achillea clavenae*, *Coeloglossum viride*, *Dianthus barbatus*, *Galeopsis tetrahit*, *Globularia cordifolia*, *Leontopodium alpinum*, *Laserpitium latifolium*, *Pseudorchis albida*, *Rosa pendulina* und *Vaccinium gaultherioides* konnten 126 entomophile Blütenpflanzenarten im Untersuchungsgebiet nachgewiesen werden.

Tab. 2: Liste der auf den Transekten nachgewiesenen entomophilen Blütenpflanzenarten.

Arten	Blüten/aggregationen 1000m ²	Einzelblüten Blüten/aggregation	Einzelblüten 1000m ²
<i>Achillea millefolium</i>	29,38	509,56	14970,87
<i>Acinos alpina</i>	205,16	1,81	371,34
<i>Aconitum napellus</i>	1,00	8,74	8,74
<i>Aconitum variegatum</i>	3,28	3,30	10,83
<i>Ajuga pyramidalis</i>	0,31	13,25	4,11
<i>Alchemilla</i> sp.	48,44	6,82	330,36
<i>Allium victorialis</i>	10,47	32,50	340,28
<i>Androsace obtusifolia</i>	0,31	2,71	0,84
<i>Antennaria dioica</i>	7,81	92,78 ¹	724,61
<i>Anthriscus sylvestris</i>	3,13	131,10	410,34
<i>Anthyllis vulneraria</i>	635,63	6,82	4335,00
<i>Arabis bellidifolia</i>	15,00	6,98	104,70
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	0,47	3,55	1,67
<i>Arnica montana</i>	53,13	80,80	4292,91
<i>Aster alpinus</i>	0,16	76,90	12,31
<i>Aster bellidiastrum</i>	41,41	82,10	3399,76
<i>Bartsia alpina</i>	5,16	3,26	16,82

¹ aus: FELDT (2008)....

Arten	Blüten/aggregationen 1000m ²	Einzelblüten Blüten/aggregation	Einzelblüten 1000m ²
<i>Biscutella laevigata</i>	169,53	15,55	2636,19
<i>Calluna vulgaris</i>	1369,38	9,57	13104,97
<i>Campanula barbata</i>	14,69	1,91	28,06
<i>Campanula scheuchzeri</i>	273,13	1,00	273,13
<i>Carduus defloratus</i>	31,88	104,18	3321,26
<i>Carlina acaulis</i>	3,75	42,09	157,84
<i>Carum carvi</i>	11,41	125,44	1431,27
<i>Cerastium alpinum</i>	1,56	1,00	1,56
<i>Cerastium fontanum</i>	11,09	1,00	11,09
<i>Chaerophyllum villarsii</i>	21,88	644	14090,72
<i>Crepis conyzifolia</i>	55,63	53,88	2997,34
<i>Crocus albiflorus</i>	16,56	1,00	16,56
<i>Dactylorhiza majalis</i>	0,16	20,20	3,20
<i>Daphne striata</i>	140,00	6,65	931,00
<i>Dianthus sylvestris</i>	5,94	1,00	5,94
<i>Erica carnea</i>	636,41	5,92	3767,55
<i>Erigeron alpinus</i>	0,16	73,00	11,68
<i>Erysimum sylvestre</i>	3,91	7,90	30,89
<i>Euphrasia rostkoviana</i>	115,94	1,60	185,50
<i>Galium anisophyllum</i>	600,00	2,37	1422,00
<i>Gentiana acaulis</i>	48,44	1,00	48,44
<i>Gentiana germanica</i>	4,45	2,27	10,10
<i>Gentiana verna</i>	3,75	1,20	4,50
<i>Geranium sylvaticum</i>	24,22	1,00	24,22
<i>Geum montanum</i>	165,31	1,00	165,31
<i>Gymnadenia conopsea</i>	32,50	11,10	360,75
<i>Gypsophila repens</i>	87,34	1,00	87,34
<i>Hedysarum hedysaroides</i>	12,50	3,67	45,88
<i>Helianthemum alpestre</i>	431,72	1,00	431,72
<i>Helianthemum nummularium</i>	117,19	1,00	117,19
<i>Heracleum sphondylium</i>	6,25	224,36	1402,25
<i>Hieracium murorum</i>	20,00	25,50	510,00
<i>Hieracium pilosella</i>	1,56	25,50 ²	39,78
<i>Hieracium villosum</i>	3,75	22,17	83,14
<i>Homogyne alpina</i>	5,31	33,80	179,48
<i>Hypericum maculatum</i>	6,09	1,83	11,14
<i>Hypochoeris uniflora</i>	9,53	220,00	2096,60
<i>Knautia longifolia</i>	1,88	64,81	121,84
<i>Lathyrus pratensis</i>	45,78	3,10	141,92
<i>Leontodon hispidus</i>	39,69	53,60	2127,38
<i>Leucanthemum vulgare</i>	9,84	158,33	1557,97
<i>Lilium martagon</i>	0,16	1,00	0,16
<i>Lotus corniculatus</i>	72,66	2,22	161,31
<i>Myosotis alpestris</i>	1716,41	3,76	6453,70
<i>Nigritella rhellicani</i>	14,06	57,20	804,23
<i>Oxytropis campestris</i>	12,81	7,40	94,79
<i>Parnassia palustris</i>	14,84	1,00	14,84
<i>Pedicularis foliosa</i>	8,13	12,00	97,56
<i>Pedicularis recutita</i>	3,44	24,40	83,94
<i>Pedicularis rostrato-capitata</i>	3,13	9,00	28,17
<i>Pedicularis tuberosa</i>	6,25	15,10	94,38
<i>Phyteuma orbiculare</i>	31,72	18,30	580,48
<i>Phyteuma persicifolium</i>	9,38	5,93	55,62
<i>Pinguicula alpina</i>	3,13	1,00	3,13
<i>Plantago media</i>	1,41	95,43	134,56
<i>Platanthera bifolia</i>	1,00	22,84	22,84

² erschlossen von *Hieracium pilosella*

Arten	Blüten/aggregationen 1000m ²	Einzelblüten Blüten/aggregation	Einzelblüten 1000m ²
<i>Polygala amara</i>	179,53	5,10	915,60
<i>Polygonum viviparum</i>	12,50	25,9	332,75
<i>Potentilla aurea</i>	897,66	1,00	897,66
<i>Potentilla erecta</i>	217,81	1,00	217,81
<i>Primula farinosa</i>	7,03	4,83	33,95
<i>Primula minima</i>	0,31	8,82	2,73
<i>Prunella vulgaris</i>	0,31	3,50	1,09
<i>Pulsatilla alpina</i>	21,56	1,00	21,56
<i>Pulsatilla vernalis</i>	10,16	1,00	10,16
<i>Ranunculus alpestris</i>	0,47	1,00	0,47
<i>Ranunculus montanus</i>	223,75	1,00	223,75
<i>Ranunculus nemorosus</i>	3713,13	1,00	3713,14
<i>Rhinanthus glacialis</i>	428,14	2,85	1220,16
<i>Salix breviserrata</i> ♀	8,59	84,60 ³	726,71
<i>Salix waldsteiniana</i> ♀	0,16	84,60	13,22
<i>Saxifraga paniculata</i>	2,19	13,25	28,98
<i>Scabiosa lucida</i>	183,28	38,71	7094,77
<i>Sempervivum montanum</i>	0,16	2,75	0,44
<i>Senecio doronicum</i>	28,44	101,75	2893,77
<i>Silene acaulis</i>	1,56	53,90	84,08
<i>Silene nutans</i>	61,41	1,00	61,41
<i>Silene vulgaris</i>	185,78	1,00	185,78
<i>Soldanella alpina</i>	8,28	1,77	14,66
<i>Solidago virgaurea</i>	35,00	114,05	3991,75
<i>Stellaria graminea</i>	4,69	1,00	4,69
<i>Taraxacum</i> sp.	1,00	94,20	94,20
<i>Thalictrum aquilegifolium</i>	1,00	8,50	8,50
<i>Thesium alpinum</i>	1,56	3,83	5,97
<i>Thymus praecox</i>	172,41	34,38	5927,46
<i>Tofieldia calyculata</i>	1,25	30,45	38,06
<i>Tragopogon pratensis</i>	0,47	58,60	27,54
<i>Traunsteinera globosa</i>	23,44	60,20	1411,09
<i>Trifolium badium</i>	1,72	26,50	45,58
<i>Trifolium montanum</i>	4,06	41,33	167,80
<i>Trifolium pratense</i>	138,44	20,70	2865,71
<i>Trifolium repens</i>	63,44	7,30	463,11
<i>Trollius europaeus</i>	283,13	1,00	283,13
<i>Tussilago farfara</i>	0,16	28,56	4,57
<i>Vaccinium myrtillus</i>	226,56	1,00	226,56
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	875,00	3,33	2913,75
<i>Veronica chamaedrys</i>	3,59	1,75	6,28
<i>Vicia sepium</i>	0,31	3,70	1,14
<i>Viola tricolor</i>	16,56	1,00	16,56

³ erschlossen von *Salix waldsteiniana* ♀

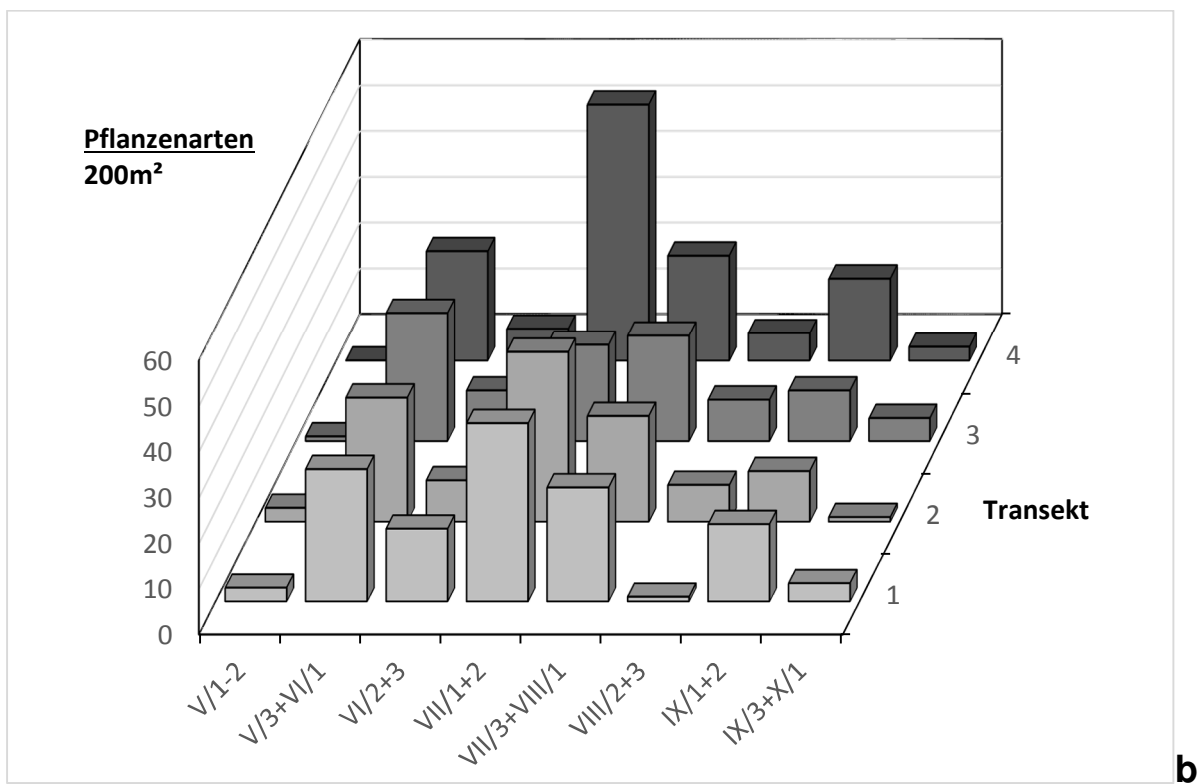
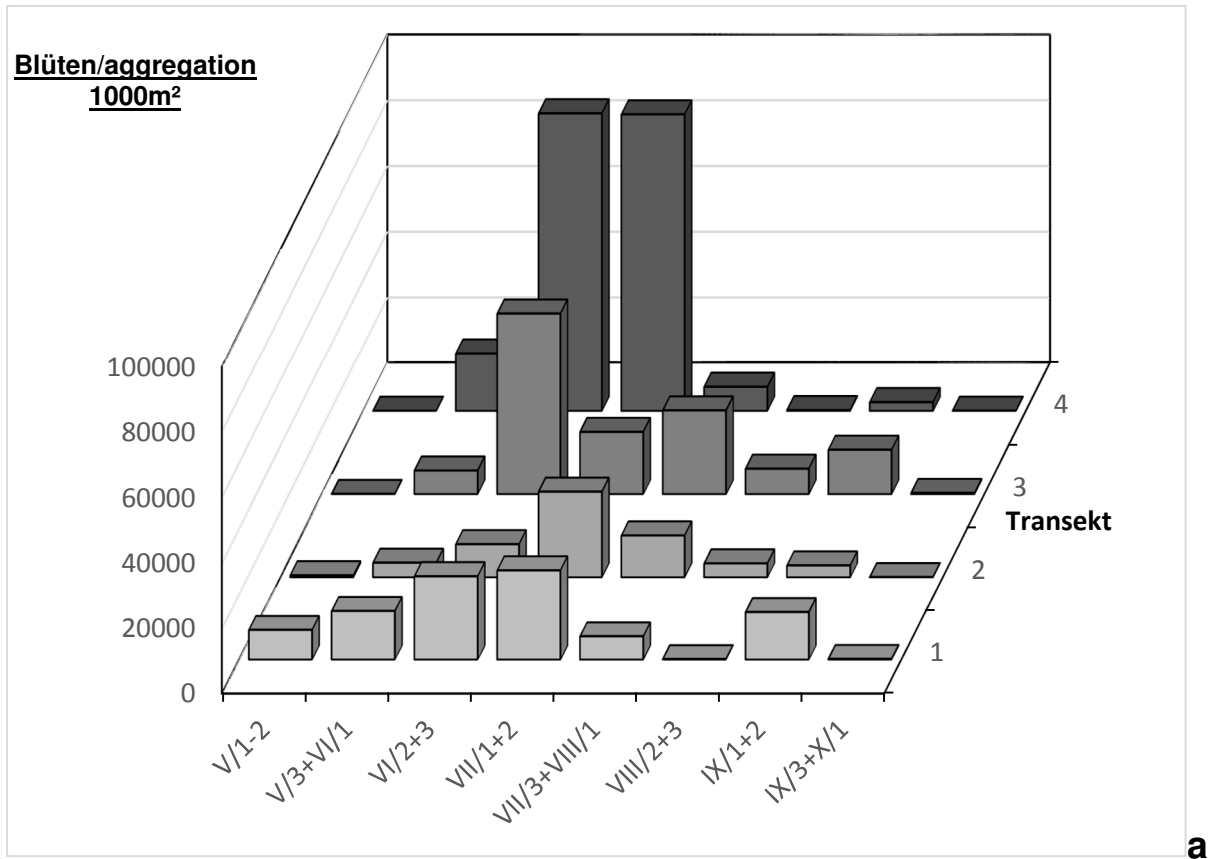


Abb. 2 Blütenangebote der einzelnen Transekte im Jahresverlauf

a: Angebot an Blüten/aggregationen

b: Blühende entomophile Pflanzenarten.

In allen Transekten zeigte das Blütenangebot einen Peak Ende Juni oder Anfang Juli (Abb. 2). Der mit Zwergsträuchern durchsetzte Transekt 1 zeigt den frühesten Blühbeginn mit der Massenblüte der Schneeheide *Erica carnea* und die Transekte 1 und 3 zeigten mit der späten Massenblüte der Besenheide *Calluna vulgaris* einen späten kleinen Peak des Blütenangebots. Der gemähte Transekt 4 zeigte den höchsten Peak und dann einen steilen Abfall des Blütenangebots, bedingt durch die teilweise Mahd.

Auf jedem Transekt wurden mehr als 60 blühende entomophile Pflanzenarten registriert (Abb. 3), von denen 30 Arten auf allen Transekten vorkamen. Der teilweise gemähte Transekt 4 hatte die meisten Pflanzenarten (21), die auf keinem anderen Transekt vorkamen. Von den 116 entomophilen Pflanzenarten wurden auf 67 (=57,8%) Blütenbesucher registriert, zusätzlich fraßen drei Syrphiden auch Pollen von Süßgräsern.

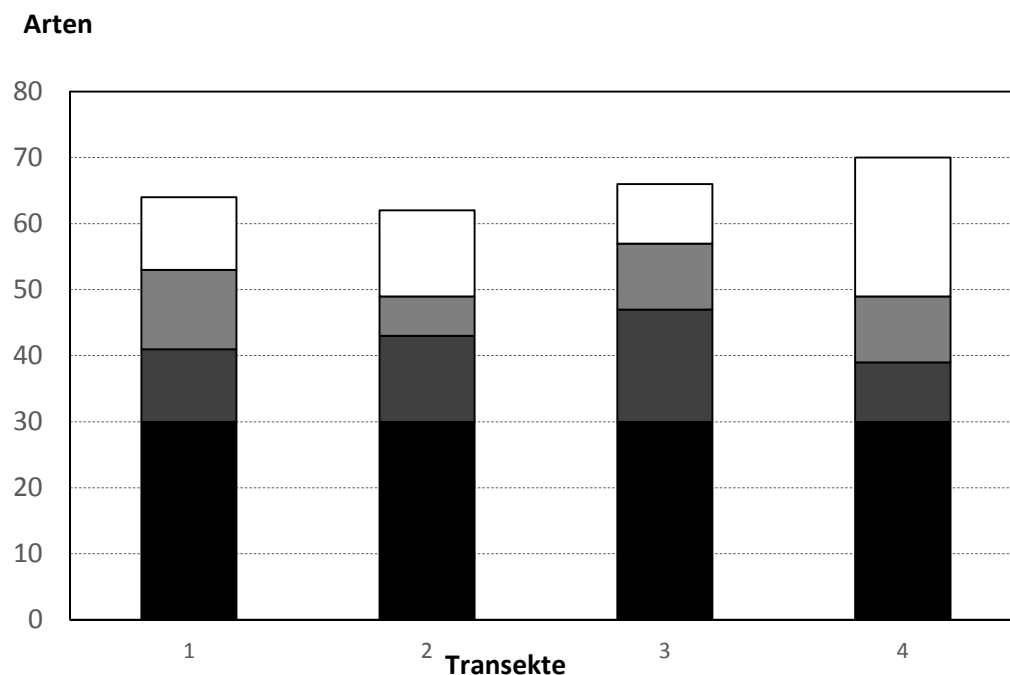


Abb. 3 Anzahl der entomophilen Pflanzenarten in den einzelnen Transekten, die sie mit den drei übrigen Transekten (schwarzer Säulenteil), mit zwei Transekten (dunkelgrau), und mit einem anderen Transekt gemeinsam haben (hellgrau). Der weiße Säulenteil stellt die Arten dar, die nur in diesem Transekt nachgewiesen wurden.

Blütenbesuche

Von den 2064 an Blüten beobachteten Tieren waren von 84 keine Beobachtungen zur Aktivität verfügbar. Von den 1980 Tieren mit Beobachtungen zur Aktivität entnahmen 396 weder Ressourcen noch waren sie potenzielle Pollenüberträger. Sie waren inaktiv und die meisten sonnten sich oder ruhten. Sie wurden von den folgenden Analysen ausgenommen.

Von den verbleibenden 1584 Tieren bewegten sich 55 in den Blüten ohne aktiv Ressourcen zu entnehmen (kopulierend, eilegend, laufend, markierend oder Blütenteile fressend, wie einige Käfer).

Unter den 1529 Ressourcen entnehmenden Tieren fraßen oder sammelten 789 Pollen, 680 konsumierten oder sammelten Nektar und 35 Tiere (ausschließlich Bienen) sammelten Nektar und Pollen. Von 25 Tieren war die Datenlage unsicher.

65% (994 Individuen) aller aktiven Blütenbesucher waren Dipteren, 14,1% (216 Individuen) Hymenopteren, 17,6% (279 Individuen) Schmetterlinge und 4,7% (73 Individuen) andere Besucher, darunter zum Großteil Käfer (Tab 3 und 4).

Tab. 3 Anzahl der auf Blüten beobachteten Insektenarten verschiedener Ordnungen

Ordnung	Arten	Familie	Arten
Coleoptera	10	diverse spp..	3
		Cantharidae	1
		Cerambycidae	2
		Chrysomelidae	1
		Curculionidae	1
		Elateridae	1
		Nitidulidae	1
Dermaptera	1	Forficulidae	1
Diptera	64	diverse spp.	1
		Anthomyiidae	12
		Bibionidae	2
		Empididae	2
		Muscidae	15
		Nematocera	1
		Sepsidae	1
		Syrphidae	28
		Tachinidae	1
		Tephritidae	1
Ordnung	Arten	Familie	Arten
Hymenoptera	32	Apidae	20
		Cephidae	1
		Chalcididae	1
		Chrysididae	1
		Formicidae	1
		Ichneumonidae	1
		Proctotrupidae	1
		Tenthredinidae	6
Lepidoptera	32	Crambidae	2
		Geometridae	3
		Hesperiidae	3
		Lycaenidae	6
		Micropterygidae	1
		Noctuidae	4
		Nymphalidae	8
		Pieridae	1
		Satyridae	1
		Sphingidae	1
		Zygaenidae	2

Tab. 4 Blütenbesuche durch die einzelnen Besuchergruppen

Arten	Hymenoptera			Diptera				Lepidoptera						Andere	Summe
	Apidae		übrige Hymenopteren	Syrphidae	Empididae	Muscidae/Anthom.	Übrige Dipteren	Papilionoidea	Hesperiidae	Zygaenidae	Micropterygidae	Noctuidae	übrige		
	Bombus spp.	übrige Apidae													
Achillea millefolium				4		47	5	4					1	4	65
Acinos alpina	1														1
Aconitum variegatum	1														1
Allium victorialis	1					66	28					1	1	1	98
Anthyllis vulneraria	6							3				1	3		13
Arabis bellidifolia								1							1
Arctostaphylos uva-ursi	1														1
Arnica montana				2	3	6		4				2	1	1	19
Aster bellidiastrum				2											2
Biscutella laevigata		1		17	7	10	2	4				1	1	2	45
Calluna vulgaris	78	1		1				15				1	2		98
Campanula barbata						2									2
Campanula scheuchzeri	20			4		10									34
Carduus defloratus	5					1		1				2	2		11
Carlina acaulis	4							1							5
Carum carvi						2									2
Chaerophyllum villarsii						21	4							5	30
Crepis conyzifolia				8		87		1						1	97
Crocus albiflorus	2														2
Daphne striata								3							3
Dianthus sylvestris						1									1
Erica carnea	3	4				1	1	2							11
Erysimum sylvestre				1											1
Euphrasia rostkoviana	1			1											2
Gentiana germanica				1											1
Geranium sylvaticum						14	1	1						3	19
Geum montanum			7	39		7	2							2	57
Gypsophila repens				1			2								3
Helianthemum alpestre				3		3						1		5	12
Helianthemum nummularium		2		3		18						13		5	41
Heracleum sphondylium			1			20								4	25
Hieracium murorum						4	1								5
Hieracium pilosella				1											1
Hieracium villosum	1	1				2									4
Homogyne alpina				3				6					1		10
Hypericum maculatum				1											1
Hypochoeris uniflora						2	1								3

Arten	Hymenoptera			Diptera				Lepidoptera						Andere	Summe
	Apidae		übrige Hymenopteren	Syrphidae	Empididae	Muscidae/Anthom.	Übrige Dipteren	Papilionoidea	Hesperiidae	Zygaenidae	Micropterygidae	Noctuidae	übrige		
	Bombus spp.	übrige Apidae													
<i>Knautia longifolia</i>	1			1	1	1		2				3		1	10
<i>Leontodon hispidus</i>		4				40	6	2						1	53
<i>Leucanthemum vulgare</i>				2		11	3	1					1		18
<i>Myosotis alpestris</i>				2	1		1	3	1			2			10
<i>Oxytropis campestris</i>	1														1
<i>Parnassia palustris</i>						8									8
<i>Pedicularis rostrato-capitata</i>	1														1
<i>Pedicularis tuberosa</i>	1														1
<i>Phyteuma orbiculare</i>	1					2				2					5
<i>Plantago media</i>				3											3
<i>Poaceae</i> sp.				3											3
<i>Polygonum viviparum</i>												1			1
<i>Potentilla aurea</i>		1	17	45		24	1	3						7	98
<i>Potentilla erecta</i>						1									1
<i>Pulsatilla alpina</i>				14			3							1	18
<i>Pulsatilla vernalis</i>	2		27											1	30
<i>Ranunculus montanus</i>		4	9	91		56		1					1	15	177
<i>Ranunculus nemorosus</i>		4	1	17		101	1	8				8	1	11	152
<i>Rhinanthus glacialis</i>	17					1		1							19
<i>Salix waldsteiniana</i> ♀	1														1
<i>Scabiosa lucida</i>	40			18	3	9	3	18	4	10		8	9	2	124
<i>Senecio doronicum</i>						1									1
<i>Silene vulgaris</i>						7	1								8
<i>Solidago virgaurea</i>	2		1	2		23		6				1	2		37
<i>Taraxacum officinale</i>		1													1
<i>Tofieldia calyculata</i>													1		1
<i>Trifolium badium</i>								1							1
<i>Trifolium pratense</i>	2						1	1							4
<i>Trollius europaeus</i>						10	3							1	14
<i>Veronica chamaedrys</i>								1							1
Summe	193	23	63	289	15	619	71	94	5	12	14	31	27	73	1529
	279			994				183						73	

Während Dipteren ihr Abundanzmaximum zum Zeitpunkt des Maximums des Blütenangebots zeigten (Abb. 4a) lag das Abundanzmaximum der Schmetterlinge später. Die Hymenopteren, überwiegend durch Hummeln vertreten, zeigten einen zweigipfligen Abundanzverlauf. Nach

einem Frühjahrspeak durch die überwinterten Königinnen - zum Beginn der Blühsaison waren sie fast die einzigen Blütenbesucher (Abb. 4b) - kam ein Abundanzeinbruch und ein langsamer Anstieg zum zweiten Peak ab dem Spätsommer. Im Herbst stellen die Hummeln dann wieder den Hauptteil aller Blütenbesucher.

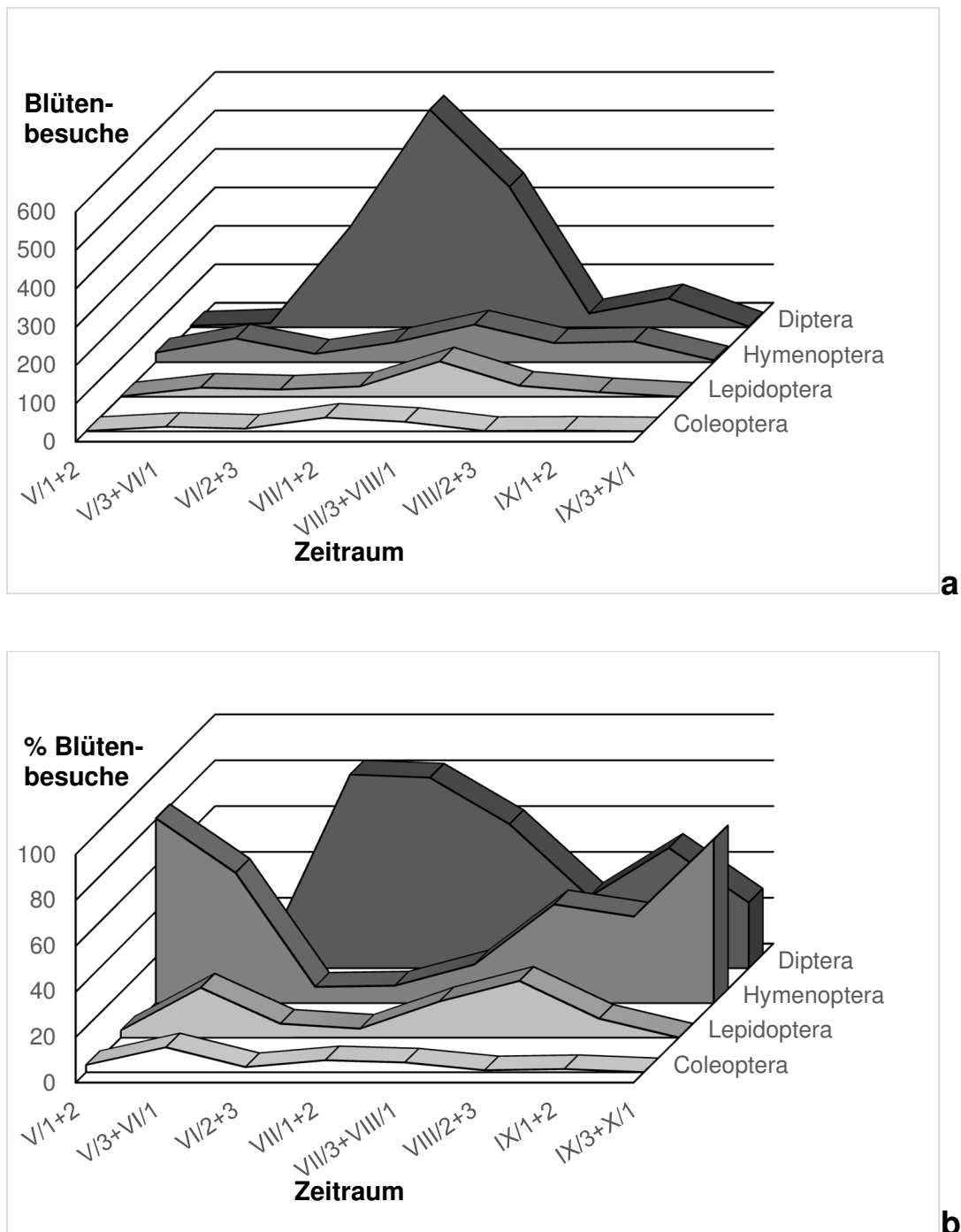


Abb. 4. Häufigkeit der einzelnen Blütenbesuchergruppen im Jahresverlauf.
a: Individuen, b: Anteil an allen Besuchergruppen eines Zeitraums.

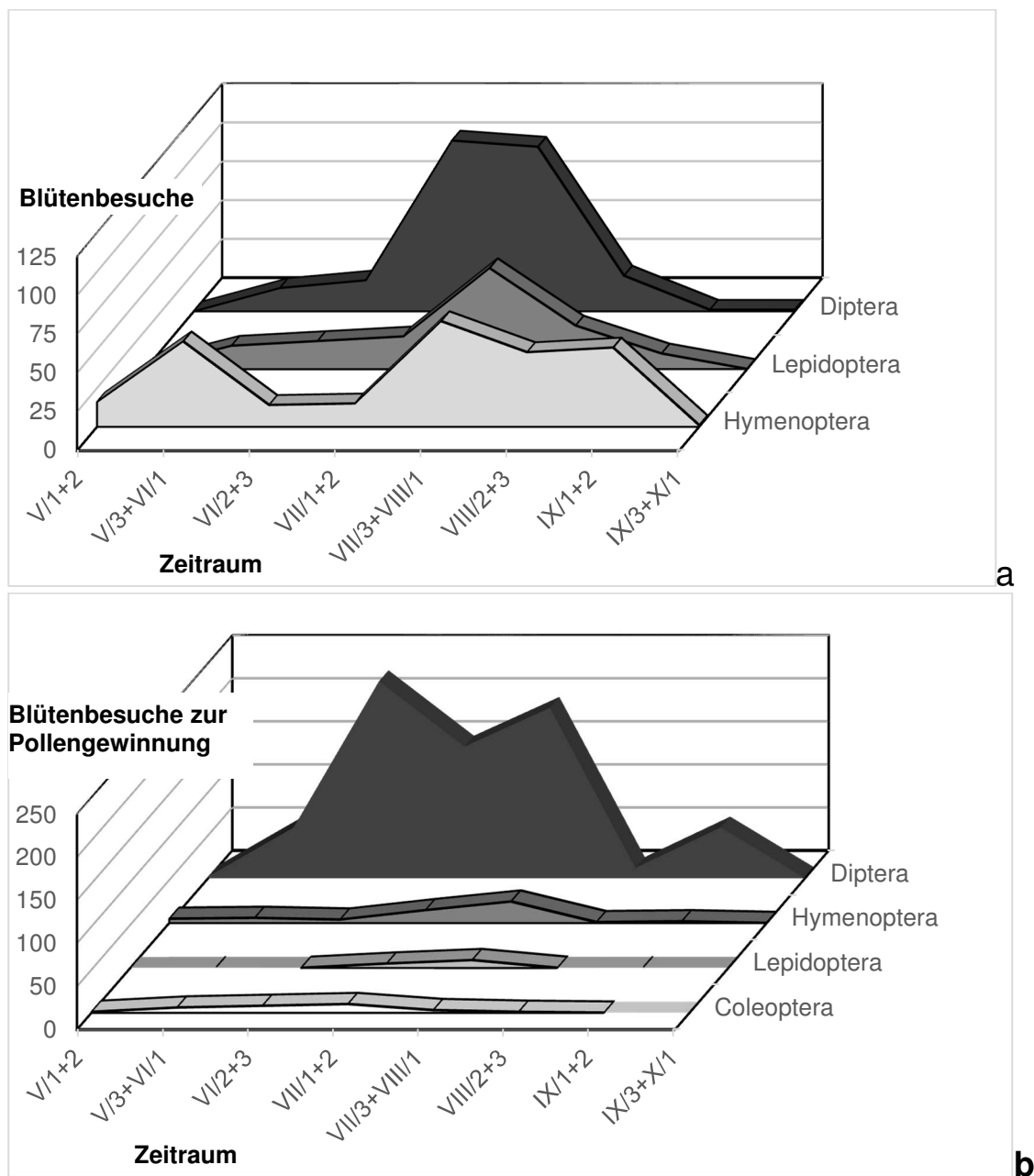


Abb. 5 Blütenbesuche für Nektar (a) und Pollen (b) durch verschiedene Besuchergruppen im Jahresverlauf.

Während bei der Nektarnutzung die Anteile der Hymenopteren, Dipteren und Lepidopteren im Jahresmittel ähnlich hoch waren, aber im Jahresverlauf deutlich schwankten, dominierten bei der Pollennutzung während der gesamten Blühsaison die Dipteren (Tab. 5). Über 85% aller Blütenbesuche zum Pollenerwerb und 47,2% aller insgesamt registrierten Blütenbesuche entfielen auf pollenfressende Fliegen! Pollensammelnde oder -fressende Hymenopteren stellten demgegenüber mit 6,9% einen nur kleinen Anteil der beobachteten Tiere.

Tab. 5 Blütenbesuche zur Nektar- und Pollengewinnung durch die verschiedenen Blütenbesuchergruppen.

Blütenbesucher	Blütenbesuche zur Pollengewinnung		Blütenbesuche zur Nektargewinnung	
	Anzahl	%	Anzahl	%
Diptera	711	87,5	276	39,3
Hymenoptera	56	6,9	263	37,5
Lepidoptera	14	1,7	158	22,5
Andere	32	4,0	5	0,7

Nektar – Angebot und von Besuchern genutztes Spektrum

Das Nektarangebot der untersuchten Wiesen hatte einen einzigen hohen Peak Mitte – Ende Jun (Abb. 6). Bis Anfang August waren Arten mit hohem nectar standing crop (schwarze Fläche), solche mit mittlerem (dunkelgrau) und nektarlose Pollenblumen (weiße Fläche, z.B. *Helianthemum spp*, *Thalictrum aquilegifolium*, *Traunsteinera globosa*...) im Blütenspektrum vertreten. Im Herbst wurden sie alle durch Blüten mit niedrigem nectar standing crop (insbesondere *Calluna vulgaris*) abgelöst.

Um das Nektarangebot pro 1000m² zu errechnen, wurden die Daten des Blütenangebots mit den Tagesmitteln des nectar standing crops pro Blüten/aggregation für die einzelnen Pflanzenarten multipliziert. Sowohl das gesamte Nektarangebot mit zugänglichen wie auch mit abgedeckten Blüten zeigte einen Peak im Juni (Abb. 7). Dieser entsprach dem Peak des Blütenangebots (Abb. 6). Das Saccharoseangebot pro 1000m² betrug über einen Großteil der Blühsaison 1-3g pro 1000m², wovon grob ca. die Hälfte von Blütenbesuchern entnommen wurde. Es ist nicht möglich, die tägliche „Ernte“ zu errechnen, so lange man die Produktionsraten des Nektars nicht kennt (s. Diskussion). Die punktierte Linie in Abb. 7 zeigt, dass die Abundanz der Nektar ausbeutenden Blütenbesucher einen späteren Peak zeigt als das Nektarangebot, dass ihr Einfluss auf den nectar standing crop also im Lauf des Jahres steigen sollte. Dies spiegelt sich im Verhältnis des Nektarangebots abgeschirmter und zugänglicher Blüten nicht wider.

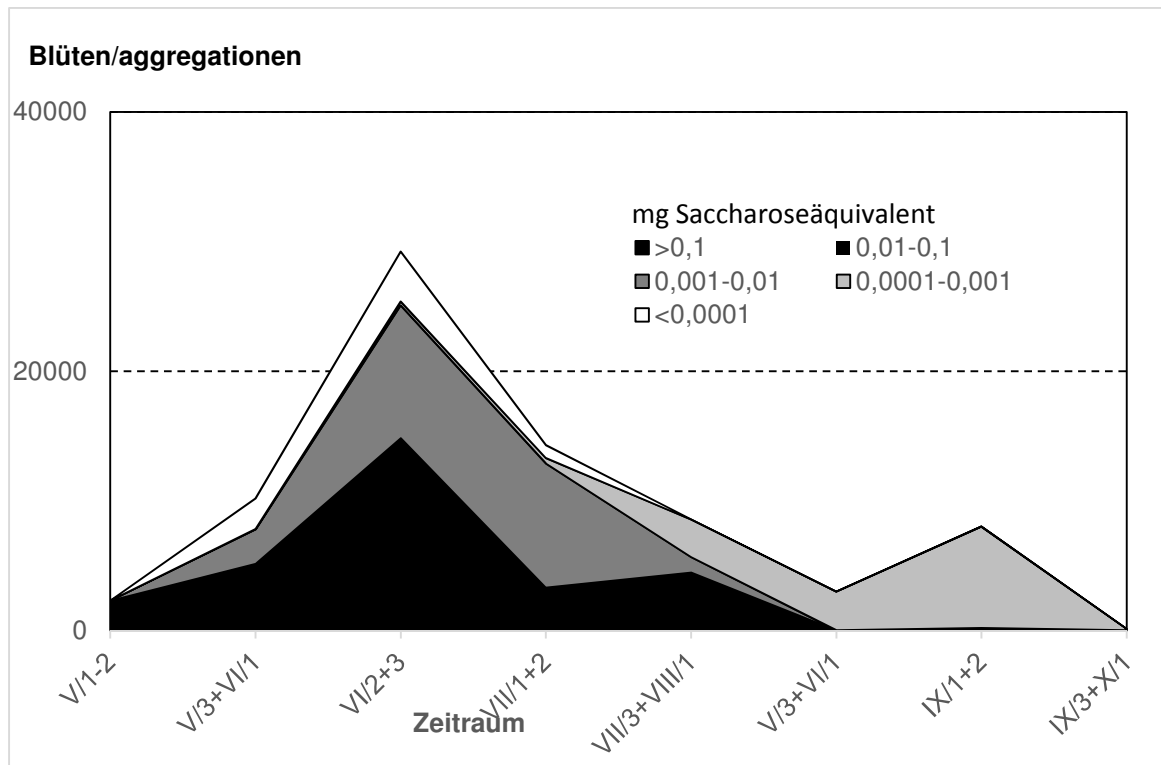


Abb. 6 Anzahl der Blüten und Blütenaggregationen mit verschieden hohem Nektarzuckergehalt.

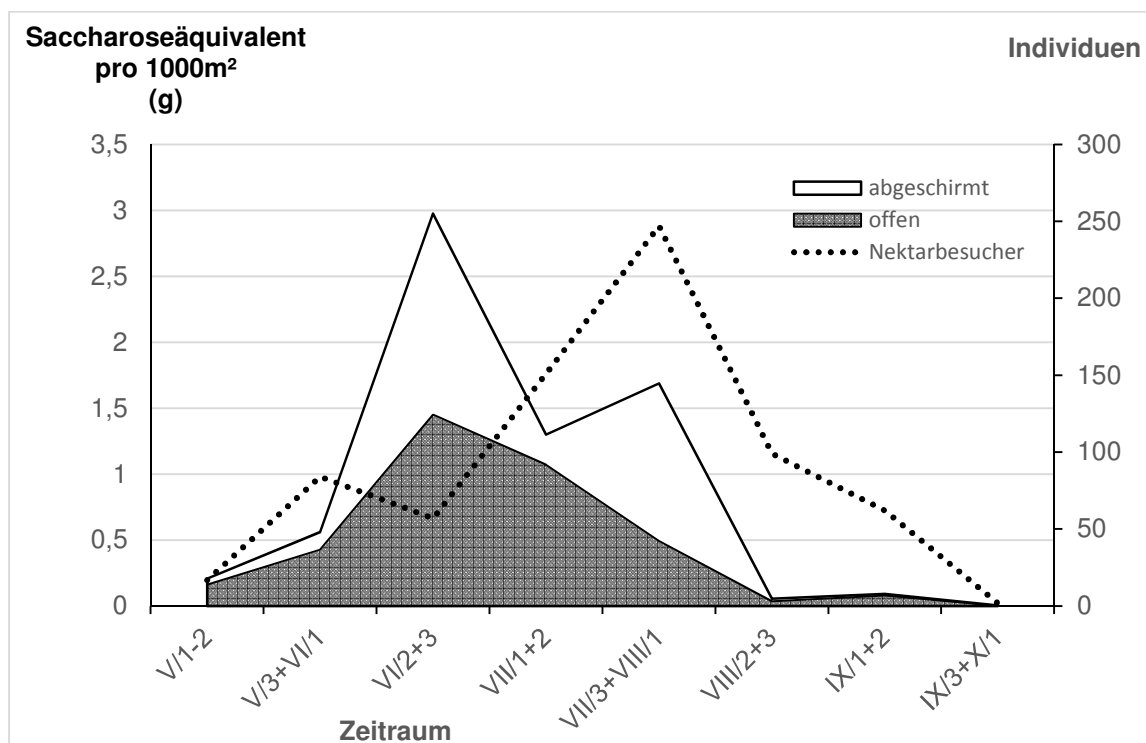


Abb. 7 Nektarzuckergehalt pro 1000m² bei zugänglichen (graue Fläche) und abgeschirmten Blüten (weiße Fläche). Dargestellt sind die Tagesmittelwerte. Die punktierte Linie (y-Achse 2) stellt die Zahl der Blütenbesucher im Jahresverlauf dar.

Auf Ebene der Einzelblüte zeigt sich im Verlauf der Blühsaison eine hoch signifikante Zunahme des Anteils von Blüten mit niedrigem Nektarangebot (Abb. 8, χ^2 -Vierfeldertest: Anteil der Einzelblüten mit Saccharoseäquivalent $\geq 0,01\text{mg}$ bzw. $< 0,01\text{mg}$ vor bzw. nach dem 20.7. $\chi^2=24355$, $p<0,01$). Das kann einerseits dadurch verursacht sein, dass der Anteil von Blütenständen mit vielen kleinen Blüten im Lauf der Blühsaison massiv zunimmt. Dafür fanden sich Hinweise (Abb. 9). Andererseits kann der nectar standing crop von Blüten im Lauf der Blühsaison abnehmen. Ein bezeichnendes Beispiel dafür sind die beiden Ericaceen, die den Beginn und das Ende der Blühsaison markieren und die beide eine Massenblüte mit in Ausmaß und Blütenanzahl je Aggregation ähnlichen Blütenständen zeigen: Die früh blühende Schneeheide *Erica carnea* hatte ein über 20x so hohes Nektarangebot wie die im Herbst blühende Besenheide *Calluna vulgaris* und zwar sowohl bei abgeschirmten wie bei zugänglichen Blüten. Der Einfluss des Blütenbesuchs auf den Nectar standing crop war bei beiden eher niedrig.

	abgeschirmte Blüten	zugängliche Blüten
<i>Erica carnea</i>	0,01529	0,01201
<i>Calluna vulgaris</i>	0,00063	0,00055

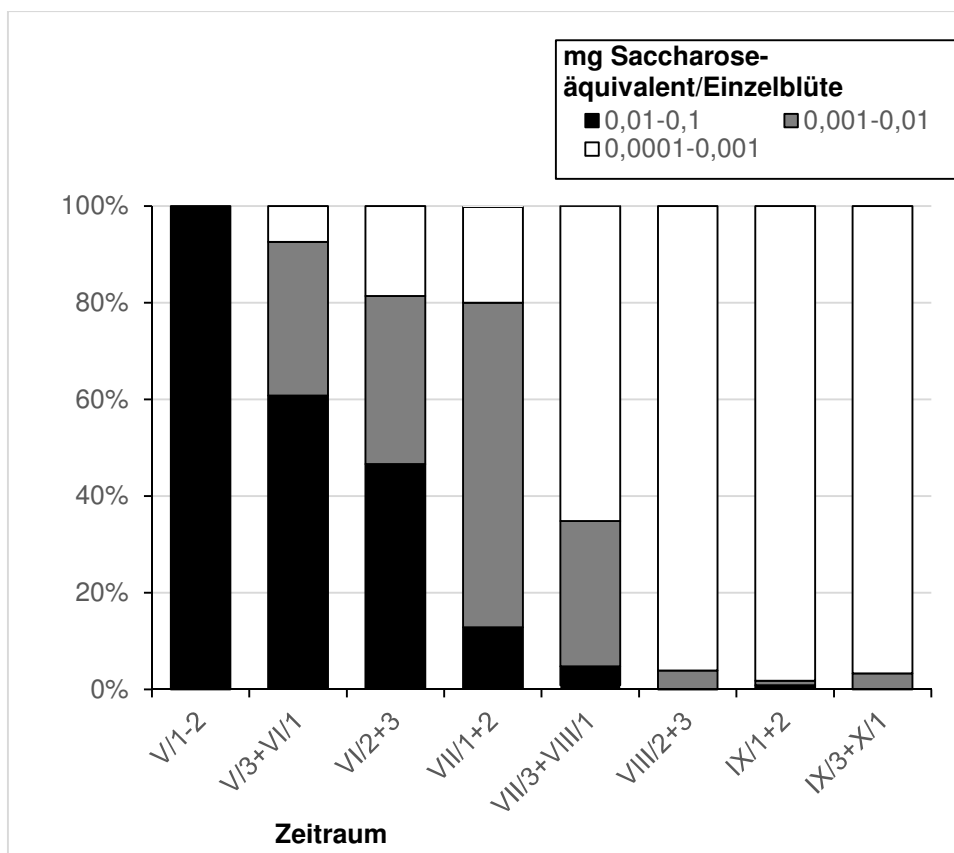


Abb. 8 Anteil von Blüten mit hohem (schwarzer Säulenteil), mittlerem (grau) und niedrigem Nektarzuckerangebot im Verlauf der Blühsaison.

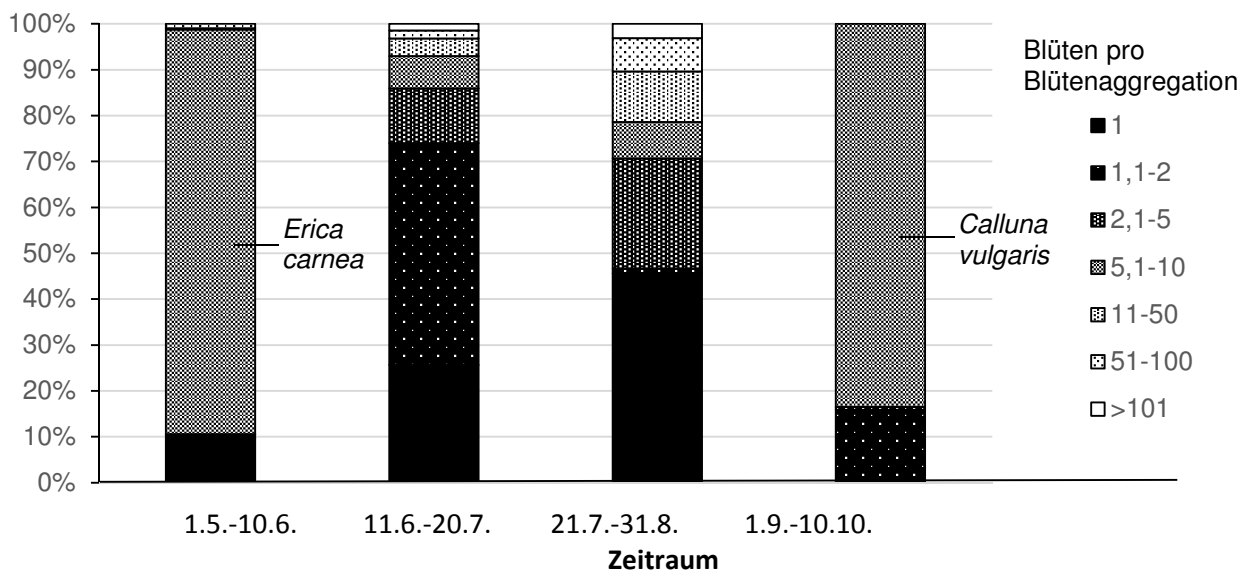


Abb. 9 Anteil von Blütenaggregationen mit verschiedenen vielen Einzelblüten im Verlauf der Blühsaison.

Abb. 10 zeigt das Nektarangebot pro Blüten/aggregation und pro Einzelblüte im Lauf der Blühsaison. Während auf Ebene der Blüteaggregation keine eindeutige Veränderung mit fortschreitender Blühsaison feststellbar ist, ist die Abnahme des Nektarangebots pro Einzelblüte eindeutig. Eine ANOVA ergab keine signifikanten Unterschiede im Nektarangebot der von Bienen, Dipteren und Schmetterlingen besuchten Einzelblüten (Abb. 11, 12) oder Blüten/aggregationen. Bei nicht in Infloreszenzen organisierten Einzelblüten (Abb. 11, x-Achsenwert = 0) nutzten Bienen Arten mit einem ca. 10-fach höheren Nektargehalt. Bei Blütenaggregationen dagegen zeigte sich kein Unterschied zwischen Fliegen, Bienen und Schmetterlingen. Beide nutzten Blüten bzw. Blütenaggregationen mit einem Nectar standing crop von 0,01 bis 0,1mg pro Blüten/aggregation. Ein starker Peak der Nektarbesuche von Hummeln entfiel mit *Calluna vulgaris* sogar auf eine Pflanzenart, die weniger Nektarzucker anbot als die meisten von Fliegen genutzten Blüten. Allerdings stand gegen Ende ihres späten Abundanzmaximums (s. Abb. 5a) den Hummeln nur mehr ein eingeschränktes Blütenangebot mit niedrigem Nectar standing crop zur Verfügung.

Bienen nutzen bevorzugt blütenarme Aggregationen mit maximal 10 Blüten pro Aggregation, Fliegen und auch Schmetterlinge dagegen solche mit deutlich mehr als 10 Einzelblüten. (ANOVA. $F = 2,721$, $p = 0,023^*$).

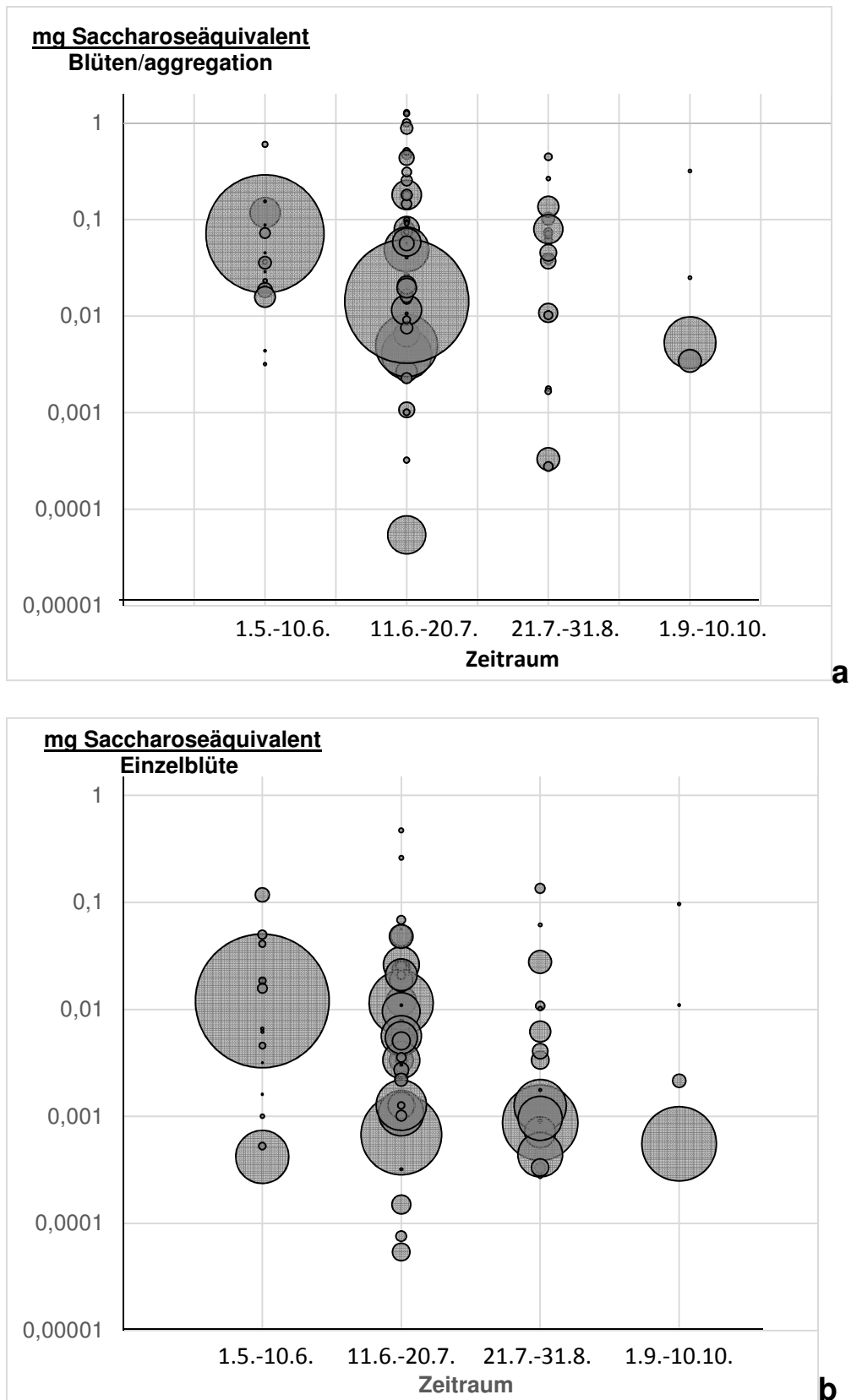


Abb. 10 Häufigkeit von Blüten mit verschieden hohem Nectar standing crop im Verlauf der Blühsaison. a: Nectar standing crop von Blüten und Blütenaggregationen;
b: Nectar standing crop von Einzelblüten.
Die Größe der Blasen steht für die Häufigkeit der betreffenden Pflanzenart.

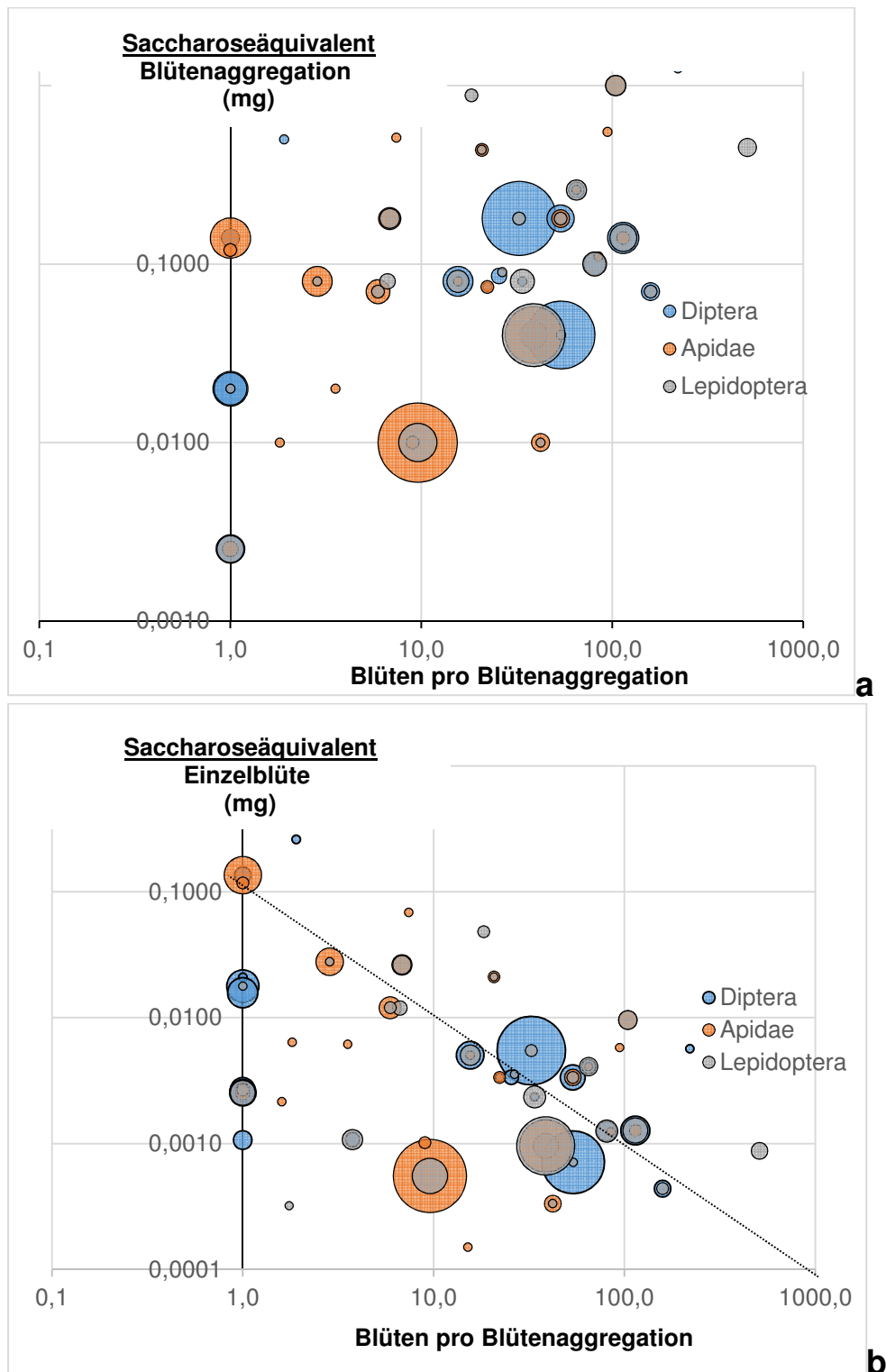


Abb. 11 Von Nektar saugenden Bienen (Apidae), Fliegen und Mücken (Diptera) und Schmetterlingen (Lepidoptera) genutzte Segmente des Nektarangebots. Die Größe der Blasen steht für die Anzahl der Blütenbesuche. Entlang der strichlierten Linie in Diagramm b ist das Nektarangebot einer Blütenaggregation mit verschiedenen vielen Einzelblüten in Summe gleich hoch.

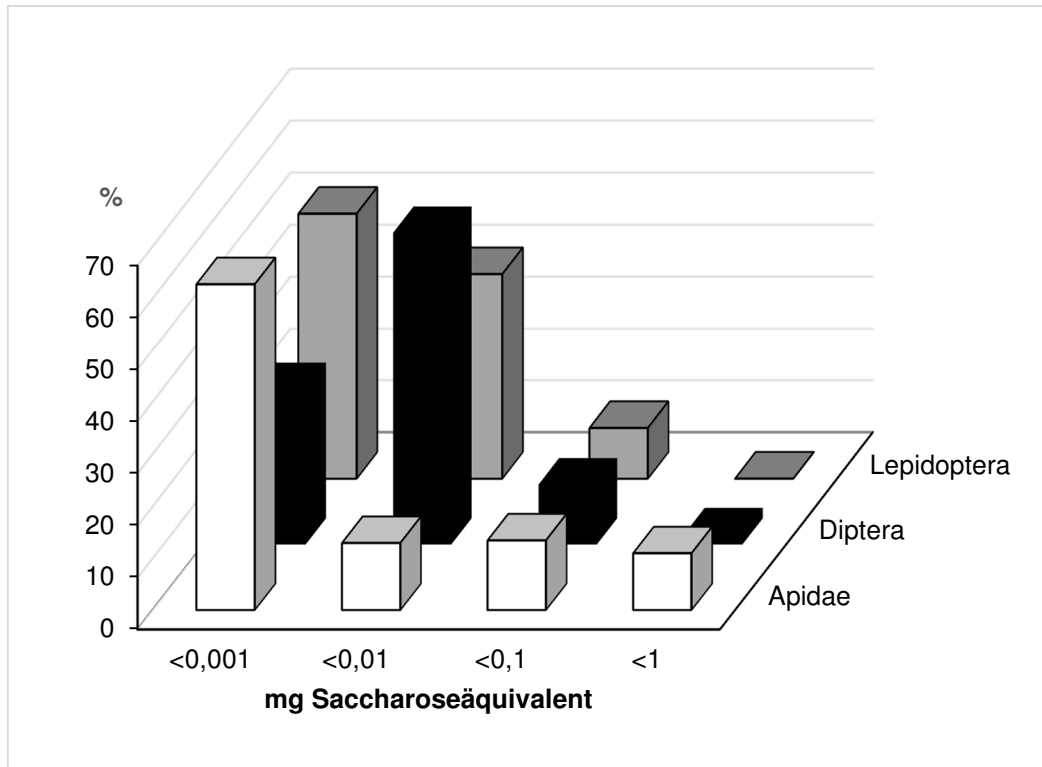


Abb. 12 Anteil der Häufigkeitsklassen des Pollenangebots pro Einzelblüte und Anteil dieser Häufigkeitsklassen an den Blütenbesuchen zum Pollenerwerb von Fliegen, Schmetterlingen und Bienen.

Pollen – Angebot und von Besuchern genutztes Spektrum

Das Pollenangebot zeigte denselben eingipfligen Verlauf (Abb. 13) in der Blühsaison wie das Blüten- und das Nektarangebot. Allerdings war während der gesamten Blühsaison ein relativ stabiles Sockelangebot von pollenreichen Blüten/aggregationen vorhanden. Es kam also zu keiner Ersetzung pollenreicher durch pollenarme Blüten im Jahresverlauf wie beim Nektar (Abb. 6 und 8). Auch auf Ebene der Einzelblüten zeigte sich dieses stabile Verteilungsmuster des Pollenangebots pro Blüte bei freilich stark sinkendem Gesamtpollenangebot ab Mitte August (Abb. 14).

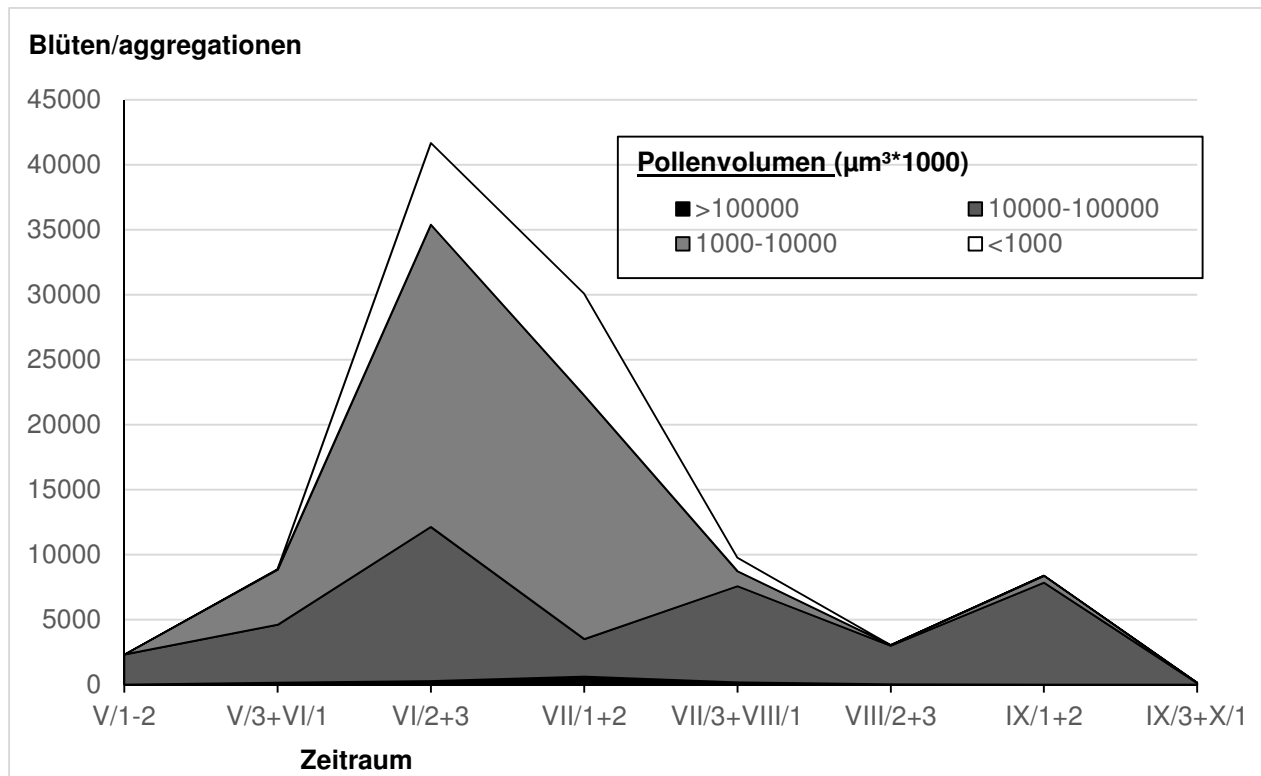


Abb. 13 Anzahl der Blüten/aggregationen mit verschieden hohem Pollenangebot im Verlauf der Blühsaison.

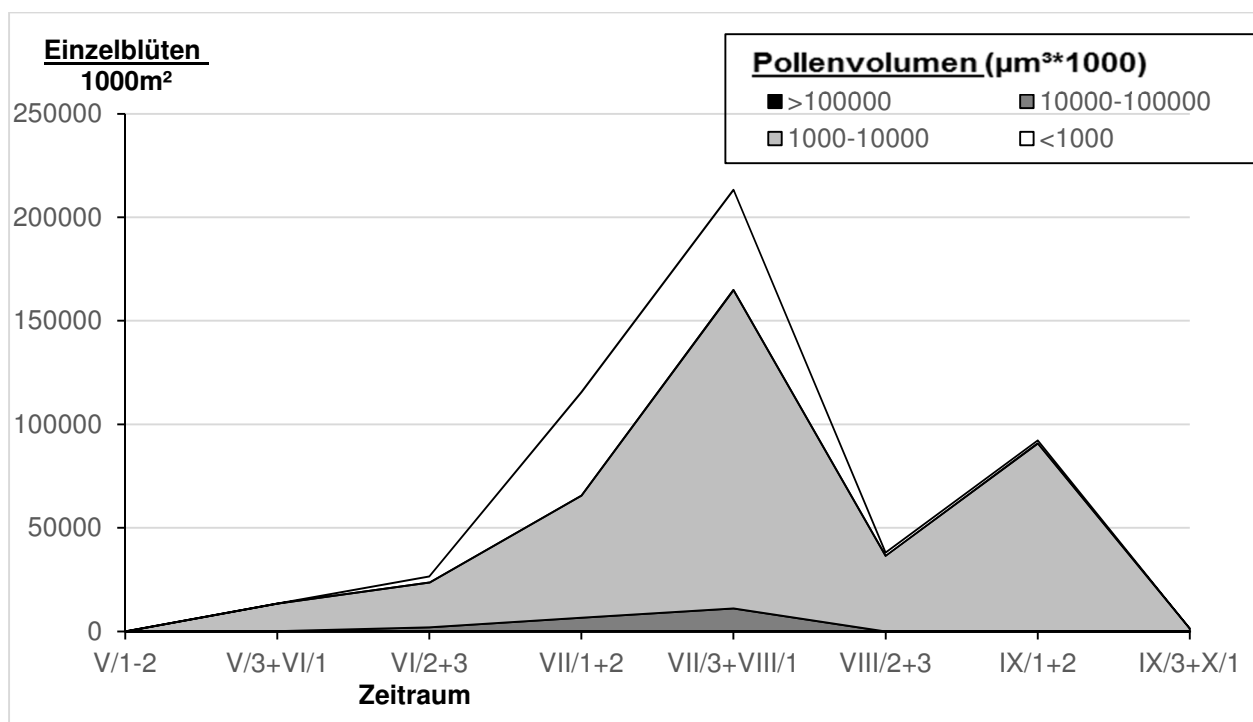


Abb. 14 Anzahl der Einzelblüten mit verschieden hohem Pollenangebot im Verlauf der Blühsaison.

Die Höhe des Pollenangebots pro Blüten/aggregation zeigte ein deutlich zweigipfliges Verteilungsmuster (Abb.15): 57,5% aller Pflanzen lieferten weniger als $0,02\text{mm}^3$ ($=20.000.000\mu\text{m}^3$), und 25,7% zwischen $0,05$ und $0,06\mu\text{m}^3$ pro Blüten/aggregation.

Die Größe des Nektar- und Pollenangebots der Blüten/aggregationen korrelierten signifikant (Pearson, $r = 0,8612$ $n = 41$ $p < 0,01$).

Eine ANOVA ergab keine signifikanten Unterschiede im Pollenangebot der von Dipteren, Hymenopteren und Lepidopteren (*Micropteryx* spp.) für den Pollenerwerb besuchten Blüten. Doch gab es einen signifikanten Unterschied in der Nutzung der verschiedenen Pollenhäufigkeitsklassen durch Bienen, *Micropteryx* spp. und Dipteren. Bienen präferierten die pollenreicheren Blüten, während die Dipteren bevorzugt an pollenarmen Blüten fraßen (χ^2 -Test, $\chi^2 = 35,059$ $p < 0,001^{***}$). Unter den Schmetterlingen fressen nur die sehr ursprünglichen Micropterygidae, die als einzige Schmetterlinge noch Mandibeln besitzen, Pollen. Sie nutzten im Untersuchungsgebiet nur *Helianthemum alpestre* und *H. nummularium*, z.T. aber in bedeutender Dichte.

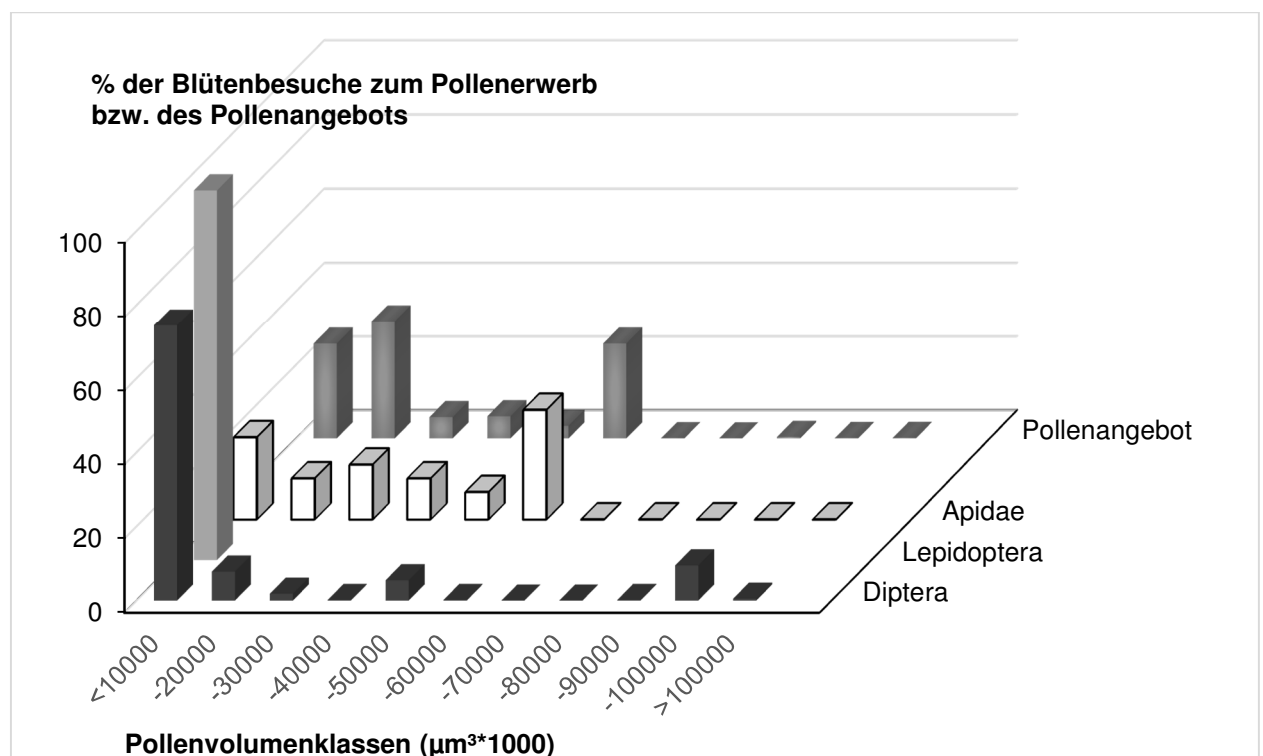


Abb. 15 Anteil der Häufigkeitsklassen des Pollenangebots pro Blütenaggregation und Anteil dieser Häufigkeitsklassen an den Blütenbesuchen zum Pollenerwerb von Fliegen, Schmetterlingen (*Micropteryx* sp.) und Bienen.

Blütenfarben - Angebot und von Besuchern genutztes Spektrum

Im Blütenspektrum der untersuchten Wiesen überwogen mengenmäßig eindeutig die UV+Grün+Rot (Bienenspektrum [BS]: UV+Grün) - reflektierenden Blüten, gefolgt von den Blau+Rot (BS: Blau) reflektierenden und den Grün+Rot (BS: Grün) reflektierenden. UV+Blau+Rot (BS: UV+Blau) sowie Rot ohne Blauanteil reflektierende Blüten traten nur in geringer Häufigkeit auf. Letztere führen im Bienenauge zu keiner Erregung, erscheinen also schwarz.

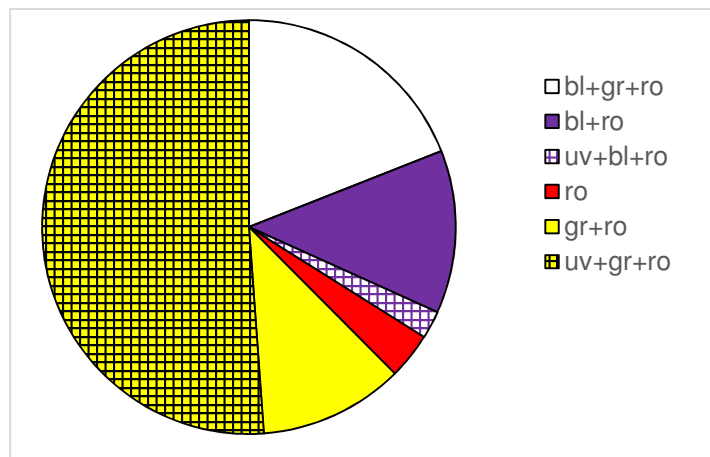


Abb. 16 Verteilung der Blütenfarben des gesamten Blütenangebots.

gr = Grün, ro = Rot; bl = Blau, uv = UV.

Zur Zeit des Blühmaximums kam es zu einer intensiven Blühwelle von Blüten mit UV+Grün+Rot-Reflexion (BS: UV+Grün) (Abb. 17). Der Anteil Blau+Rot (BS: Blau) reflektierender Blüten nahm im Verlauf der Blühsaison sukzessive zugunsten UV+Grün+Rot-reflektierender ab (BS: UV+Grün), die ab dem zweiten Augustdrittel den überwiegenden Anteil des Blütenangebots stellten (Abb. 18).

Im Vergleich zum Blütenangebot nutzten Dipteren UV+Grün+Rot sowie Grün+Rot reflektierende Blüten leicht überproportional, Blau+Rot reflektierende leicht unterproportional. Bienen und Schmetterlinge dagegen nutzten Blau+Rot (BS: Blau) reflektierende Blüten deutlich überproportional, Gelbe Blüten mit oder ohne UV-Anteil wurden dagegen unterproportional besucht (Abb. 19).

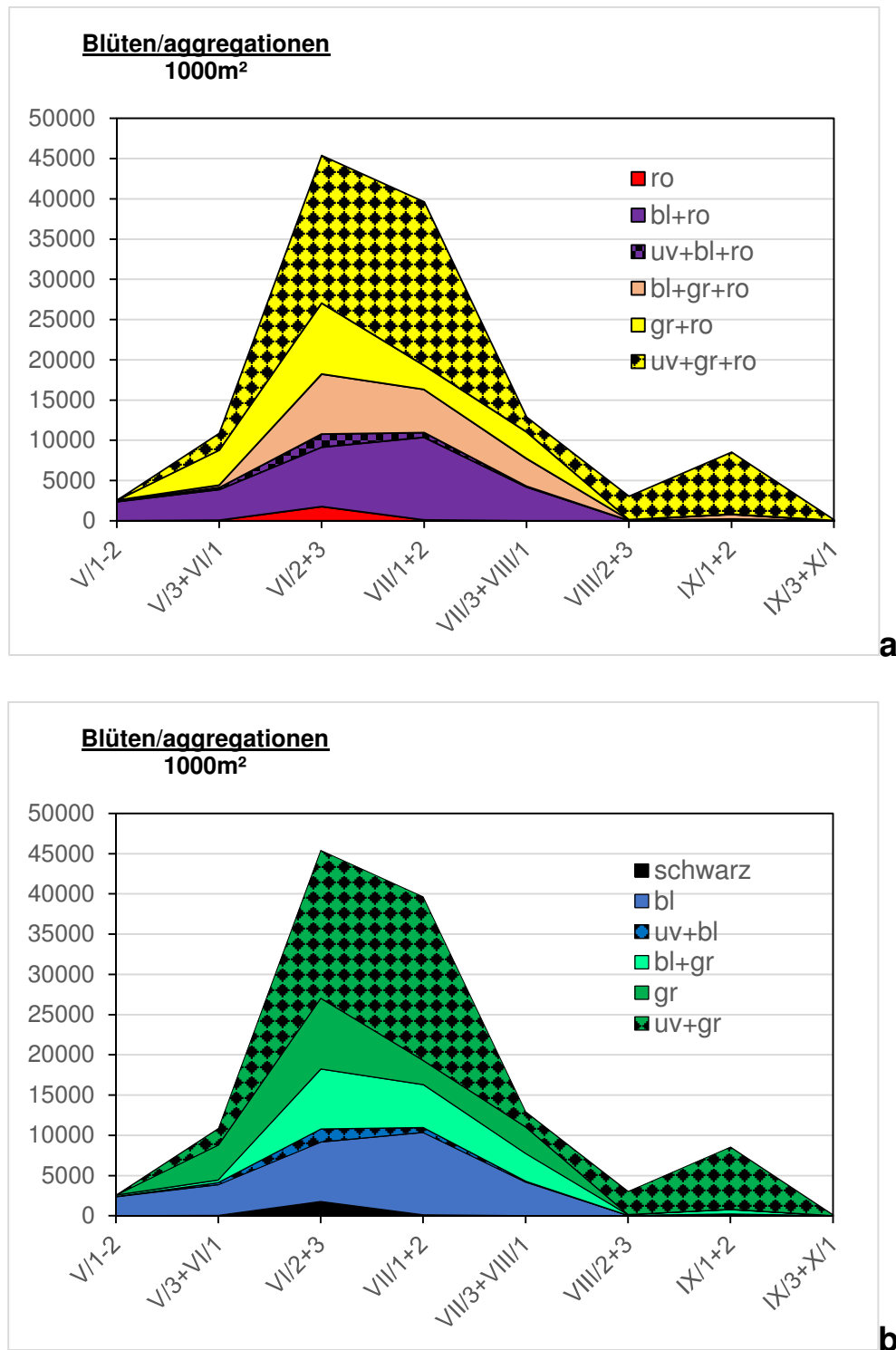


Abb. 17 Verteilung der Blütenfarben im Jahresverlauf.
a: unter Berücksichtigung der 4 Wellenlängenbereiche 320-340nm (UV), 420-440nm (Blau), 520-540nm (Grün) und 640-660nm (Rot).
b: unter Berücksichtigung der drei für Bienen wahrnehmbaren Wellenlängenbereiche 320-340nm (UV), 420-440nm (Blau), 520-540nm (Grün).
Zur Terminologie s. Abb. 16.

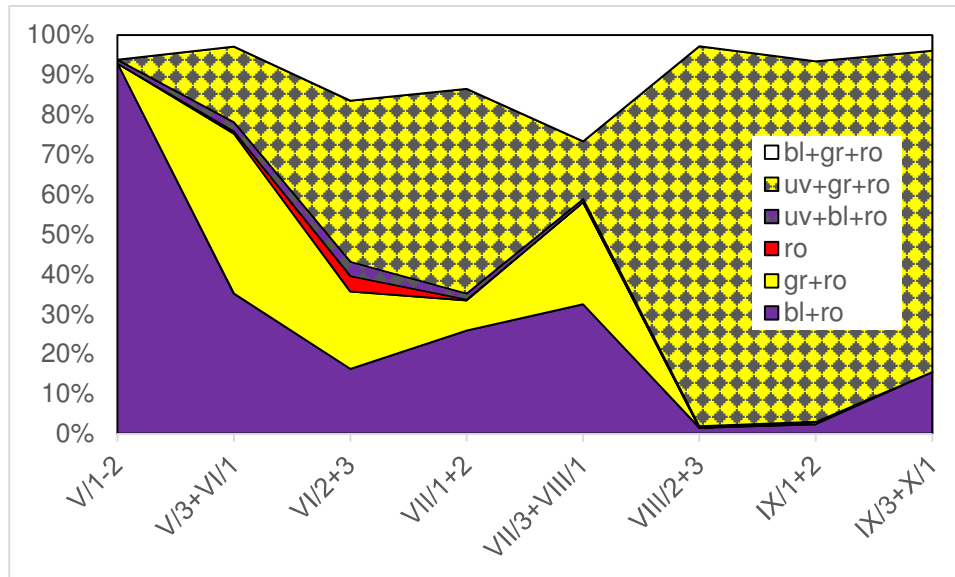


Abb. 18 Anteil der Blütenfarben im Verlauf der Blühsaison. Zur Terminologie s Abb. 16.

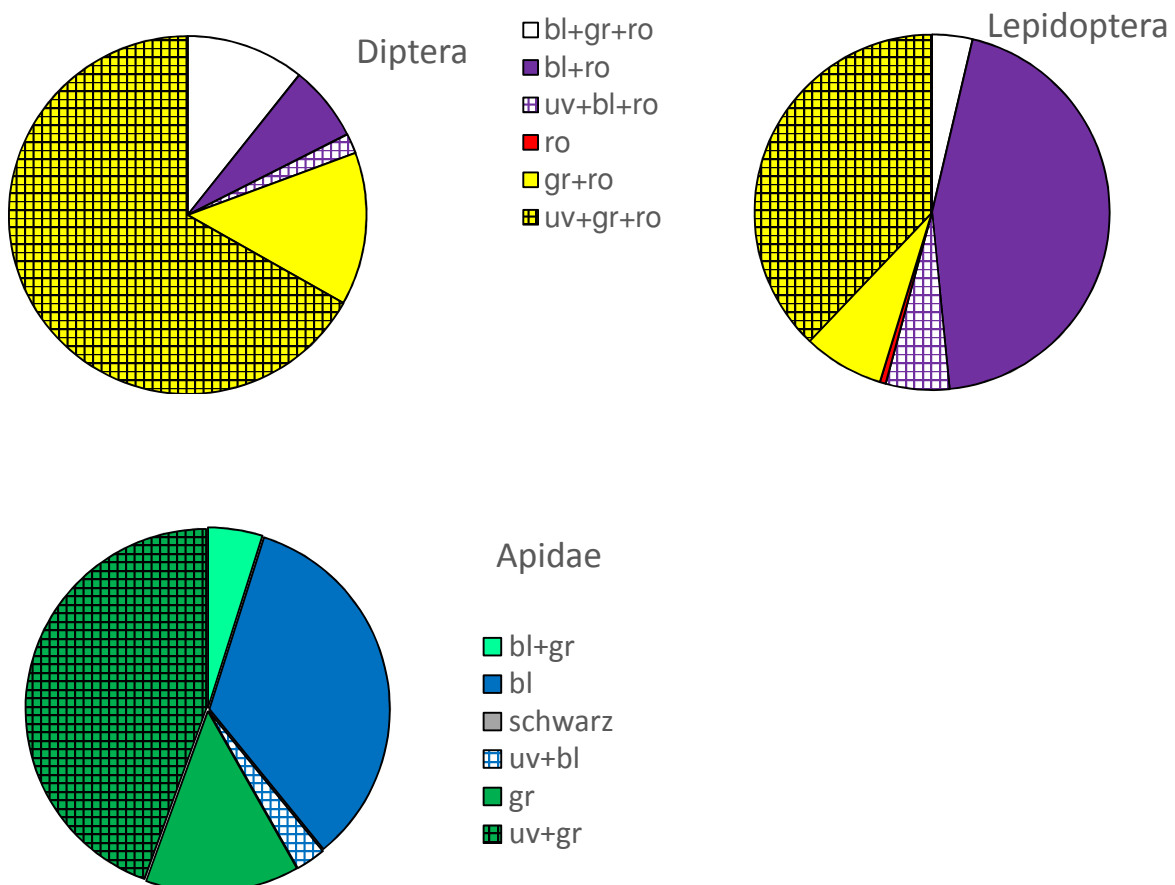


Abb. 19 Anteil der Blütenfarben an den Blütenbesuchen der Bienen, Fliegen und Schmetterlinge. Zur Terminologie s. Abb. 16. Farbspektren wie in Abb. 17a und b.

Ob die Blütenfarbe in einem Zusammenhang mit dem Ressourcenangebot steht, ist noch nicht hinreichend an einem großen Datensatz aus einem Gebiet geprüft. Eine Schwierigkeit ist, wie auch im vorliegenden Fall die große Schwankungsbreite. So ergaben sich zwar Tendenzen (insbesondere Blau+Rot reflektierende Blüten/aggregationen hatten hohe Nektarzuckerangebote) aber keine signifikanten Unterschiede (u-Test, $u = 427$, $p = 0,123$).

Tab. 6 Nektarzucker (mg Saccharoseäquivalent) und Pollenangebote ($\mu\text{g} \cdot 1000$) von Einzelblüten und Blüten/aggregationen mit verschiedenen Reflexionsspektren). Angegeben sind der Median und in Klammer das Minimum und das Maximum. Zu den Farbbezeichnungen s. Abb. 16.

Farbe	Nektarangebot (μl)	
	Einzelblüte	Blüten/aggregation
bl+gr+ro	0,0027 (0,0000-0,1368)	0,0214 (0,0000-3,1230)
bl+ro	0,0064 (0,0003-0,1355)	0,0509 (0,0000-1,2882)
ro	0,0047 (0,0040-0,0489)	0,0986 (0,0489-0,3107)
gr+ro	0,0158 (0,0000-0,0278)	0,0574 (0,0000-0,7191)
uv+bl+ro	0,0178 (0,0003-0,4717)	0,0875 (0,0006-0,9986)
uv+gr+ro	0,0013 (0,0006-0,2612)	0,0232 (0,0000-0,4983)

Farbe	Pollenangebot ($\mu\text{m}^3 \cdot 1000$)	
	Einzelblüte	Blüten/aggregation
bl+gr+ro	4784 (984-92486)	15907 (984-104189)
bl+ro	6964 (15-92486)	25917 (56-280102)
ro	3666	3666
gr+ro	5060 (401-17274)	11658 (891-492306)
uv+bl+ro	10563 (1313-115022)	74342 (2061-521928)
uv+gr+ro	2880 (754-56679)	35011 (1469-290702)

Größe des Schauapparats – Angebot und von Besuchern genutztes Spektrum

Nach der Dominanz von Blüten mit kleinen Schauapparaten zu Beginn der Blühsaison und bis zur zweiten Julidekade folgte eine Zeit sehr gestreuter Blütengrößen, denen im Herbst wieder Blüten mit kleinen Schauapparaten folgten (Abb. 20).

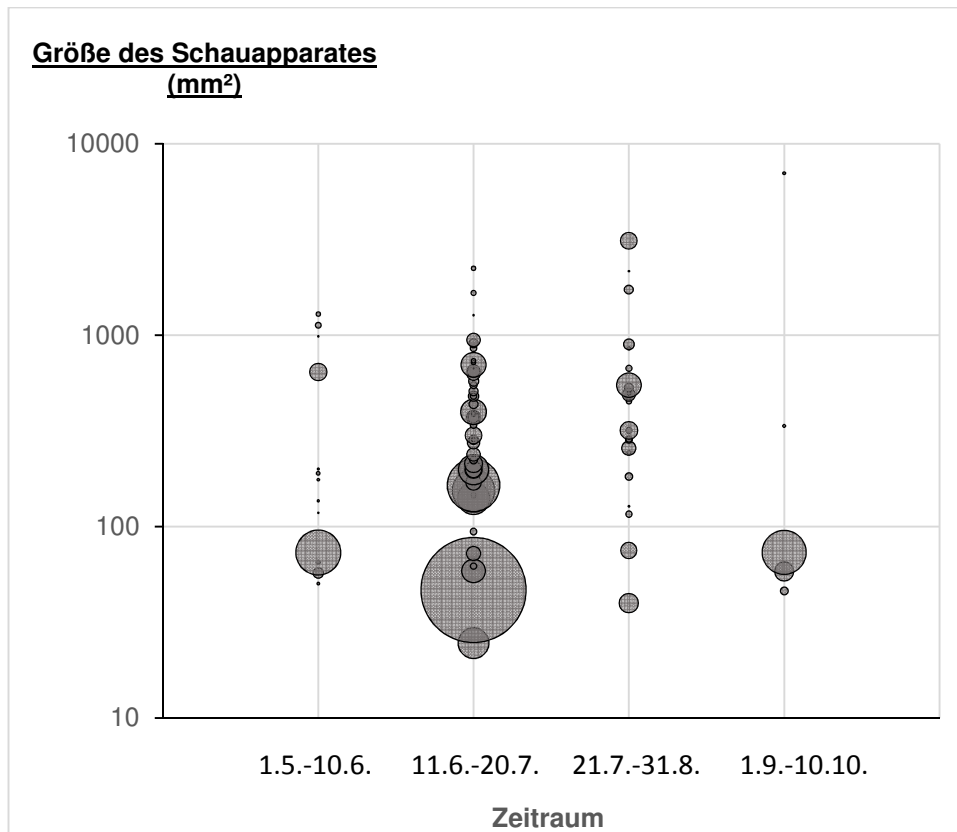


Abb. 20 Verteilung der Größe der Schauapparate der während der Blühsaison blühenden Pflanzenarten. Die Größe der Blasen zeigt die Häufigkeit der Blütenaggregationen der betreffenden Pflanzenart, die y-Achse die Größe der Schauapparate.

Aufsummiert zeigten die Blütengrößen eine hyperbelförmige Verteilung: Kleine Schauapparate waren am häufigsten, größere wurden sukzessive seltener (Abb. 21). Alle Blütenbesuchergruppen nutzten Blüten/aggregationen mit mittelgroßem Schauapparat überproportional. Das sind z.B. *Phyteuma*, *Knautia*- und *Scabiosa*-Arten. Die kleinste Größenklasse an Blüten wurde von Bienen fast in der Häufigkeit ihres Vorkommens genutzt, von Schmetterlingen unterproportional und von Fliegen fast gänzlich gemieden. Die größte Größenklasse, zu denen vor Allem die Dolden der Apiaceen, gehörten, wurden vor Allem von Fliegen bevölkert.

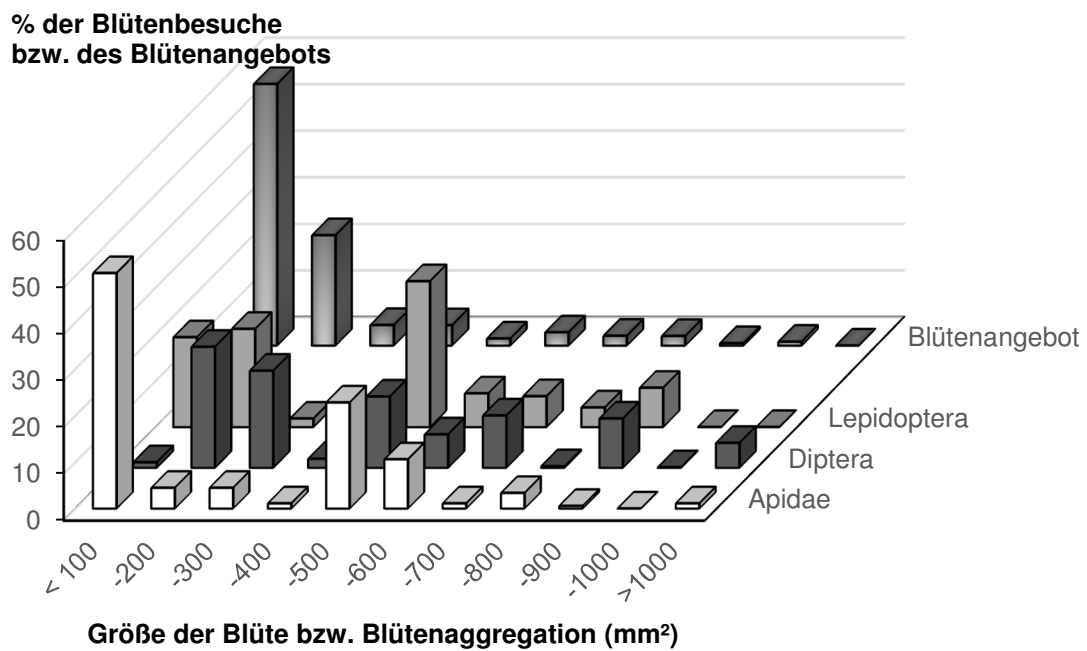


Abb. 21 Anteil der Größenklassen der Schauapparate der Blüten/aggregationen und Anteil dieser Größenklassen an den Blütenbesuchen von Fliegen, Schmetterlingen und Bienen.

Die Größe der Schauapparate korrelierte weder mit dem Nektarangebot der Blüten/aggregationen (Pearson, $r = -0,041$, $n = 102$, n.s.) noch mit deren Pollenangebot (Pearson, $r = 0,146$, $n = 29$, n.s.)

Struktur der Blüten- Besuchergemeinschaft

In der Struktur der Blütenbesuchergemeinschaften bildeten sich keine deutlich differenzierten Cluster aus (Abb. 22), sondern es ergab sich eine kontinuierliche Abstufung von Ähnlichkeiten des Blütenbesuchs. In den meisten der voneinander nur schwach abgegrenzten Clustern waren Vertreter verschiedener Insektengruppen enthalten. Es ist auch keine deutliche Aufgliederung der Pflanzen nach ihrem Blütenbesucherspektrum feststellbar (Abb. 23), sondern ein Kontinuum von Arten mit mehr oder weniger ähnlichen Blütenbesucherspektren.

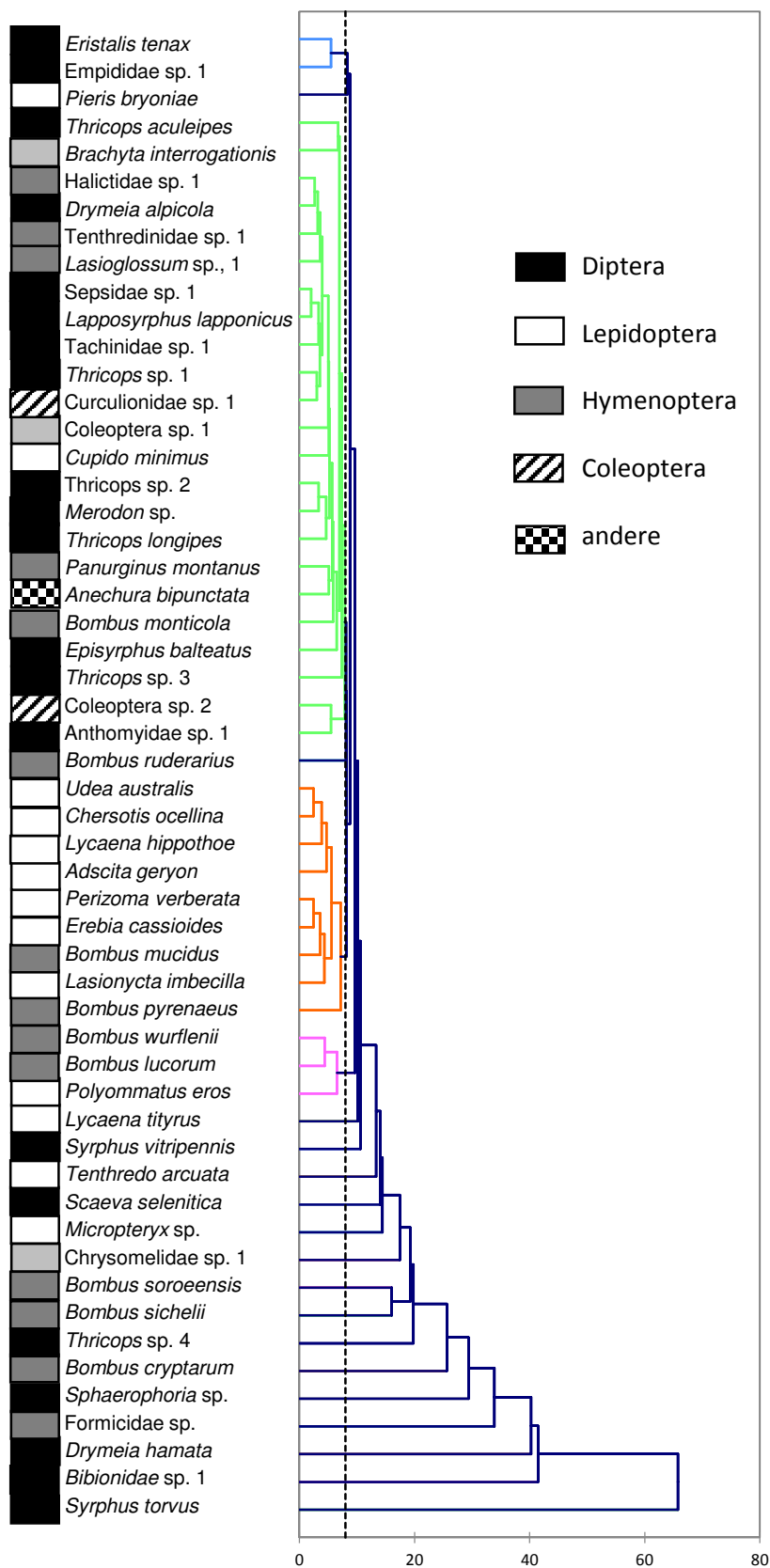


Abb. 22 Heterogenität der Blütenbesuche der beobachteten Blütenbesucher (UPGMA, euklidische Distanz). Blütenbesucher mit insgesamt weniger als 5 Blütenbesuchen wurden aus der Analyse ausgeschlossen.

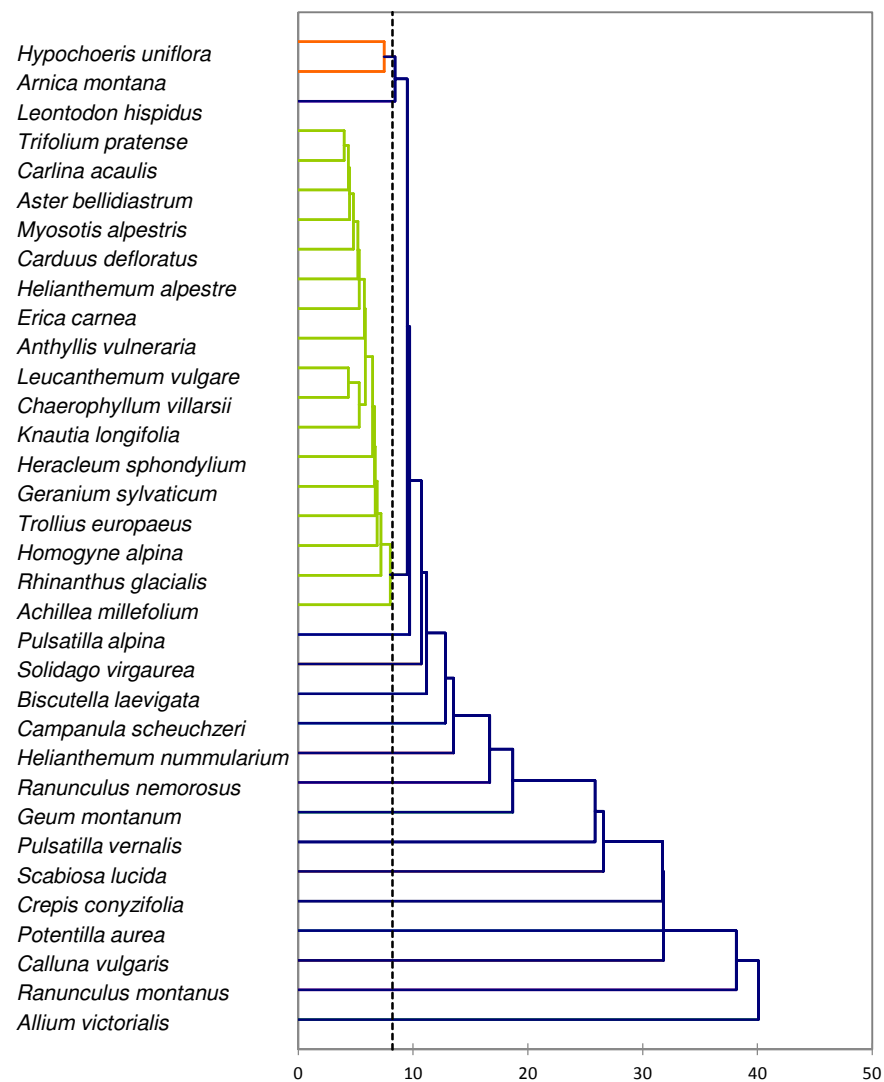


Abb. 23 Heterogenität der Blütenbesuchergilden der einzelnen Pflanzenarten (UPGMA, euklidische Distanz). Pflanzenarten mit weniger als 5 Blütenbesuchen wurden aus der Analyse ausgeschlossen.

Die Nestedness der beobachteten Blüten-Besuchergemeinschaft (vgl. Abb. 24) war signifikant (NODF = 8,329, Z-Score = 10,17, relative Nestedness = 0,845, $p < 0,001$). Dagegen war die Blüten-Besucher-Gemeinschaft nicht modular aufgebaut: (Newman-metric, spectral partitioning, Modularität = 0,337204, $p = 0,941$).

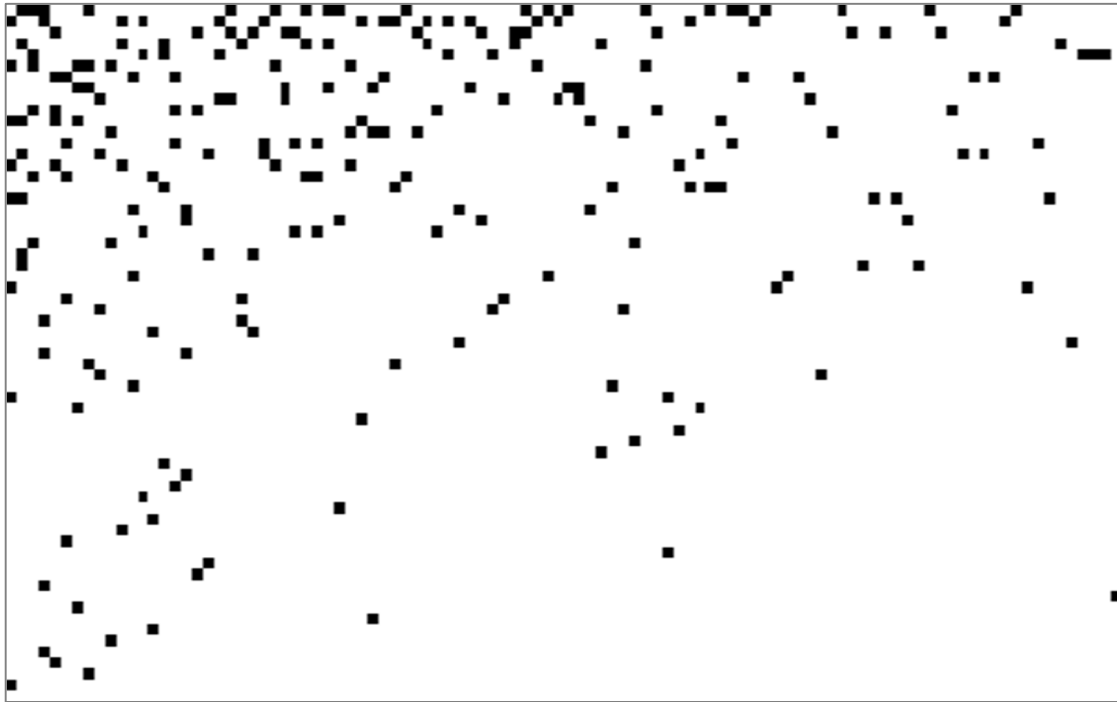


Abb. 24 Gepackte Matrix der Blüten-Besucherbeziehungen.
Spalten: Tiere; Zeilen: Pflanzen.

Diskussion

In der vorliegenden Arbeit wird meines Wissens zum ersten Mal versucht, sämtliche verfügbaren relevanten Daten der Belohnungs- und Signalebene entomophiler Pflanzenarten in einem flächen- und zeitbezogenen Datensatz zusammenzufassen und mit Blütenbesuchsdaten zu verschneiden. Diese Faktoren sind:

- Größe des Blütenangebots = Häufigkeit der Blüten
- Größe des Schauapparates
- Färbung des Schauapparates
- Größe der Nektarbelohnung
- Größe des Pollenangebots

Damit ist ein Baustein geschaffen zum kausalen Verständnis, warum welche Blütenbesucher welche Blüten besuchen. Die vorhandenen Arbeiten über die Verteilung der Blütenfarben (ARNOLD et al. 2009, DYER et al. 2012) und den Zusammenhang mit dem Blütenangebot (Arnold 2009, WERTLEN et al. 2005) beruhen einerseits auf einer mehr oder weniger zufälligen Auswahl an Blütenpflanzen ohne Rücksicht auf das Blütenbesucherspektrum der betreffenden Pflanzenarten. Andererseits basieren sie auf mehr oder weniger zufälligen Nektarmessungen. Das Nektarangebot einzelner Pflanzenarten variiert aber zu verschiedenen Zeiten beträchtlich (NEUMAYER & PAULUS 1999). Beide Faktoren werden in dieser Untersuchung erstmals standardisiert erhoben.

- Dipteren waren, rein numerisch betrachtet, mit 64 Arten (46,0%) und 987 Blütenbesuchen (48,8 %) die dominanten Blütenbesucher subalpiner Wiesen. Das bestätigt Befunde vorhandener Arbeiten aus subarktischen und arktischen sowie subalpin-alpinen Gebieten (KEARNS 2001, KEVAN 1972, MOLDENKE 1975).
- Pflanzen, die von Bienen, Fliegen und Schmetterlingen besucht wurden, zeigten keine signifikanten Unterschiede im Nektarangebot. Das überrascht insofern, als gemeinhin Bienen als stärkere Effizienzoptimierer dargestellt werden als andere Blütenbesuchergruppen. Doch nahm der Zuckergehalt von Blüten im Lauf der Saison signifikant ab (s. Abb. 8) und die Bienen – im konkreten Fall überwiegend Hummeln - erreichten ihr Abundanzmaximum gegen Ende der Blühsaison, wenn außerdem nur mehr wenig Auswahl an

Blütenpflanzenarten zur Verfügung stand. Fliegen erreichten ihr Abundanzmaximum dagegen deutlich früher. Dieser Effekt könnte den erwarteten Unterschied zwischen „Fliegenblumen“ und „Bienenblumen“ maskieren.

Die durchgeführten Analysen auf der Basis von Tagesmittelwerten des Nektar- und Pollenangebots und Jahresmittelwerten beim Vergleich der einzelnen Besuchergruppen könnten außerdem zu grob sein, um die dahinter liegenden Mechanismen entschlüsseln zu können. Wegen der großen tages- und jahreszeitlichen Schwankungen des Nektar- und Pollenangebots wäre eine exaktere tageszeitliche Analyse des vorhandenen Datensatzes notwendig, um zu klären, ob Bienen Blüten mit höherer Belohnung nutzen als Fliegen. Denn es ist anzunehmen, dass zumindest Bienen sehr flexibel und kurzfristig auf diese Schwankungen reagieren.

- Bienen besuchten pollenreichere Blüten als Fliegen (vgl. Abb. 15). Im Gegensatz zu den Fliegen sammelten Bienen Blüten mit verschieden hohem Pollenangebot ungefähr proportional zu ihrem Vorkommen. Dagegen fraßen Fliegen Pollen bevorzugt von eher pollenarmen Blüten. Pollen von Blüten, die hauptsächlich von Hummeln besucht werden, ist meist verborgen und für Fliegen in der Regel nicht zugänglich (NEUMAYER & PAULUS 1999). Im Gegensatz zum Nektarangebot nahm das Pollenangebot pro Blüte im Verlauf der Blühsaison nicht signifikant ab, sodass es auch zu kleiner Verschleierung dieses Unterschieds kam.
- Die Verringerung des Nektarangebots im Verlauf der Blühsaison, der keine ähnliche Verringerung des Pollenangebots gegenübersteht, lässt sich mit dem verschiedenen Zweck dieser Blütenprodukte erklären: Nektar ist ein reines Anlockungsmittel, das wegen des für Pflanzen im Herbst wesentlich günstigeren Blüten-Besucher-Verhältnisses (vgl. Abb. 7b, vgl. MOLDENKE 1975, NEUMAYER & PAULUS 1999) im Verlauf der Blühsaison reduziert werden kann. Dagegen ist Pollen die Mikrospore der Pflanze. Diese Mikrosporen müssen in einem ausreichenden Ausmaß vorhanden sein, um die Befruchtung zu garantieren. Die Anlockungsfunktion für Blütenbesucher ist demgegenüber sicherlich sekundär. Es ist denkbar, dass es zu einer Erhöhung des Pollenangebots kommt, um Besucher anzulocken, wenngleich die Aufteilung in kleine Portionen den Bestäubungserfolg durch Hummeln erhöht (HARDER & THOMSON 1989), doch ist keine gravierende Reduktion des Pollenangebots unter einen Schwellenwert denkbar, der für die Bestäubung nötig ist.

- Bienen besuchten Infloreszenzen mit signifikant weniger Blüten pro Blütenaggregation als Fliegen. Während die von Fliegen genutzten Aggregationen in Summe nicht signifikant weniger Nektarzucker anboten als die von Bienen besuchten, war dieser in vielen Teilblüten kleiner portioniert. Diese kleine Blüten z.B. der Cichoriaceae (*Leontodon*, *Hieracium*, *Hypochoeris* spp...) könnten entweder für den Rüssel der Bienen zu fein sein, um sie effizient auszubeuten oder aber der Zeitaufwand steht schlicht in keinem akzeptablen Verhältnis zum Energiegewinn.
- Bienen besuchten nicht nur Blütenaggregationen mit mittelgroßen Schauapparaten überproportional, sondern im Gegensatz zu den anderen Blütenbesuchergruppen auch sehr kleine. Für Bienen dürfte die Blütengröße demnach kein Auswahlkriterium darstellen. Als sehr lernfähige Insekten lernen sie auch sehr unscheinbare aber reich belohnende Blüten wie *Vaccinium myrtillus* effizient auszubeuten (eig. Beob.).
- Bienen und Schmetterlinge besuchten Blüten mit Blau + Rot-Reflexion (im Bienenspektrum: Blau) überproportional.

Mit dieser Arbeit liegen zufrieden stellende Daten über das mittlere Nektar- und Pollenangebot artenreicher Wiesenflächen wie der Pockhorner Wiesen vor, die einen Vergleich mit anderen Pflanzengesellschaften, insbesondere Wiesengesellschaften verschiedener Bewirtschaftungsintensität erlauben.

Anhand der vorhandenen Daten ist eine Abschätzung des Nektarangebots pro Fläche möglich. Im Schnitt wurden 1-3g/1000m² angeboten.

Um abzuschätzen, was das im Vergleich zu anderen Flächen bedeutet, ist man auf Zahlen aus dem Bereich der Honigbienen angewiesen, obwohl diese nicht zur natürlichen Blütenbesucherfauna des Gebietes gehören und das Untersuchungsgebiet nur sehr vereinzelt erreichen.

Bei einem angenommenen mittleren Nektarangebot von 2g/1000m² (= 2kg/km²) ist im Umkreis von 2km, den Honigbienen häufig befliegen (= 12,56km²) über 25kg Nektarzucker verfügbar. Honigbienen tragen im Optimalfall bis zu 2,5kg Nektar pro Tag ein (http://www.hobos.de/uploads/media/Stockgewicht_neu_01.pdf, abgerufen am 8.3.2015) der zu ca. 50% aus Wasser besteht, also grob geschätzt 1,25kg Zucker entspricht. Im Untersuchungsgebiet ist also ein sehr hohes Nektarangebot vorhanden, auch wenn

Honigbienen in der Natur nur einen kleinen Teil dieses Angebots wirklich entnehmen, weil sie viele Blüten gar nicht besuchen. Das Potenzial ist in der Realität noch um Einiges höher, weil Nektar in Blüten ja z.T. laufend nachproduziert werden kann, doch fehlen dazu Daten.

Leider fehlen Daten zur Nektarproduktion von Flächen weitgehend, sodass ein Vergleich auf dieser Ebene nicht möglich ist.

Nicht geklärt ist bislang, welche Blütenbesucher die Blütenressourcen zu welchen Anteilen entnehmen. Jedenfalls zeigt sich deutlich, dass an der Entnahme des Nektars Fliegenarten, Bienen und Schmetterlinge wesentlich gleichmäßiger beteiligt sind als an den Blütenbesuchen zur Pollenentnahme (Abb. 5). An Besuchen mit Pollenentnahme spielen Hautflügler bestenfalls zum Ende der Blühsaison eine nennenswerte Rolle. Die große fehlende Unbekannte ist die Sammel- bzw. Fressaktivität der einzelnen Besucherguppen. Genau aus dem Grund fehlender Aktivität wurde ja ein beträchtlicher Teil der Blütenbesuche – vor Allem von Dipteren - aus der Analyse ausgeschlossen.

Für eine grobe Schätzung nehme ich die Aktivität der Nektarentnahme bei Lepidopteren mit 50% und bei den anderen Gruppen mit 20% der Aktivität der Bienen an und bei der Pollenentnahme bei allen Gruppen mit 20% (Abb. 23). Auf Grundlage dieser Schätzung würden die Hymenopteren zu den wichtigsten Nektarentnehmern und spielen bei der Pollenentnahme nach den Dipteren eine wesentliche Rolle. Diese Schätzung beruht auf zugegebenermaßen groben Schätzwerten. Die Erhebung faktenbasierter Blütenbesuchsraten ist eine Aufgabe der Zukunft um das Blüten-Besuchermodell besser zu verstehen. Sie lässt sich mittels Analyse von Videoaufnahmen durchführen. Die vorgelegte Schätzung darf insofern nicht überinterpretiert werden, als es im Feld meist zur einer Ressourcenaufteilung zwischen verschiedenen Blütenbesuchern kommt. Insbesondere spielt eine Rolle, dass nicht alle Blüten für alle Besucher zugänglich sind und andererseits dass z.B. Hummeln häufig bestimmte Blumentypen bevorzugen. Auch eine Bevorzugung bestimmter Pflanzen durch oligolektische Bienen ist bekannt. Unter Hummeln trifft dies in Mitteleuropa nur auf *B. gerstaeckeri* mit seiner Präferenz für *Aconitum* spp. zu. Oligolektie, dürfte sonst aber eine untergeordnete Rolle in der Strukturierung alpiner Pflanzen-Besuchergemeinschaften spielen. In Blütenmangelsituationen ist durchaus zu beobachten, dass Hummeln auch an völlig „untypischen“ Pflanzenarten Pollen sammeln wie *Ranunculus* spp. oder sogar *Rumex* spp. (eig. Beob.).

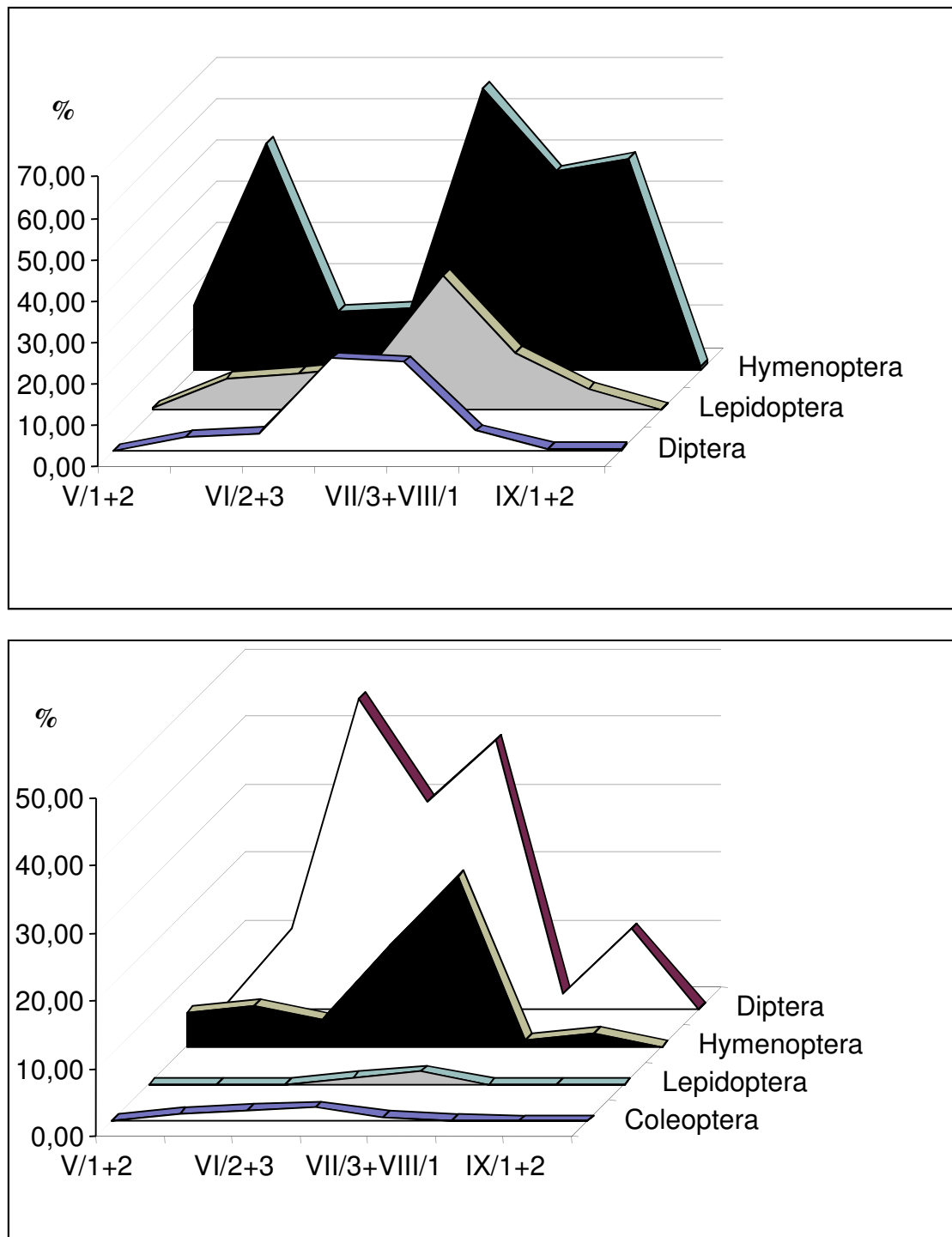


Abb. 23 Anteil der Blütenbesucherguppen an allen Blütenbesuchen zur Nektar- (a) und Pollengewinnung (b) nach Einführung eines Aktivitätsschätzungsparameters. Für Nektarbesuche (a) wurde die Effizienz von Lepidopteren mit 50% und von Dipteren mit 20% der Effizienz von Hymenopteren bewertet. Für Blütenbesuche zur Pollengewinnung wurde die Effizienz aller Blütenbesucher mit 20% der Effizienz von Hymenopteren bewertet.

Das Blütenbesuchsgeschehen in subalpinen und alpinen Regionen ist flexibel, was auch die fehlende Clusterbildung der Blütenbesuchergilden (Abb. 22) und Blütenbesucherspektren (Abb. 23) belegt. Eine signifikante Nestedness ist wie im vorliegenden Fall fast allen Blüten-Besucher-Systemen gemeinsam (OLESEN et al. 2007): Eine breite Basis von generalistischen Blütenbesuchern besucht hinsichtlich ihrer Blütenbesucher ebenfalls generalistische Pflanzen. Die Spezialisten unter den Blütenbesuchern wiederum nutzen für ihre Blütenbesuche ebenfalls hinsichtlich ihrer Blütenbesucher generalistische Pflanze. Das Blüten-Besucher-System ist nicht modular aufgebaut. OLESEN et al. (2007) überprüften eine große Anzahl an Blüten-Besucher-Netzwerken und stellten fest: *Above a size of 50 species, all pollination networks got significantly nested ...] and some also became modular, and passing 150 species, they were always both significantly nested and modular [...]. Thus, within the observed size range of pollination networks ($S = 16-952$ species), testing solely for one kind of network pattern is too simplified [...]; both sides of the coin are needed. This lack of correlation between nestedness and modularity suggests that modularity dictates the basic building blocks of networks. These building blocks or their species can then be combined in different contrasting ways, e.g., maximizing either nestedness or modularity.*

Von 51 von OLESEN et al. (2007) untersuchten Blüten-Besucher-Systemen waren 29 modular organisiert, 22 nichtmodular. Unter letzteren waren einige aus subarktischen oder subalpinen Gebieten. Modularität korrespondiert mit der Spezifität von Verbindungen. Blütenbesuchsspezialisten oder auf bestimmte Blütenbesucher spezialisierte Pflanzenarten waren in der untersuchten Gemeinschaft die Ausnahme. In Gebieten mit einer langen Evolutionsgeschichte und vielfältigen Spezialisierungen, insbesondere in den Tropen wurde hohe Modularität in Blüten-Besucher-Systemen gefunden. Demgegenüber sind (sub)alpine und (sub)arktische Gemeinschaften durch eine kurze Wiederbesiedlungsgeschichte und durch das Vorherrschen von Generalisten gekennzeichnet. Dem entspricht, dass DALSGAARD et al. (2013) in Festlandlebensräumen mit starkem historischen Klimawandel eine kleinere Modularität und höhere Nestedness fanden als in Lebensräumen ohne diesen starken historischen Klimawandel. Zu beachten ist auch, die räumlich-zeitliche Heterogenität des Blütenangebots in Gebirgen

(RANTA & VEPSÄLÄINEN 1981), die die Ausbildung starker Dominanzverhältnisse von Blütenbesuchern verhindert und die Existenz vieler Arten in einem Gebiet ermöglicht, ohne dass es zu intensiven Spezialisierungen kommt.

Zu berücksichtigen ist, dass Strukturdaten von ökologischen Netzwerken je nach verwendetem Zeitquerschnitt deutlich variieren können (Daten eines Jahres vs. monatlicher/wöchentlicher/täglicher Daten) (RASMUSSEN et al. 2013) und dass Daten seltener Arten zu enge Einschätzungen von Spezialisierung und Konnektivität ergeben (BLÜTHGEN 2010). Auf Ebene der einzelnen Individuen ergibt sich wiederum oft eine stärkere Spezialisierung als auf Ebene der Arten (TUR et al. 2014). Diese individuellen Spezialisierungen werden im Blick auf die Art naturgemäß verschleiert.

—

Mit den jetzt vorhandenen Daten zu Signal- und Belohnungsfaktoren der Blütenpflanzen, zum Blütenbesuch und zur Ressourcenentnahme sind wesentliche Faktoren einer Blüten-Besuchergemeinschaft quantitativ erfasst. Im Weiteren lassen sich zu erhebende Daten zur Proboscislänge der verschiedenen Blütenbesucher und bereits vorhandene Daten zur Corollalänge der Blüten in ein Modell integrieren, das ermöglicht, die für die einzelnen Arten bzw. Artengruppen wesentlichen Faktoren der Blütenwahl zu identifizieren.

Blütenfaktoren sind nicht unabhängig voneinander. Blütenfarben und Nektar- bzw. Pollenangebote scheinen in einem Zusammenhang zu stehen, doch ist dieser Zusammenhang nicht einfach, sondern es dürften verschiedene Blütenparameter (Farbe, Röhrenlänge, Blühzeit, Ressourcenangebot) komplex interagieren. Eine multivariate Analyse könnte die Abhängigkeiten der Faktoren untereinander klären und darstellen, welche Merkmalskomplexe häufig vorkommen und von welchen Insekten sie besucht werden. Um überhaupt zu signifikanten Beziehungen zu kommen, ist die Einbeziehung eines möglichst großen Datensatzes wichtig, der über die Arten des Untersuchungsgebietes hinausgeht.

Anschließend Verhaltensversuche könnten zudem klären, anhand welcher Merkmale (Größe des Schauapparates, Farbe, Duft, Nektarmenge, Pollenmenge, eventuell auch Pollenqualität) die einzelnen Besucher Blüten bestimmter Merkmalskomplexe auswählen.

Die Bestäubungsrelevanz hängt nur mittelbar mit der Blütenwahl zusammen. Für die Abschätzung der Bestäubungsrelevanz der einzelnen Blütenbesucher ist neben den vorhandenen Daten zur Häufigkeit und zur Blütenwahl, den noch nicht vorhandenen zur Blütenbesuchsaktivität pro Zeiteinheit zuletzt auch die Pollenübertragungseffizienz pro Blütenbesuch entscheidend.

Blütenbesucher transportieren sehr verschieden große Pollenmengen in ihrem Haarkleid und sie unterscheiden sich daher mit Sicherheit in ihrer Bestäubungseffizienz. Zusätzlich zur Erhebung der Aktivität verschiedener Blütenbesucher wäre auch eine Erhebung der Pollenübertragungseffizienz nötig, um zu einem abgeschlossenen Bild zu kommen, welche Blütenbesucher welche Rolle als Ressourcenkonsumenten und als Bestäuber spielen. Dazu bietet sich zum Einen eine Abschätzung an, wie viele Pollen verschiedenen Insektengruppen in ihrem Haarkleid transportieren und andererseits Verhaltensversuche, wie viele Pollenkörner verschiedene Blütenbesucher bei einem einmaligen Blütenbesuch übertragen.



Zitierte Literatur

- ARNOLD, S.E.J.; LE COMBER, S.L.; CHITTKA, L. (2009): Flower color phenology in European grassland and woodland habitats, through the eyes of pollinators. *Isr.J. Pl. Sc.* **57** : 211–230.
- BEZERRA, E.; MACHADO, I.C.; MELLO, M.A.R. (2009): Pollination networks of oil flowers: a tiny world within the smallest of all worlds. *J. Anim. Ecol.* **78**: 1096-1101.
- BLÜTHGEN, N. (2010): Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology* **11**: 185.-195.
- 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.
- COSTA, C.M & YANG, S. (2009): Counting pollen grains using readily available, free image processing and analysis software. *Annals of Botany* **104**: 1005–1010.
- DALSGAARD, B.; TRØJELSGAARD, K.; MARTÍN GONZÁLEZ, A.M.; NOGUÉS-BRAVO, D.; OLLERTON, J.; PETANIDOU, T.; SANDEL, B.; SCHLEUNING, M.; WANG, ZH.; RAHBK, C.; SUTHERLAND, W.J.; SVENNING, J.C. & OLESEN, J.M. (2013): Historical climate-change influences modularity and nestedness of pollination networks. - *Ecography* **36**: 1331–1340.
- DERRAIK, J.G.B; EARLY, J.W, CLOSS, G.P. & DICKINSON, K.J.M (2010): Morphospecies and Taxonomic Species Comparison for Hymenoptera. *J. Insect Sci.* **10**: 1-7.
- DYER, A.G.; BOUY-GERNY, S.; MCLOUGHLIN, S. et al. (2012): Parallel evolution of angiosperm colour signals: common evolutionary pressures linked to hymenopteran vision. – *Proc. R. Soc. B* **279**, Nr. 1742: 3606-3615.
- ELLENBERG 1996: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart 1996, 1096 pp.
- FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L (1979): The Principles of Pollination Ecology. Oxford, 244 pp.
- FELDT, C. (2008): Beiträge zur Populationsdynamik des Katzenpfötchens *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. im Bereich der mittleren Schwäbischen Alb. Dissertation Univ. Ulm, 166pp.
- FISCHER, M.A.; OSWALD, K & ADLER, W. (2008): Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol. 3. Aufl. Linz: Land Oberösterreich, Biologiezentrum des Oberösterr. Landesmuseums, 1392pp.
- Harder, L.D. & Thomson, J.D. (1989): Evolutionary options for maximizing pollen dispersal in animal-pollinated plants. – *The American Naturalist* **133**/3: 323-344.
- HORRIDGE, A (2009): What does an insect see? - *J. exp. Biol* **212**: 2721-2729.
- HUEMER, P.; WIESER, C. (2008): Nationalpark Hohe Tauern – Schmetterlinge. Innsbruck, 224pp.
- KEARNS, C.A. (2001): North American dipteran pollinators: assessing their value and conservation status. *Conservation Ecology* **5**(1): 5 (online: <http://www.ecologyandsociety.org/vol5/iss1/art5/>).
- KEVAN, P.G. (1972): Insect pollination in high arctic flowers. *J. Ecol.* **60**/3: 831-847.
- KNUTH, P. (1898-1904): Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 715 pp.
- KREISCH, W. F. 2001a: Flora und Vegetation der Pockhorner Wiesen, subalpiner Goldschwingel-Bergmähder (*Hypochoerido uniflorae*-*Festucetum paniculatae*) im Nationalpark Hohe Tauern

(Glocknergruppe, Kärnten). – Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Nationalpark Hohe Tauern **6**: 85-118.

KREISCH, W. F. 2001b: Blumen-Bestäuber-Systeme in der subnivalen Pioniervegetation und in traditionell bewirtschafteten, subalpinen Bergmähdern der Glocknergruppe. – pp. 133-138 in: Nationalparkrat Hohe Tauern (ed.), 2. Symposium zur Forschung im Nationalpark Hohe Tauern vom 15.-17.11.2001, Burg Kaprun (Österreich), 250 pp.

KUGLER, H. (1970): Blütenökologie. Jena, 345pp.

MOLDENKE, A.R. (1975): Niche Specialization and Species Diversity along a California Transect. – *Oecologia* **21**: 219-242.

MARQUITTI, F.M.D.; GUIMARÃES, P.R.JR.; PIRES, M.M. & BITTENCOURT, L.L. (2013): MODULAR: Software for the autonomous computation of modularity in large network Sets. – *Ecography* **37**: 221-224.

MÜLLER, H. (1881): Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig 612 pp.

NEUMAYER, J.; PAULUS, H.F. (1999): Ökologie alpiner Hummelgemeinschaften. Blütenbesuch, Ressourcenaufteilung und Energiehaushalt. – *Stapfia* **67**: 245+LXXIV pp.

NEUMAYER, J. & SPAETHE J (2007): Flower Color, Nectar Standing Crop, and Flower Visitation of Butterflies in an Alpine Habitat in Central Europe. – *Ent. Gen.* **29**, 2-4: 269-284.

OLESEN, J.M; BASCOMPTE, J.; DUPONT, Y.L. & JORDANO, P. (2007): The modularity of pollinator networks. *PNAS* **104**/50: 19891-19896.

RANTA, E & VEPSÄLÄINEN, K (1981): Why are there so many species? Spatio-temporal heterogeneity and northern bumblebee communities. *Oikos* **37**, 28-34.

RASMUSSEN, C., DUPONT, Y.L., MOSBACHER, J.B., TRØJELSGAARD, K., OLESEN, J.M. (2013): Strong Impact of Temporal Resolution on the Structure of an Ecological Network. – *PLoS ONE* **8**(12): e81694. doi:10.1371/journal.pone.0081694.

SNYDER, A.W. and Menzel, R. (1975): Photoreceptor Optics. Heidelberg,Berlin, New York: Springer Verlag.

TEPPNER, H. (1966): Zur Kenntnis der Gattung *Waldsteinia*, 1. Schlüssel zum Bestimmen von Rosaceen-Pollen einschließlich ähnlicher Pollenformen aus anderen Familien. – *Phyton* (Austria) **11**(3-4): 224-238 (mit 2 Abb.).

TROJE, N. (1993): Spectral categories in the learning behaviour of blowflies. – *Z. Naturforsch.* **48c**: 96-104.

TUR, C.; VIGALONDO, B.; TRØJELSGAARD, K., OLESEN, J.M. & TRAVESET, A. (2014): Downscaling pollen-transport networks to the level of individuals *J. Anim. Ecol.* **83**(1):306-17.

ULRICH, W. ALMEIDA-NETO, M. & GOTELLI, J. (2009): A consumer's guide to nestedness analysis. – *Oikos* **118**: 3-17.

WERTLEN, A.M., HEMPEL DE IBARRA, N., COCUCCI, A.A., SÉRSIC, A., KREISCH, W. & RISTOW, M. 2005: Sensory ecology of pollination: a survey of colour and nectar distribution in natural habitats. – Proceedings of the 30th Göttingen Neurobiology Conference and the 6th Meeting of the German Neuroscience Society, Göttingen, February, 2005.

Danksagung

Ich bedanke mich bei Herrn PD Dr. Johannes Spaethe für vielfache Unterstützung, fruchtbare Diskussionen und die Zurverfügungstellung der Blütenreflexionsdaten und Literaturhinweisen,

bei Frau Denise Ivenz MSc für die Determinationshilfe bei den Syrphiden,

bei Herrn Manfred Bernhard+ für die Determination von blütenbesuchenden Käfern,

bei Univ. Prof. Dr. Stephan Dötterl für die Anfertigung von Reflexionsspektren und diverse Hilfestellungen

und bei Frau Mag. Kerstin Stejskal für die Übernahme der Pollenauszahlungen.

Weiters bedanke ich mich bei der Großglockner-Hochalpenstraßen AG für die kostenlose Benützung der Glocknerstraße und beim Haus der Natur, insbesondere bei Fr. Dr. Inge Illich für die Möglichkeit der Arbeit in der Hochalpinen Forschungsstation.

Diese Untersuchung wurde gefördert durch den Glockner Öko-Fonds 2013, für dessen Zuerkennung ich ebenfalls herzlich danke.

Anhang: Liste der Blütenbesucher

Blütenbesucher			
Blütenbesucher	Familie	Ordnung	Blütenbesucherkategorie
Anthomyidae sp. 1	Anthomyiidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Anthomyidae sp. 2	Anthomyiidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Anthomyidae sp. 3	Anthomyiidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Anthomyidae sp. 4	Anthomyiidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Anthomyidae sp. 5	Anthomyiidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Anthomyidae sp. 6	Anthomyiidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Anthomyidae sp. 7	Anthomyiidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Anthomyidae sp. 8	Anthomyiidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Anthomyidae sp. 9	Anthomyiidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Anthomyidae sp. 10	Anthomyiidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Anthomyidae sp. 11	Anthomyiidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Anthomyidae sp. 12	Anthomyiidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Adscita geryon</i>	Zygaenidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Aglais urticae</i>	Nymphalidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Andrena lapponica</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Anechura bipunctata</i>	Forficulidae	Dermaptera	Andere
<i>Apis mellifera</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Arctophila bombiformis</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Autographa gamma</i>	Noctuidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
Bibionidae sp. 1	Bibionidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Bibionidae sp. 2	Bibionidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Boloria pales</i>	Nymphalidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Bombus bohemicus</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Bombus cryptarum</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Bombus hortorum</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Bombus lucorum</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Bombus mendax</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Bombus mesomelas</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Bombus monticola</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Bombus mucidus</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Bombus pratorum</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Bombus pyrenaes</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Bombus quadricolor</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Bombus ruderarius</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Bombus sichelii</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Bombus soroensis</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Bombus wurflenii</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
Cantharidae sp.	Cantharidae	Coleoptera	Andere
<i>Catoptria conchella</i>	Crambidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
Cephidae sp. 1	Cephidae	Hymenoptera	Andere
Chalcididae sp. 1	Chalcididae	Hymenoptera	Andere
<i>Cheilosia ahenea</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken

Blütenbesucher			
Blütenbesucher	Familie	Ordnung	Blütenbesucherkategorie
<i>Cheilosia bergenstammi</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Cheilosia melanopa</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Cheilosia melanura</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Cheilosia semifasciata</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Cheilosia</i> sp. 1	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Chersotis ocellina</i>	Noctuidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Chiasmia clathrata</i>	Geometridae	Lepidoptera	Schmetterlinge
Chrysididae sp. 1	Chrysididae	Hymenoptera	Andere
Chrysomelidae sp. 1	Chrysomelidae	Coleoptera	Andere
<i>Coenonympha gardetta</i>	Satyridae	Lepidoptera	Schmetterlinge
Coleoptera sp. 1		Coleoptera	Andere
Coleoptera sp. 2		Coleoptera	Andere
Coleoptera sp. 3		Coleoptera	Andere
Coleoptera sp. 4		Coleoptera	Andere
<i>Cupido minimus</i>	Lycaenidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
Curculionidae sp. 1	Curculionidae	Coleoptera	Andere
<i>Drymeia alpicola</i>	Muscidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Drymeia hamata</i>	Muscidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Elateridae sp. 1	Elateridae	Coleoptera	Andere
Empididae sp. 1	Empididae	Diptera	Fliegen + Mücken
Empididae sp. 2	Empididae	Diptera	Fliegen + Mücken
Empididae sp. 3	Empididae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Episyrphus balteatus</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Erebia cassioides</i>	Nymphalidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Erebia manto</i>	Nymphalidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Erebia pandrose</i>	Nymphalidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Eristalis rupium</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Eristalis similis</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Eristalis tenax</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Euclidia glyphica</i>	Noctuidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Eupeodes corollae</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Euphydryas aurinia</i>	Nymphalidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
Formicidae sp. 1	Formicidae	Hymenoptera	Andere
Halictidae sp. 1	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Helophilus trivittatus</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Hemaris tityus</i>	Sphingidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Hesperia comma</i>	Hesperiidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
Ichneumonidae sp. 1	Ichneumonidae	Hymenoptera	Andere
<i>Lapposyrphus lapponicus</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Lasioglossum calceatum</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
Lasioglossum sp. 1	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Lasionycta imbecilla</i>	Noctuidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Lycaena hippothoe</i>	Lycaenidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Lycaena tityrus</i>	Lycaenidae	Lepidoptera	Schmetterlinge

Blütenbesucher			
Blütenbesucher	Familie	Ordnung	Blütenbesucherkategorie
Lycosidae sp. 1	Lycosidae	Araneae	Andere
<i>Macrophya</i> sp. 1	Tenthredinidae	Hymenoptera	Andere
<i>Megalodontes</i> sp. 1	Megalodontesidae	Hymenoptera	Andere
<i>Melitaea asteria</i>	Nymphalidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Mellicta athalia</i>	Nymphalidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Merodon</i> sp.1	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Micropteryx</i> sp. 1	Micropterygidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
Nematocera sp. 1	Nematocera	Diptera	Fliegen + Mücken
Nitidulidae sp. 1	Nitidulidae	Coleoptera	Andere
<i>Panurginus montanus</i>	Apidae	Hymenoptera	Bienen
<i>Parasyrphus annulatus</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Parasyrphus lineolus</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Perizoma verberata</i>	Geometridae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Pieris bryoniae</i>	Pieridae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Platycheirus albimanus</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Platycheirus angustipes</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Platycheirus manicatus</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Platycheirus melanopsis</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Polyommatus eros</i>	Lycaenidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Polyommatus eumedon</i>	Lycaenidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Polyommatus semiargus</i>	Lycaenidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
Proctotrupidae sp. 1	Proctotrupidae	Hymenoptera	Andere
<i>Psodos quadrifaria</i>	Geometridae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Pyrgus serratulae</i>	Hesperiidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Rhogogaster viridis</i>	Tenthredinidae	Hymenoptera	Andere
<i>Scaeva pyrastris</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Scaeva selenitica</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Sepsidae sp. 1	Sepsidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Sphaerophoria laurae</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Sphaerophoria scripta</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Sphaerophoria</i> sp.	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Syrphus torvus</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Syrphus vitripennis</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Tachinidae sp. 1	Tachinidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Tenthredo arcuata</i>	Tenthredinidae	Hymenoptera	Andere
<i>Tenthredo</i> sp. 1	Tenthredinidae	Hymenoptera	Andere
Tephritidae sp. 1	Tephritidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Thricops aculeipes</i>	Muscidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Thricops longipes</i>	Muscidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Thricops</i> sp. 1	Muscidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Thricops</i> sp. 2	Muscidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Thricops</i> sp. 3	Muscidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Thricops</i> sp. 4	Muscidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Thricops</i> sp. 5	Muscidae	Diptera	Fliegen + Mücken

Blütenbesucher			
Blütenbesucher	Familie	Ordnung	Blütenbesucherkategorie
<i>Thricops</i> sp. 6	Muscidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Udea austriacalis</i>	Crambidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
<i>Volucella bombylans</i>	Syrphidae	Diptera	Fliegen + Mücken
<i>Zygaena</i> sp. 1	Zygaenidae	Lepidoptera	Schmetterlinge
Muscidae sp. 1	Muscidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Muscidae sp. 2	Muscidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Muscidae sp. 3	Muscidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Muscidae sp. 4	Muscidae	Diptera	Fliegen + Mücken
Muscidae sp. 5	Muscidae	Diptera	Fliegen + Mücken

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Monografien Entomologie Hymenoptera](#)

Jahr/Year: 2015

Band/Volume: [0260](#)

Autor(en)/Author(s): Neumayer Johann [Hans]

Artikel/Article: [Struktur des Blüten-Besuchernetzwerks alpiner Rasengesellschaften. – Projektbericht 1-55](#)