

Der Blumenbesuch der Insekten im Wechsel der Jahreszeit.

Von

E. Loew.

Charles Robertson hat in einer ausgezeichneten, blüten-ökologischen Abhandlung¹⁾ für sein im Umkreis von Carlinville unter 39° 31' n. Br. in Illinois gelegenes Beobachtungsgebiet auf statistischem Wege den Nachweis erbracht, daß daselbst ein auffallender Parallelismus zwischen den Blühzeiten der Pflanzen einerseits, sowie den Flugzeiten der zugehörigen Bestäuber andererseits hervortritt. Werden beispielsweise für die Hummelblumen des genannten Gebiets und ebenso für die an den Hummelblumen vorzugsweise tätigen *Bombus*-Species nach der Zahl der in jedem Monat auftretenden Arten Kurven konstruiert, so stimmt der Verlauf derselben im wesentlichen überein, indem der Hauptgipfel in beiden Fällen auf die gleiche Monatszeit fällt. Aehnliche Uebereinstimmungen der Erscheinungszeiten sind auch zwischen den Blumengesellschaften der Compositen (mit Blühmaximum im Herbst) und den ihnen angepaßten, spätflegenden Arten von Bienen, Wespen, Faltern und Zweiflüglern, desgleichen zwischen zahlreichen, frühblühenden Rosaceen, Ranunculaceen und Umbelliferen aus den Blumenklassen A und AB, nach der Bezeichnungsweise Hermann Müllers, und den mit ihnen gleichzeitig erscheinenden, kurzrüßligen Apiden nachweisbar.

Bezüglich der Einzelheiten kann ich auf meine Darstellung der Untersuchungsergebnisse Robertsons im Schlußabschnitt des dritten Bandes von Knuths Handbuch der Blütenbiologie²⁾ verweisen. Dort ist auch eine weitere, von mir ausgeführte Berechnung der von Robertson in zahlreichen Einzeluntersuchungen niedergelegten Beobachtungsdaten in Form von Tabellen mitgeteilt, aus denen sich

¹⁾ The Philosophy of Flower Seasons etc. Americ. Naturalist XXIX (1895), S. 97—117.

²⁾ Vgl. III, 2, S. 491—515. Der betreffende Halbband wird in nächster Zeit erscheinen.

für jede Hauptblumenklasse die vom Frühling bis zum Herbst in Illinois eintretenden, quantitativen Aenderungen des Insekten- und Vogelbesuchs erkennen lassen.

An vorliegender Stelle genügt es, aus den erwähnten Tabellen nur die Schlußergebnisse des statistischen Vergleichs zwischen den Besuchszahlen der Frühlings-, Sommer- und Herbstblumen hervorzuheben. Es ergibt sich nämlich aus der Zusammenfassung der ca. 7000 Einzelbeobachtungen Robertsons, die der Berechnung zugrunde gelegt wurden, daß jeder Hauptabschnitt der Blühperiode auch durch einen besonderen Charakter des Blumenbesuchs gekennzeichnet wird. So haben im Frühjahr die Besuche an den niedrig organisierten Blumen (Po, A und AB) ein Maximum; im Herbst gilt das Gleiche für die Blumen mittlerer Anpassungsstufe — d. h. die Blumen mit völlig geborgenem Honig und die Blumengesellschaften —, und im Sommer erreichen die Besuche an den höchststehenden Hummel- und Falterblumen den Gipfelpunkt. Dieser Satz gilt übereinstimmend sowohl für die Gesamtheit der im betreffenden Zeitabschnitt beobachteten Besucher, als auch für jede der drei Hauptkategorien von Blumengästen, die ich in einer früheren Arbeit¹⁾ unter den Bezeichnungen allo-, hemi- und eutrop zusammengefaßt habe.

Zur Ergänzung der im blütenbiologischen Handbuch gegebenen Darstellung beabsichtige ich im folgenden nachzuweisen, daß

- 1) dieselbe Regelmäßigkeit im Verhalten der Blumenbesucher während der drei Hauptjahreszeiten wie sie für Nordamerika nach den Beobachtungen Robertsons hervortritt, auch für unser deutsches Beobachtungsgebiet Geltung hat, und daß
- 2) der von Robertson hervorgehobene Parallelismus zwischen den Erscheinungsphasen der Blumen und der zugehörigen Blumenbesucher eine notwendige Folge der von Hermann Müller zuerst in größerem Umfange erkannten Harmoniebeziehungen ist, indem zu jeder Hauptblumenklasse ein Maximum von solchen Bestäubern hingelenkt wird, die nach Körperorganisation und Lebensweise zur Ausbeutung des dargebotenen Nektars und Pollens am passendsten ausgerüstet sind und daher zugleich auch die wirksamsten Bestäuber der betreffenden Blumenkategorie darstellen.

Einige Bemerkungen über die zweckmäßigste Art der vorzunehmenden statistischen Berechnung schicke ich hier unter Be-

¹⁾ Jahrbuch des K. Bot. Gartens zu Berlin. Bd. IV (1884) u. Bd. VI (1886).

zunahme auf meine früheren Beiträge zur blütenbiologischen Statistik¹⁾ voraus.

Mac Leod²⁾ hat das Verdienst, ein Verfahren angegeben zu haben, durch das für die Berechnung der Einfluß der im Wechsel der Jahreszeit eintretenden Veränderungen von Flora und Insektenfauna auf das statistisch abzuleitende Endresultat eliminiert werden kann. Er erreicht dies dadurch, daß die zu Gebote stehenden Einzeldaten in ebensoviele Reihen geteilt werden, als Beobachtungsmomente vorhanden sind, und dann für jede Reihe gesondert die Verhältniszahl berechnet wird, in welcher die einzelne Blumenklasse einerseits von der Gesamtheit der Insekten, andererseits von der im Sinne der Müllerschen Theorie zugehörigen Insektenkategorie besucht wird. Letztere Zahl muß dann in allen Monatsreihen größer ausfallen, als die entsprechende Verhältniszahl für die Besuche der Insektengesamtheit, sofern die Theorie zutrifft. Obgleich Mac Leod sein Berechnungsverfahren ausführlich unter Beifügung zahlreicher Kurven erläuterte, gelangte seine Methode doch nicht zu allgemeinerer Anwendung. Vorzugsweise dürfte daran der Umstand schuld sein, daß die Teilung in Monatsreihen eine sehr große Zahl von Einzeldaten voraussetzt und dadurch die Anwendungsfähigkeit der Methode stark beeinträchtigt wird. Auch ist die von Mac Leod beabsichtigte Eliminierung der variablen Faktoren im Grunde nicht vollständig erreichbar, da sowohl die Blumenarten als die an ihnen fliegenden Insekten im Laufe selbst des einzelnen Monats einem allmählichen Wechsel unterliegen.

Ich versuchte in der schon erwähnten Arbeit die Methode Mac Leods dadurch zu vereinfachen, daß ich die 7 bis 8 verschiedenen Blumenanpassungsstufen Müllers, die ja durch zahlreiche Uebergangsformen miteinander zusammenhängen, zu drei größeren Hauptkategorien zusammenzog und dann die Besuche statistisch feststellte, die diesen Kategorien von den allo-, hemi- und eutropen Bestäubern abgestattet werden. Auch an den so zusammengezogenen Reihen ließ sich immer noch die Uebereinstimmung der Zahlenergebnisse mit der Theorie — selbst bei geringfügigerem Umfange der Einzeldaten — in ziemlich befriedigender Weise feststellen.

Naturgemäß läßt sich die Teilung in Reihen auch nach größeren Zeitabschnitten als gerade nach Monaten vornehmen. Unter

¹⁾ Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg XXXI, 1890, S. 1—63.

²⁾ Bot. Jaarboek Dodonaea I, 1889, p. 19—90.

diesem Gesichtspunkt habe ich die von Robertson in Illinois gesammelten Einzelbeobachtungen nach den Jahreszeiten Frühling, Sommer und Herbst in drei Reihen gesondert und auf letztere die Berechnungsmethode von Mac Leod angewendet.

Es ist dann möglich, nicht nur im Sinne des eben genannten Forschers die Konstanz der Ergebnisse, d. h. den jedesmaligen Ueberschuß der Besuche von speziell angepaßten Besuchergruppen über die der Insektengesamtheit zu prüfen, sondern auch die relativen Aenderungen der Blumenauswahl im Wechsel der Jahreszeit vom Frühling bis Herbst zahlenmäßig zu verfolgen.

Es erhellt dies aus der folgenden Zusammenstellung, die die von mir aus den Beobachtungen Robertsons abgeleiteten Verhältniszahlen für die Besuche der Bestäuber Gesamtheit (I), sowie der allotropen (II), der hemitropen (III) und der eutropen (IV) Bestäuber in Prozenten des Gesamtbesuchs im Frühling, Sommer und Herbst enthält.

Die entscheidenden Zahlen sind durch fetten Druck kenntlich gemacht.

Uebersicht der in Illinois beobachteten Blumenbesuche.

I. Besuche der Bestäuber Gesamtheit:

	Im Frühling:	Im Sommer:	Im Herbst:
An Blumen niederer Anpassung	66,5 %	46,1 %	20,9 %
„ „ mittlerer „	16,9 %	34,2 %	67,0 %
„ „ höchster „	16,6 %	19,7 %	12,1 %
	100,0 %	100,0 %	100,0 %

II. Besuche der allotropen Bestäuber:

An Blumen niederer Anpassung	87,2 %	61,8 %	39,1 %
„ „ mittlerer „	9,9 %	34,2 %	58,5 %
„ „ höchster „	2,9 %	4,0 %	2,4 %
	100,0 %	100,0 %	100,0 %

III. Besuche der hemitropen Bestäuber:

An Blumen niederer Anpassung	67,7 %	42,7 %	11,8 %
„ „ mittlerer „	17,5 %	33,5 %	73,9 %
„ „ höchster „	14,8 %	23,8 %	14,3 %
	100,0 %	100,0 %	100,0 %

IV. Besuche der entropen Bestäuber:

	Im Frühling:	Im Sommer:	Im Herbst:
An Blumen niederer Anpassung	32,0 %	17,5 %	2,4 %
„ „ mittlerer „	26,1 %	35,7 %	70,1 %
„ „ höchster „	41,9 %	46,8 %	27,5 %
	100,0 %	100,0 %	100,0 %

In den aufgestellten drei Reihen stimmen die entscheidenden Zahlen in einem einzigen Falle nicht mit den Forderungen der Theorie überein, indem die Besuche der hemitropen Bestäuber an den Blumen gleicher Anpassungsstufe im Sommer (33,5) um ein Geringes hinter dem Grenzwert (34,2) zurückbleiben. In den acht übrigen Fällen herrscht Uebereinstimmung.

Außerdem wird durch die obigen Zahlen die schon erwähnte Gesetzmäßigkeit bewiesen, indem allgemein die Besuche an den allotropen Blumen vom Frühling zum Herbst abnehmen, dagegen die Besuche an den hemitropen Blumen in gleicher Zeitfolge zunehmen, während die Besuche an den entropen Blumen im Sommer ein Maximum aufweisen.

Zum Vergleich mit diesem für Nordamerika festgestellten Befunde wollen wir nun den Blumenbesuch der Insekten im Wechsel der Jahreszeit auch für ein mitteleuropäisches Gebiet festzustellen suchen.

Behufs Ermittlung der Insektenflugzeiten innerhalb eines solchen Gebiets habe ich mich nach einer Quelle umgesehen, welche Beobachtungen darüber in möglichst großem Umfange enthält und von den bisher angestellten blumenstatistischen Untersuchungen unabhängig ist.

Eine solche Quelle bietet das umfangreiche Werk von Karl Fritsch „Jährliche Periode der Insektenfauna von Oesterreich-Ungarn“, das in sechs Teilen von der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien in den Jahren 1875—1880 herausgegeben wurde.

Nach den Angaben von Fritsch, die vorzugsweise auf Beobachtungen bei Wien und Salzburg sowie an anderen Stationen Oesterreich-Ungarns beruhen, wurden für die hier in Betracht kommenden Insektengruppen vom März bis zum Oktober die in der folgenden Uebersichtstabelle zusammengestellten Häufigkeitszahlen¹⁾ ermittelt.

¹⁾ Die betreffenden Zahlen sind folgenden Stellen des zitierten Werkes entnommen: No. 1 und 2 aus II (Coleoptera), p. 116—117; No. 3 und 4 aus I (Diptera), p. 72—73; No. 5 und 6 aus III (Hymenoptera), p. 53—54; No. 7 und 8 aus IV (Rhopalocera), p. 63—64; No. 9 bis 16 aus III, p. 53—54; No. 17 und 18 aus I (Diptera), p. 72—73 und No. 19 und 20 aus IV, 2 (Heterocera), p. 97—98.

In der einen Horizontalreihe ist jedesmal die Zahl der Insektenarten angegeben, die in den einzelnen Monaten beobachtet wurden (Artenverteilung), die darunter stehende Reihe gibt die Frequenz an, d. h. die Zahl von Beobachtungstagen, an denen Individuen der aufgenommenen Arten zur Beobachtung gelangten. Die Maximumzahlen sind in der beigelegten Tabelle durch fetten Druck hervorgehoben.

Uebersicht der jährlichen Erscheinungsperiode von Insekten
Oesterreich-Ungarns
(nach Fritsch).

	März	Apr.	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.
1. Coleoptera (Artv.)	198	306	467	400	200	173	110	100
2. „ (Freq.)	324	688	1060	789	372	220	200	206
3. Diptera (Artv.)	55	112	263	289	233	256	203	154
4. „ (Freq.)	471	1003	1826	1070	737	1176	1711	2320
5. Hymenoptera (Artv.)	29	72	145	160	160	175	99	43
6. „ (Freq.)	224	714	1597	2236	2159	2451	1779	1230
7. Rhopalocera (Artv.)	10	28	43	69	72	55	34	20
8. „ (Freq.)	110	284	294	471	511	494	590	320
9. Apidae (Artv.)	20	41	59	77	71	85	53	21
10. „ (Freq.)	154	513	956	1340	1104	1273	1259	852
11. Vespidae (Artv.)	2	5	6	7	8	7	9	5
12. „ (Freq.)	14	32	53	60	59	115	88	101
13. Crabronidae (Artv.)	1	2	14	21	33	38	22	13
14. „ (Freq.)	4	6	65	189	393	478	223	158
15. Tenthredinidae (Artv.)	6	22	58	45	35	32	6	2
16. „ (Freq.)	44	116	337	341	221	260	65	25
17. Syrphidae (Artv.)	10	40	71	65	54	67	59	32
18. „ (Freq.)	96	372	395	252	176	355	662	683
19. Sphingidae (Artv.)	—	1	5	20	20	12	9	2
20. „ (Freq.)	—	2	26	85	132	116	99	27

Für die Mehrzahl der Insektengruppen hat Fritsch auch phänologische Kurven konstruiert, auf deren Verlauf es hier vorzugsweise ankommt. Die Uebereinstimmung zwischen den aus der monatlichen Verteilung der Arten und aus der Frequenz gewonnenen Zahlenwerten ist eine ziemlich gute. So fällt z. B. für die Apiden (nach den Reihen 9 und 10) übereinstimmend das erste Hauptmaximum auf den Juni, ein zweites auf den August. Desgleichen läßt die Syrphidenkurve zwei Gipfelpunkte erkennen, von denen der erste im Frühjahr, der zweite in der herbstlichen Jahreszeit erreicht wird. Frühzeitige Maxima zeigen sich bei den Tenthrediniden (nach No. 15 und 16) und Käfern (nach No. 1 und 2), späteintretende

bei den Vespiden (No. 11 und 12) und den Crabroniden (Nr. 13 und 14). Ungleichmäßigkeit in der Lage des Maximums tritt bei den Tagfaltern (nach No. 7 und 8) hervor, von denen die Mehrzahl der Arten im Juli fliegt, während ihre größte, individuelle Häufigkeit im September beobachtet wurde; doch liegen die Frequenzwerte für den Juli (511) und August (494) nicht weit vom Gipfelpunkt (590) entfernt. Eine ähnliche Unregelmäßigkeit zeigen die Dipteren (No. 3 und 4) als Gesamtgruppe. Das Maximum der Sphingiden fliegt im Sommer (nach No. 19 und 20).

Das Obige zusammenfassend läßt sich sagen, daß nach Ausweis der Tabellen von Fritsch im Frühjahr die allotropen Insekten (Käfer, kurzrüßlige Hymenopteren wie z. B. die Tenthrediniden u. a.), im Herbst die hemitropen (Crabroniden, Vespiden, teilweise auch Syrphiden und Falter) und im Sommer die eutropen Bestäuber (Apiden, Schwärmer) im großen und ganzen das Uebergewicht haben.

Trotz der großen Verschiedenheit zwischen der Insektenfauna Oesterreich-Ungarns und Nordamerikas stimmen also die Hauptflugzeiten der blumenbesuchenden Insekten in beiden Gebieten in bemerkenswerter Weise überein, da auch in Illinois nach Robertson die Flugperioden ganz ähnlich sind.

Um ferner die Blütezeiten eines bestimmt umgrenzten, mitteleuropäischen Gebiets festzustellen, wählte ich als Material die in der Provinz Brandenburg einheimischen Blütenpflanzen. Von den in der Flora dieses Gebietes von Prof. Ascherson aufgezählten 1204 Phanerogamen gehören 890 Arten zu den Entomophilen, die hier ausschließlich in Betracht kommen. Diese verteilen sich in folgender Weise auf die verschiedenen Blumenkategorien:

	Zahl der Arten:		Zahl der Arten:
Pollenblumen (Po)	90	Allotrope Blumen .	348
Blumen mit offenem Honig (A)	92		
Blumen mit teilweise verstecktem Honig (AB) .	166		
Blumen mit völlig geborgenem Honig (B) . .	174	Hemitrope Blumen	305
Blumengesellschaften (B')	131		
Bienen- und Hummelblumen (H)	202	Eutrope Blumen	237
Falterblumen (F)	35		
			Sa. 890

Die 890 entomophilen Arten wurden nach ihrer monatlichen Blütezeit geordnet und dann monatsweise zusammengezählt. Hierbei ergab sich für die Blütenklassen der Po, A, AB usw. folgende Verteilung der Arten auf die einzelnen Monate:

Verteilung der Arten nach der monatlichen Blütezeit
(in der Provinz Brandenburg).

	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr
Po	3	5	29	57	72	53	42	4	—	—	265
A	1	7	33	54	62	54	36	3	—	—	250
AB	14	42	102	111	91	72	48	21	4	2	507
B	6	26	77	122	122	106	50	23	1	—	533
B'	4	7	20	58	110	104	82	15	5	—	405
H	8	29	76	152	148	105	58	10	—	—	586
F	—	2	11	26	23	16	11	2	—	—	91
Sa.	36	118	348	586	628	510	327	78	10	2	2637

Hiernach fällt der Hauptgipfel der Blühkurve für die Entomophilen der Provinz Brandenburg auf den Monat Juli, während in Illinois das Blühmaximum derselben nach Robertson erst im August eintritt. Eine ähnliche Beschleunigung der durchschnittlichen Hauptblühphase zeigt sich auch bei den Blumengesellschaften der Compositen, deren Blühkurve ihren Gipfelpunkt in Illinois gegen Ende August und Anfang September, in der Provinz Brandenburg dagegen schon im Juli und August erreicht; doch setzt sich auch hier das Blühen zahlreicher Arten noch weit in den September fort.

Faßt man die Monate März bis Mai als Frühling, Juni und Juli als Sommer und die Monate August bis Oktober als Herbst zusammen und addiert für jede Hauptjahreszeit und Hauptblumenklasse die oben angeführten Zahlen des monatlichen Vorkommens, so läßt sich die Häufigkeit der drei Hauptblumenklassen im Frühling, Sommer und Herbst durch folgende Zahlen abschätzen:

	Gesamt- frequenz:	Frequenz		
		im Frühjahr:	im Sommer:	im Herbst:
Allotrope Blumen	1016	236	447	333
Hemitrope Blumen	932	140	412	380
Eutrope Blumen	677	126	349	202
Sa.	2625	502	1208	915

Oder in Prozenten des Gesamtvorkommens:

	Gesamt- frequenz:	Frequenz		
		im Frühjahr:	im Sommer:	im Herbst:
Allotrope Blumen	38,7 %	47,0 %	37,0 %	36,4 %
Hemitrope Blumen	35,6 %	27,9 %	34,1 %	41,5 %
Eutrope Blumen	25,7 %	25,1 %	28,9 %	22,1 %
Sa.	100,0 %	100,0 %	100,0 %	100,0 %

Die entscheidenden, auch hier fettgedruckten Zahlen lassen erkennen, daß im Frühling die allotropen, im Herbst die hemitropen und im Sommer die eutropen Blumen das relative Uebergewicht haben. Es ist diese Tatsache um so bemerkenswerter, als auch für die blumenbesuchenden Insekten — nach den Zählungen von Fritsch — ein Ueberwiegen der allotropen Formen im Frühjahr usw. in ganz übereinstimmender Weise nachzuweisen ist.

Die Hauptfrage ist jetzt die, ob in der Mark Brandenburg die Blumenwahl der Insekten während der drei Hauptjahreszeiten in genau derselben Weise erfolgt, wie in Nordamerika.

Behufs Beantwortung dieser Frage habe ich den tatsächlich beobachteten Insektenbesuch der entomophilen 890 Phanerogamen der Provinz Brandenburg nach den in der Literatur vorhandenen Angaben zahlengemäß ermittelt. Dazu wurde der zweite Band des blütenbiologischen Handbuchs von Knuth als Quelle benutzt, indem die dort für die einzelnen Blumenarten aufgeführten Besuchsfälle gezählt und die Ergebnisse für jede Blumenklasse und Jahreszeit¹⁾ kategorienweise zusammengefaßt wurden. Dabei konnten alle aus Nord- und Mitteldeutschland angegebenen Besuchsfälle berücksichtigt werden, da im allgemeinen für dieses Gebiet ähnliche blüten-ökologische Verhältnisse anzunehmen sind. Im ganzen wurde ein Gesamtmaterial von 10574 Einzeldaten der statistischen Berechnung unterworfen, das sich auf 669 in der Mark Brandenburg und zugleich in den Nachbargebieten einheimische Phanerogamen bezieht. Von den übrigen (221) Entomophilen der Provinz Brandenburg lagen keine Angaben über Insektenbesuch vor.

Da es an vorliegender Stelle zu viel Raum beanspruchen würde, die im Handbuch von Knuth aufgezählten Besuche für die in Betracht kommenden 669 Pflanzenarten im einzelnen anzuführen, muß es genügen, hier nur die Hauptergebnisse der Zählungen mitzuteilen. Dieselben sind in folgenden vier Tabellen vereinigt, die den im 3. Bande des blütenbiologischen Handbuchs (III, 2. S. 502 bis 512) gegebenen Uebersichten entsprechen.

¹⁾ Die Blumenklasse, der die einzelne Art zugezählt wurde, ist aus den Angaben in Knuths Handbuch zu entnehmen. Schwieriger ist die Entscheidung, ob eine Blumenart als Frühlings-, Sommer- oder Herbstblume gezählt werden soll. Als maßgebend betrachte ich das Datum, an welchem für die betreffende Blumenart Insektenbesuche konstatiert worden sind. Dazu wurden in erster Linie die Angaben Hermann Müllers in den Verhandl. des naturh. Ver. d. Preuß. Rheinl. u. Westf. 1878—1882 benutzt. In Fällen, wo diese Angaben fehlten, wurden die monatlichen Blütezeiten nach der Flora von Prof. Ascherson, sowie die von Fritsch für Wien angegebenen mittleren Aufblühzeiten als Norm angenommen.

Tabelle I. Insektenbesuche an Frühjahrsblumen in Nord- und Mitteldeutschland (205 Arten).

Besucht wurden	Von Bestäubern im allgemeinen:	Von allotropen Bestäubern:	Von hemitropen Bestäubern:	Von eutropen Bestäubern:
Die Blumen niederer				
Anpassung	1920	802	896	222
Die Blumen mittlerer				
Anpassung	768	175	405	188
Die Blumen höchster				
Anpassung	575	16	178	381
Zahl der Besuche: Sa.	3263	993	1479	791

Tabelle II. Insektenbesuche an Sommerblumen in Nord- und Mitteldeutschland (286 Arten).

Besucht wurden	Von Bestäubern im allgemeinen:	Von allotropen Bestäubern:	Von hemitropen Bestäubern:	Von eutropen Bestäubern:
Die Blumen niederer				
Anpassung	1712	702	889	121
Die Blumen mittlerer				
Anpassung	1582	406	868	308
Die Blumen höchster				
Anpassung	905	71	367	467
Zahl der Besuche: Sa.	4199	1179	2124	896

Tabelle III. Insektenbesuche an Herbstblumen in Nord- und Mitteldeutschland (178 Arten).

Besucht wurden	Von Bestäubern im allgemeinen:	Von allotropen Bestäubern:	Von hemitropen Bestäubern:	Von eutropen Bestäubern:
Die Blumen niederer				
Anpassung	429	205	186	38
Die Blumen mittlerer				
Anpassung	2157	374	1252	531
Die Blumen höchster				
Anpassung	526	48	184	294
Zahl der Besuche: Sa.	3112	627	1622	863

Aus den vorangehenden Tabellen I bis III ergibt sich für Nord- und Mitteldeutschland folgende Uebersicht des Blumenbesuchs der Insekten im Wechsel der Jahreszeit, wobei des bequemerem Vergleichs wegen auch die für Illinois nach Robertson erhaltenen Ergebnisse beigelegt sind (s. Tab. IV).

Tabelle IV. Vergleich des Blumenbesuchs der Insekten
im Wechsel der Jahreszeit nach Beobachtungen
in Deutschland und in Illinois.
(In Prozenten des jahreszeitlichen Gesamtbesuchs.)

a. Besuche der Bestäuber im allgemeinen:

1. An Blumen niederer Anpassung	im Frühling:	im Sommer:	im Herbst:	Bemerkungen:
In Illinois	66,5	46,1	20,9	Die Werte fallen übereinstimmend vom Frühjahr zum Herbst.
In Deutschland . .	58,8	40,8	13,8	
Diff.	+7,7	+5,3	+7,1	
2. An Blumen mittlerer Anpassung	im Frühling:	im Sommer:	im Herbst:	Bemerkungen:
In Illinois	16,9	34,2	67,0	Die Werte steigen übereinstimmend vom Frühjahr zum Herbst.
In Deutschland . .	23,5	37,7	69,3	
Diff.	-6,6	-3,5	-2,3	
3. An Blumen höchster Anpassung	im Frühling:	im Sommer:	im Herbst:	Bemerkungen:
In Illinois	16,6	19,7	12,1	Die Werte erreichen übereinstimmend im Sommer das Maximum.
In Deutschland . .	17,7	21,5	16,9	
Diff.	-1,1	-1,8	-4,8	

b. Besuche der allotropen Bestäuber:

1. An Blumen niederer Anpassung	im Frühling:	im Sommer:	im Herbst:	Bemerkungen:
In Illinois	87,2	61,8	39,1	Die Werte fallen übereinstimmend vom Frühjahr zum Herbst.
In Deutschland . .	80,7	59,6	32,7	
Diff.	+6,5	+2,2	+6,4	
2. An Blumen mittlerer Anpassung	im Frühling:	im Sommer:	im Herbst:	Bemerkungen:
In Illinois	9,9	34,2	58,5	Die Werte steigen übereinstimmend vom Frühjahr zum Herbst.
In Deutschland . .	17,6	34,4	59,7	
Diff.	-7,7	-0,2	-1,2	
3. An Blumen höchster Anpassung	im Frühling:	im Sommer:	im Herbst:	Bemerkungen:
In Illinois	2,9	4,0	2,4	Die Werte erreichen mit einer einzelnen Ausnahme (*) im Sommer das Maximum.
In Deutschland . .	1,7	6,0	7,6*	
Diff.	+1,2	-2,0	-5,2	

c. Besuche der hemitropen Bestäuber:

1. An Blumen niederer Anpassung	im Frühling:	im Sommer:	im Herbst:	Bemerkungen:
In Illinois	67,7	42,7	11,8	Die Werte fallen übereinstimmend vom Frühjahr zum Herbst.
In Deutschland . .	60,6	41,9	11,5	
Diff.	+7,1	+0,8	+0,3	

2. An Blumen mittlerer Anpassung	Im Frühling:	Im Sommer:	Im Herbst:	Bemerkungen:
In Illinois	17,5	33,5	73,9	Die Werte steigen übereinstimmend vom Frühjahr zum Herbst.
In Deutschland . .	27,4	40,9	77,1	
Diff.	—9,9	—7,4	—3,2	

3. An Blumen höchster Anpassung				
In Illinois	14,8	23,8	14,3	Die Werte erreichen übereinstimmend im Sommer das Maximum.
In Deutschland . .	12,0	17,2	11,4	
Diff.	+2,8	+6,6	+2,9	

d. Besuche der eutropen Bestäuber:

1. An Blumen niederer Anpassung	im Frühling:	im Sommer:	im Herbst:	Bemerkungen:
In Illinois	32,0	17,5	2,4	Die Werte fallen übereinstimmend vom Frühjahr zum Herbst.
In Deutschland . .	28,0	13,5	4,4	
Diff.	+4,0	+4,0	—2,0	

2. An Blumen mittlerer Anpassung				
In Illinois	26,1	35,7	70,1	Die Werte steigen übereinstimmend vom Frühjahr zum Herbst.
In Deutschland . .	23,8	34,4	61,5	
Diff.	+2,3	+1,3	+8,6	

3. An Blumen höchster Anpassung				
In Illinois	41,9	46,8	27,5	Die Werte erreichen übereinstimmend im Sommer das Maximum.
In Deutschland . .	48,2	52,1	34,1	
Diff.	—6,3	—5,3	—6,6	

Die zusammenfassende Tabelle IV läßt zwischen den früher für Nordamerika und jetzt für Deutschland gewonnenen blumenstatistischen Daten eine Uebereinstimmung erkennen, die als überraschend bezeichnet werden darf. Ein absolutes Zusammenfallen der Parallelwerte ist bei der Ungleichheit des zugrunde gelegten Materials von vornherein ausgeschlossen. Trotzdem betragen die Abweichungen im Mittel nur $\pm 4,28\%$. Diese Zahl gibt zugleich einen Maßstab für die Genauigkeit derartiger statistischer Erhebungen. Das in gleichem Sinne erfolgende Steigen und Fallen der Zahlwerte — bez. der mit ihrer Hilfe leicht konstruierbaren Kurven — läßt übereinstimmend bei den allotropen Blumen das Maximum des Besuchs im Frühjahr, bei den hemitropen ebenso im Herbst und bei den höchstangepaßten, eutropen Blumen im Sommer hervortreten. Nur in einem einzigen Fall unter 72 Fällen ergibt sich ein von der Theorie abweichender Wert — nämlich unter b3 die Zahl 7,6, die kleiner als 6 sein müßte.

Außerdem verdient Beachtung, daß die schon mehrfach berührten Harmoniebeziehungen, infolge deren jede Spezialgruppe von Bestäubern die ihr zugehörigen Blumenformen in stärkerem Verhältnis¹⁾ besucht, als es seitens der Besuchergesamtheit geschieht, auch im Wechsel der Jahreszeit keine Aenderung erleiden. Wir dürfen daher fernerhin diese Beziehungen als für Nordamerika und Deutschland in gleicher Weise gültig betrachten.

Es bleibt noch zu erörtern, inwiefern die in den verschiedenen Jahreszeiten beobachteten Maxima des Insektenbesuchs einer biologischen Notwendigkeit entsprechen — d. h. weshalb z. B. die allotropen Blumen nicht erst im Herbst einen Ueberschuß von Besuchen erfahren oder die hemitropen Blumen schon im Frühjahr?

Hierbei kommen zunächst folgende durch die vorangehende, statistische Untersuchung bewiesene Tatsachen in Betracht:

1. Für jede Hauptanpassungsstufe von Blumen hängt die verhältnismäßige Zahl von Arten, die im Frühjahr, Sommer oder Herbst blühen, mit der Gesamteinrichtung dieser Blumen in bestimmter Weise zusammen. Die am leichtesten zugänglichen, den Nektar in geringster Tiefe bergenden Blumen stehen im Frühjahr auf der Höhe ihrer Entwicklung, dann folgen im Sommer die höchstorganisierten Blumenformen mit tiefsten Honigquellen und komplizierten Bestäubungsmechanismen; endlich ist der Herbst die Hauptentfaltungszeit für die mittleren, die beiden Extreme verbindenden Blumenorganisationen.

2. Eine ganz ähnliche Art der jahreszeitlichen Verteilung wie für die Blumen gilt auch für die drei biologischen Hauptklassen der Bestäuber, indem im Frühjahr die kurzrüßigen, am wenigsten blumentüchtigen Insekten vorherrschen, dann im Sommer die langrüßigen und geschicktesten Bestäuber an die Spitze treten und diese endlich im Herbst durch die Formen mittleren Anpassungsgrades abgelöst werden. Freilich erscheinen innerhalb eines gegebenen Faunengebiets die hier maßgebenden Häufigkeitsverhältnisse wegen der fast unübersehbaren Zahl der Insekten viel weniger durchsichtig als innerhalb der Flora, die eine viel geringere Zahl von Formen darbietet.

3. Die unter 1 und 2 aufgeführten Tatsachen haben zur Folge, daß auch der Verkehr der Insekten an den Blumen in jeder Jahreszeit sich nach den festliegenden Häufigkeitsverhältnissen richtet und

¹⁾ Vgl. die fettgedruckten Zahlen in der Tabelle IV mit den Parallelwerten unter a derselben Tabelle.

die Zahl der zur Beobachtung gelangenden Besuche im Frühling, Sommer und Herbst entsprechende, für die jedesmalige Jahreszeit charakteristische Maxima erkennen läßt.

Wir wissen ferner, daß in hochnordischen Ländern die allotropen Blumen aus den Klassen A, AB usw. und die kurzrüßigen Besucher aus der Ordnung der Dipteren in auffallender Weise überwiegen, in südlicheren Breiten dagegen eine deutliche Zunahme sowohl der Hummel- und Falterblumen als der langrüßigen Apiden und Sphingiden nachgewiesen werden kann. In Gebieten mit gemäßigttem Klima wie in Zentraleuropa und dem mittleren Nordamerika erscheinen daher die allotropen Blumen und Bestäuber als ein boreales Element, das vorzugsweise durch die Art der Ueberwinterung bestimmt wird und sich rasch bei steigender Wärme im Frühjahr zu entwickeln vermag, ebenso die eutropen Formen als eine Lebensgenossenschaft des Südens, die nur bei höchsten Sommertemperaturen gedeiht, während die für mittlere Breiten am meisten charakteristische Gruppe der hemitropen Formen eine möglichst lange Dauer der jährlichen Entwicklungsperiode beansprucht und daher erst im Herbst zur Herrschaft gelangt, bis der Eintritt des Frostes auch sie in Ruhezustand versetzt.

Offenbar stehen die phänologischen Anpassungen, die das gleichzeitige Erscheinen bestimmter Blumenarten und der entsprechenden Bestäuber innerhalb desselben Gebiets bedingen, und diejenigen Anpassungen, die in klimatisch verschiedenen Zonen eine harmonisch abgestimmte Blumenflora und Bestäuberfauna hervorgerufen haben, miteinander in vollkommener Uebereinstimmung. Wir müssen dies als Tatsache anerkennen, obgleich uns die bedingenden Ursachen dieser Anpassungen im Grunde ebenso unbekannt sind, wie das Zustandekommen der wunderbaren Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Blumenbestäubern überhaupt.

Robertson hat in der oben erwähnten Abhandlung in scharfsinniger Weise versucht, den phänologischen Parallelismus der Flora und der anthophilen Insektenfauna aus dem gegenseitigen Wettbewerb der verschiedenen Blumen eines Gebiets um einen möglichst günstigen Bestäuberbesuch zu erklären. Er setzt dabei eine fortgesetzte Variation in der Blütezeit der Pflanzen voraus, bis diejenige Erscheinungsphase erreicht war, die die größten Chancen für Eintritt der Fremdbestäubung durch die gleichzeitig schwärmenden, bestangepaßten Bestäuber darbot. So meint er z. B., daß *Collinsia verna* deshalb von den Blühgewohnheiten anderer Scrophulariaceen, die spät blühen, abgewichen sei und sich in einen Frühjahrsblüher

34 E. Loew: Der Blumenbesuch der Insekten im Wechsel der Jahreszeit.

verwandelt habe, damit ihre Blumen von gewissen frühzeitig im Jahre erscheinenden *Osmia*-Arten als den wirksamsten Bestäubern in ausreichender Weise besucht werden könnten. Für ihn ist also das Blühen der Pflanzen gewissermaßen die abhängige Variable, die Erscheinungszeit der Insekten die unabhängig Veränderliche einer sonst unbekannten Funktion. Ich halte diese Anschauung aus zwei Hauptgründen für ungerechtfertigt. Erstens hängen offenbar hochangepaßte Bestäuber, wie die Apiden, biologisch in stärkerem Grade von den Blumen ab, als letztere von ihren zugehörigen Bestäubern, da ja durch Verhinderung der Fremdbestäubung die Existenz der betreffenden Blumenarten bei weitem nicht so stark beeinträchtigt wird, als umgekehrt durch Aufhebung des Blumenbesuchs die Existenz der Bienen. Zweitens hängen Blühphase der Pflanzen und Flugzeiten der Insekten von derartig komplexen, ökologischen Faktoren ab, daß die Annahme einer durchgreifenden Regulierung der Blütezeit durch die Flugperiode der zugehörigen Blumenbesucher uns als eine einseitig übertriebene Auffassung erscheint. An dem tatsächlichen Parallelismus der in Rede stehenden phänologischen Vorgänge im Wechsel der Jahreszeit kann jedoch nach den oben mitgeteilten Ergebnissen der Statistik kaum ein Zweifel bestehen!

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Botanischen Vereins Berlin Brandenburg](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [47](#)

Autor(en)/Author(s): Loew Ernst

Artikel/Article: [Der Blumenbesuch der Insekten im Wechsel der Jahreszeit. 20-34](#)