©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Nationalpark Hohe Tauern
Bd. 4 (1998): 159-174

Habitatpräferenzen alpiner Hummelarten (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*, *Psithyrus*): Meereshöhe und Lage im Gebirgsrelief als Faktoren der Nischentrennung

Johann Neumayer

Eingelangt am 30.01.1998

1 Zusammenfassung

Abgesehen von der Blüten-Besucher-Ebene spielen auch Phänologie und Habitatpräferenzen eine wesentliche Rolle für die Ressourcenaufteilung von Hummelarten. Phänologische Unterschiede treten in Gebirgsregionen wegen der kurzen Vegetationszeit wenig in Erscheinung. Dagegen sind die Höhe und die Lage im Gebirgsrelief (Nord- oder Südabdachung eines Gebirgszuges) wichtige Parameter der Habitate von Hummeln. Die Gemeinschaft von Hummeln und Schmarotzerhummeln im Untersuchungsgebiet (Fuscher Tal, Seidlwinkltal und Oberes Mölltal, jeweils über 1900 m) umfaßt 23 Arten. Unter Einbeziehung der tieferen Lagen sind 28 Arten in diesen drei Tauerntälern nachgewiesen. Das sind 62 Prozent aller in Österreich vorkommenden Arten. Damit weist das Untersuchungsgebiet eine der höchsten Hummelartenzahlen auf, die bisher für ein Areal dieser Größe in der Literatur erwähnt wurden.

Von den 23 Arten, die über 1900 m gefunden werden konnten, sind 18 in diesen Höhenlagen sicher autochthon, während von fünf weiteren Arten nur einzelne Individuen eingeflogen waren. Drei Arten zeigten eine deutliche Präferenz für die Südhänge südlich des Alpenhauptkammes. Eine Art (*Bombus mesomelas*) erreichte hier die Nordgrenze ihrer Verbreitung.

Bezüglich der Höhenverbreitung konnten drei Gruppen an Arten unterschieden werden: *Bombus mendax* und *B. alpinus* bevorzugten die Höhen über 2500 m, drei Arten kamen über einen weiten Höhenbereich bis 2700 m vor, während die übrigen kaum über 2300 m hinauf nachgewiesen werden konnten.

Es konnte gezeigt werden, daß die Präferenzen für Flächen in verschiedener Höhenlage und unterschiedlicher Position im Gebirgsrelief wesentliche Faktoren der Habitataufteilung und damit auch der Ressourcenaufteilung darstellen. Als weitere Faktoren werden Präferenzen für bestimmte Blumentypen und Corollalängen sowie die Rolle phänologischer Unterschiede im Gebirge diskutiert.

2 Summary

Habitat preferences of alpine bumblebee species (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*, *Psithyrus*): The role of elevation and exposition

Aside from flower-visitation, the level of phenological differences and habitat preferences plays an important role in partitioning resources among bumblebee species. Phenological differences are slight in mountainous areas because of short vegetation periods; but altitude and aspect in the mountain relief (northern or southern slope of a mountain range) are important factors for bumblebee habitats. The community of bumblebees and cuckoo-bumblebees in the study area (Fuscher Tal, Seidlwinkltal and Oberes Mölltal, all above 1900 m) consists of 23 species. If the lower elevations are included, the occurrence of 28 species in these three Tauern valleys is verified. These are 62 percent of all species occurring in Austria. So the study area has one of the highest species numbers ever mentioned in the literature for an area with similar dimensions.

18 of the 23 species, that could be found above 1900m, are definitely indigenous at these elevations. Individuals of five further species only had flown into the area and were not resident.

Three species showed a significant preference for southern slopes south of the main ridge of the Central Alps, one species (*Bombus mesomelas*) reached the northern border of its range.

Concerning preference for distinct altitudes, three groups of species could be distinguished. *Bombus mendax* and *B. alpinus* preferred altitudes higher than 2500 m, three species occurred in a wide range of elevations up to 2700 m above sea level, while the remaining species hardly occurred above 2300 m.

It could be shown that preferences for sites at different altitude and with different position in the mountain relief are main factors of habitat partitioning. As additional factors, preferences for various flower types and corolla lengths as well as the role of phenological differences in mountain areas are discussed.

3 Keywords

© Nationalpark Hohe Tauern, download unter www.biologiezentrum.at

Hohe Tauern National Park, Großglockner, bumblebees, preference, exposition, elevation, flower-visitation, alpine zone, *Bombus, Psithyrus*

4 Einleitung

Die höchsten Artenzahlen von Hummeln (*Bombus*, im folgenden abgekürzt als „*B.*") und Schmarotzerhummeln (*Psithyrus*, abgekürzt „*P* ") sind in kühl-gemäßigten bzw. kalten Klimaten zu finden. Unter diesen wiederum zeichnen sich besonders die Gebirgsregionen durch eine große Artenvielfalt aus (OBESO 1992, PITTIONI 1937, WILLIAMS 1991). In diesen Gebieten stellen sie neben den Dipteren (TOTLAND 1993) einen wesentlichen Teil des Bestäuberspektrums und viele Pflanzenarten sind obligat auf Hummeln als Pollenvektoren angewiesen. Wegen der großen Zahl sympatrisch vorkommender Hummelarten stellt sich die Frage, welche Faktoren wesentlich für die Einnischung und die Vermeidung möglicher Konkurrenz sind. Mechanismen, die auf Ebene der Blüten-Blütenbesucher-Beziehung zu einer Ressourcenaufteilung führen, sind intensiv untersucht (HEINRICH 1979). So spielt die Länge der Proboscis eine wesentliche Rolle für die Auswahl an Blüten, die ökonomisch genutzt werden können (INOUYE 1980, PLOWRIGHT & PLOWRIGHT 1997). Auch kommen verschiedene Grade spezialisierten Blütenbesuchsverhaltens vor, bis hin zur Oligolektie an Arten nur einer Gattung (LØKEN 1973).

Außerhalb der Blüten-Besucher-Ebene wurde die Rolle phänologischer Unterschiede und verschiedener Habitatpräferenzen diskutiert. Unterschiede in der phänologischen Entwicklung einzelner Hummelarten vermindern die potentiell mögliche Konkurrenz (NEUMAYER 1992). In Gebirgen gemäßigter Breiten dagegen sollten solche Unterschiede wesentlich weniger zutage treten, da die Vegetationszeit kaum länger ist als der Nestzyklus (vgl. NEUMAYER 1996). So kommen Arten mit obligat langer Nestentwicklungszeit über einer bestimmten Höhenstufe nicht mehr vor (VOITH 1985).

Unterschiede in den Habitatpräferenzen sind umstritten. Sie dürften im nicht gebirgigen Teil Europas nur für wenige seltene Arten bedeutend sein. In Gebirgsregionen spielen dagegen zwei Habitatfaktoren für viele Arten eine Rolle: Die Lage im Gebirgsrelief und die Meereshöhe. Ziel dieser Arbeit ist es, die Rolle dieser Faktoren näher zu bestimmen. Allein auf der Blüten-Besucher-Ebene lassen sich Artenzahlen, wie die im Gebiet gefundenen schwerlich erklären, es sei denn, Konkurrenz um Ressourcen fehlte ganz. Der massive Beflug von Hochstaudenbiotopen im Herbst (NEUMAYER 1996), legt allerdings die Annahme von Konkurrenz sehr nahe.

5 Untersuchungsgebiet und Methoden

Das Untersuchungsgebiet liegt in den Hohen Tauern in der näheren Umgebung der Großglockner-Hochalpenstraße. Es umfaßt Teile des hinteren Fuscher- und Seidlwinkltals und des oberen Mölltals. Die Aufnahme der Hummeldaten erfolgte mit zwei verschiedenen Methoden.

(1) Daten aus Beobachtungen des Blütenbesuches von Hummeln auf zehn Untersuchungsflächen wurden ausgewertet. Diese Untersuchungsflächen, die in Tabelle 1 charakterisiert sind, repräsentieren alle großen Vegetationseinheiten über der Waldgrenze, in denen in einer Vorstudie 1994 regelmäßig Hummeln beobachtet werden konnten. Sie lagen nord- und südseits des Tauern-Hauptkammes in Höhen zwischen 1930 m und 2585 m. Die angestrebte vollständige Erfassung wesentlicher Lebensräume sollte einen möglichst realistischen Einblick in die Populationsverhältnisse der Hummeln während des Jahresverlaufs geben.

Für jede Untersuchungsfläche wurden folgende Parameter erhoben: Meereshöhe, sämtliche insektenblütigen Pflanzenarten, Gräser und übrige Pflanzenarten, soweit es die Zuordnung zu einer Pflanzengesellschaft erforderte.

Ein Problem bei blütenökologischen Forschungen auf pflanzensoziologischem Raster ist die Verschiedenheit des Rasters der Pflanzensoziologie und der Kriterien, die für Blütenbesucher eine Rolle spielen (KRATOCHWIL 1987). Während eines Sammelfluges besucht eine Hummel oft

verschiedene Assoziationen, sofern in diesen die Pflanzenart vorkommt, die sie gerade besammelt. Wesentlich ist also die gerade besammelte Art, pflanzensoziologische Kriterien sind für Blütenbesucher ziemlich belanglos. Deshalb wurde auf eine genauestmögliche Charakterisierung teilweise verzichtet, wenn die für Hummeln bedeutsamen Pflanzenarten nicht assoziationsspezifisch waren (vgl. OBERDORFER 1990, REISIGL & KELLER 1987, 1989, RUNGE 1980). In diesem Fall wurde die Untersuchungsfläche nur bis auf den Verband oder die Klasse zugeordnet. So unterscheiden sich mehrere Pflanzengesellschaften des Androsacion alpinae nur in Arten, die für Hummeln keine Bedeutung haben, weshalb hier nur der Verband angegeben wird. Aus dem gleichen Grund wurde auf eine nähere Charakterisierung des „Nardetum" verzichtet. Mit der Verwendung eines Rasters, der den Kriterien der Blütenbesucher nahekommt und sich am Blütenangebot orientiert, ist auch eine bessere Vergleichbarkeit der Ergebnisse mit denen anderer Untersuchungen gegeben.

Nr.	**Lage**	**Pflanzensoziologische Charakterisierung**	**Höhenlage der Untersuchungsfläche (m NN)**	**Größe (m^2)**
1	Hexenküche	Zwergstrauchgebüsch (Rhododendro-Vaccinietum) + Bürstlingsrasen (Nardetum)	2070 m	1000
2	Oberes Naßfeld	Hochstaudenflur (Adenostyletalia)	2265 m	800
3	Fuscher Lacke	Bürstlingsrasen (Nardetum)	2200 m	1000
4	Fuscher Wegscheid	Krummseggenrasen (Caricetum curvulae)	2410 m	1000
5	Hochtor	Schuttgesellschaft (Androsacion alpinae)	2585 m	1000
6	Wallackhaus	Gemsheidespalier (Loiseleurio-Vaccinietum) + Krummseggenrasen (Caricetum curvulae)	2220 m	736
7	Guttal	Zwergstrauchgebüsch (Larici-Pinetum cembrae)	1940 m	1000
8	Guttal	Hochstaudenflur (Adenostyletalia)	1930 m	275
9	Guttal	Kalkbeeinflußter Rasen (Seslerio-Semperviretum) mit Elementen der Bürstlingsrasen (Nardetum)	1975 m	1000
10	Pockhorner Wiesen	Goldschwingel-Bergmahd (Festucetum paniculatae)	2020 m	1000

Tab. 1: Eigenschaften der Untersuchungsflächen

Table 1: Description of the study plots

Auf den Untersuchungsflächen wurden parallele Transekte mit vier Metern Abstand festgelegt. Alle Hummeln zwei Meter links und rechts des Transekts wurden aufgenommen. Die Aufnahmen erfolgten 1994 und 1995 während der gesamten Vegetationsperiode, beginnend mit der Schneeschmelze bzw. mit der Öffnung der Glocknerstraße (1994 am 12. Mai und 1995 am 1. Mai).

Alle Untersuchungsflächen wurden wöchentlich begangen. Ein Untersuchungstag umfaßte zwei Transektbegehungen je Fläche, je einmal zwischen 8.00 Uhr und 11.30 Uhr MEZ und einmal zwischen 12.00 Uhr und 15.30 Uhr MEZ. Dabei wurde die Reihenfolge der untersuchten Flächen von einem Untersuchungstag zum anderen planmäßig geändert, um den Einfluß eventueller Abundanzschwankungen mit der Tageszeit auszugleichen.

Insgesamt wurden die Hummeln 1994 auf jeder Fläche an 21 Tagen 42 mal erfaßt, 1995 erfolgten wegen des späteren Endes der Vegetationszeit 48 Erfassungen an 24 Tagen.

© Nationalpark Hohe Tauern, download unter www.biologiezentrum.at

Höhen-transekt	Datum	Höhentransekt - Strecke
1	29.07. und 31.07.1994	(N) Trauneralm (1600 m) - Pfandlscharte - Spielmann (3027 m) (S) Pricciuskapelle (1629 m) - Glocknerhaus - Spielmann (3027 m)
2	09.07 und 17.07.1995	(N) Trauneralm (1600 m) - Fuscher Törl - Brennkogel (3018 m) (S) Gipperalm (1600 m) - Käsereck - Hochtor - Brennkogel (3018 m)
3	17.06. und 25.06.1996	(N) unterhalb Litzlhofalm (1650 m) - oberhalb Hochtor (2700 m) (S) Mölltal (1600 m) - oberhalb Pockhorner Wiesen (2700 m)
4	17.08. und 20.08.1996	(N) Gasthof Piffalm (1624 m) - Fuscher Törl - Kloben (2938 m) (S) „Kräuterwand" (1600 m) - Guttal - Kloben (2938 m)

Tab. 2: Daten und Strecken der Höhentransekte

Table 2: Dates and routes of the transects along elevational gradients

(2) Zusätzlich zu den Daten aus den zehn Untersuchungsflächen standen noch Daten aus vier Höhentransektgängen zur Verfügung. Tabelle 2 erläutert den Streckenverlauf dieser Höhentransekte, die durch folgende Merkmale charakterisiert waren:

Beginn nördlich und südlich des Alpenhauptkammes jeweils unter 1700 m.

Höchster Punkt im Höhenbereich 2900 m bis 3000 m (außer Transekt 3 wegen hoher Schneelage).

Relativ gleichmäßige Steigung, sodaß die Zeiten pro Höhenstufe (á 100 Höhenmeter) vergleichbar waren.

Unterschiedliche Jahreszeit (die vier Transektbegehungen folgten im Abstand von ca. drei Wochen aufeinander).

Dabei wurden alle Hummeln drei Meter links und rechts des Weges notiert und soweit möglich im Freiland determiniert. Das Gehtempo wurde bewußt niedrig gehalten (20 Minuten für 100 Höhenmeter), um möglichst vollständige Beobachtungen zu erzielen. War der Aufenthalt in einer Höhenstufe länger als 20 Minuten, wurde die Beobachtung bis zum Beginn der nächsten Höhenstufe ausgesetzt. Da wegen unterschiedlicher tageszeitlicher Aktivität der Hummeln (LØKEN 1954) nur in der Zeit von 7.30 bis 16.30 Uhr MEZ beobachtet wurde, konnten die 2800 Höhenmeter eines Höhentransektes nicht an einem Tag beendet werden. Er wurde an einem der darauffolgenden Tage bei ähnlichen Wetterbedingungen zu Ende gegangen.

Methode 2 liefert im Gegensatz zu Methode 1 nur relative Ergebnisse (bezogen auf Beobachtungszeit, nicht -fläche), die allerdings für die Fragestellung dieser Untersuchung ausreichen.

Wegen des weiten Flugradius wurden die Daten der Männchen nicht mitberücksichtigt.

Zur Feststellung der Präferenz für Flächen südlich und nördlich des Alpenhauptkammes wurden die mit Methode 1 ermittelten Daten (Abb. 1 und 3) verwendet. Die Untersuchungsflächen 1 bis 4 befanden sich auf der Nordabdachung des Alpenhauptkammes, die Flächen 6 bis 10 südlich. Fläche 5 lag direkt am Scheitelpunkt und wurde deshalb aus dieser Analyse ausgeklammert. Für die Untersuchung der Präferenz der einzelnen Arten wurde deren Anteil an der Gesamt-Individuenzahl auf den vier nördlichen Flächen dem Anteil auf den fünf südlichen gegenübergestellt.

Für die Analyse der Zusammensetzung der Hummelfauna in verschiedenen Höhenstufen (Abb. 2 und 4) wurden alle Daten zusammen ausgewertet. Der Anteil jeder Hummelart an der gesamten Hummelpopulation wurde für jede Höhenstufe nördlich und südlich des Alpenhauptkammes errechnet. Überlappungen der Präferenzen wurden mit dem Percentage-Similarity-Index berechnet (TERÄS 1985). Die resultierenden Ps_{ij}-Matrizen wurden mittels „Unweighted Pair Group Method Analysis Using Averages (UPGMA)" (SNEATH & SOKAL 1973) zu einem Dendrogramm reduziert.

6 Ergebnisse

© Nationalpark Hohe Tauern, download unter www.biologiezentrum.at

6.1 Artenspektrum und Dominanz

Im gesamten Untersuchungsgebiet konnten über 1900 m Höhe 17 *Bombus*- und 6 *Psithyrus*-Arten nachgewiesen werden (Tab. 3). Im Höhenbereich zwischen 1600 m und 1900 m kamen bei den Transektuntersuchungen *B. humilis* und *B. argillaceus* dazu.

Art	1994 (n = 1111)	1995 (n = 570)
Bombus alpinus L.	0,18 %	0,27 %
Bombus gerstaeckeri MOR.	2,60 %	0,00 %
Bombus hortorum (L.)	2,96 %	0,17 %
Bombus hypnorum L.	0,18 %	0,09 %
Bombus lucorum (L.) + *Bombus cryptarum* (FABR.)	12,39 %	6,22 %
Bombus mendax GERST.	2,15 %	1,05 %
Bombus mesomelas GERST.	0,72 %	7,53 %
Bombus monticola SMITH ssp. *hypsophilus* (SKOR.)	2,15 %	2,97 %
Bombus mucidus GERST.	0,63 %	0,09 %
Bombus pascuorum (SCOP.)	0,18 %	0,00 %
Bombus pratorum (L.)	0,90 %	1,23 %
Bombus pyrenaeus PER. ssp. *tenuifasciatus* VOGT	2,42 %	3,32 %
Bombus ruderarius (MÜLL.)	3,50 %	25,75 %
Bombus sicheli RAD. ssp. *alticola* (KRB.)	8,44 %	9,28 %
Bombus soroeensis (FABR.) ssp. *proteus* (GERST.)	5,47 %	20,84 %
Bombus wurfleini RAD. ssp. *mastrucatus* (GERST.)	44,43 %	9,46 %
Psithyrus barbutellus (K.)	0,18 %	0,00 %
Psithyrus bohemicus (SEIDL)	0,18 %	0,18 %
Psithyrus campestris (PANZER)	0,09 %	0,00 %
Psithyrus flavidus (EV.) ssp. *alpium* (RICH.)	0,00 %	0,00 %
Psithyrus quadricolor LEP.	0,00 %	0,00 %
Psithyrus rupestris (FAB.)	0,36 %	0,00 %

Tab. 3: Dominanzen der im Untersuchungsgebiet nachgewiesenen Hummel- (*Bombus*) und Schmarotzerhummelarten (*Psithyrus*). Arten mit 0,00 % Dominanz in beiden Untersuchungsjahren wurden zwar nicht auf den Untersuchungsflächen nachgewiesen, aber im weiteren Untersuchungsgebiet.

Table 3: Dominance of bumblebee (*Bombus*) and cuckoo-bumblebee (*Psithyrus*) species found in the study area. Species with 0,00 % dominance in both study years could not be detected in the study plots but were found in the surrounding study area.

Elf Hummelarten des Untersuchungsgebietes sind als Gebirgs- und Hochgebirgsarten bekannt (*B. alpinus, B. cryptarum, B. gerstaeckeri, B. mendax, B. mesomelas, B. monticola, B. mucidus, B. pyrenaeus, B. sicheli, B. soroeensis, B. wurfleini*). Die sechs weiteren *Bombus*-Arten sind auch im Flachland weit verbreitet. Davon sind *B. hortorum, B. ruderarius, B. lucorum* und *B. pratorum* über einen weiten Höhenbereich zu finden. Die übrigen Arten sind dagegen eher Zufallsgäste, die nur ausnahmsweise über der Waldgrenze vorkommen. Sie alle wurden bezeichnenderweise von den dichten Eisenhutbeständen (*Aconitum napellus* s.l.) auf Untersuchungsfläche 2 am Ende der Vegetationszeit 1994 angezogen. In diesen wurden äußerst hohe Hummeldichten festgestellt (NEUMAYER 1996).

© Nationalpark Hohe Tauern, download unter www.biologiezentrum.at

Höhen-transekt	Datum	Höhentransekt - Strecke
1	29.07. und 31.07.1994	(N) Trauneralm (1600 m) - Pfandlscharte - Spielmann (3027 m) (S) Pricciuskapelle (1629 m) - Glocknerhaus - Spielmann (3027 m)
2	09.07. und 17.07.1995	(N) Trauneralm (1600 m) - Fuscher Törl - Brennkogel (3018 m) (S) Gipperalm (1600 m) - Käsereck - Hochtor - Brennkogel (3018 m)
3	17.06. und 25.06.1996	(N) unterhalb Litzlhofalm (1650 m) - oberhalb Hochtor (2700 m) (S) Mölltal (1600 m) - oberhalb Pockhorner Wiesen (2700 m)
4	17.08. und 20.08.1996	(N) Gasthof Piffalm (1624 m) - Fuscher Törl - Kloben (2938 m) (S) „Kräuterwand" (1600 m) - Guttal - Kloben (2938 m)

Tab. 2: Daten und Strecken der Höhentransekte

Table 2: Dates and routes of the transects along elevational gradients

(2) Zusätzlich zu den Daten aus den zehn Untersuchungsflächen standen noch Daten aus vier Höhentransektgängen zur Verfügung. Tabelle 2 erläutert den Streckenverlauf dieser Höhentransekte, die durch folgende Merkmale charakterisiert waren:

Beginn nördlich und südlich des Alpenhauptkammes jeweils unter 1700 m.

Höchster Punkt im Höhenbereich 2900 m bis 3000 m (außer Transekt 3 wegen hoher Schneelage).

Relativ gleichmäßige Steigung, sodaß die Zeiten pro Höhenstufe (á 100 Höhenmeter) vergleichbar waren.

Unterschiedliche Jahreszeit (die vier Transektbegehungen folgten im Abstand von ca. drei Wochen aufeinander).

Dabei wurden alle Hummeln drei Meter links und rechts des Weges notiert und soweit möglich im Freiland determiniert. Das Gehtempo wurde bewußt niedrig gehalten (20 Minuten für 100 Höhenmeter), um möglichst vollständige Beobachtungen zu erzielen. War der Aufenthalt in einer Höhenstufe länger als 20 Minuten, wurde die Beobachtung bis zum Beginn der nächsten Höhenstufe ausgesetzt. Da wegen unterschiedlicher tageszeitlicher Aktivität der Hummeln (LØKEN 1954) nur in der Zeit von 7.30 bis 16.30 Uhr MEZ beobachtet wurde, konnten die 2800 Höhenmeter eines Höhentransektes nicht an einem Tag beendet werden. Er wurde an einem der darauffolgenden Tage bei ähnlichen Wetterbedingungen zu Ende gegangen.

Methode 2 liefert im Gegensatz zu Methode 1 nur relative Ergebnisse (bezogen auf Beobachtungszeit, nicht -fläche), die allerdings für die Fragestellung dieser Untersuchung ausreichen.

Wegen des weiten Flugradius wurden die Daten der Männchen nicht mitberücksichtigt.

Zur Feststellung der Präferenz für Flächen südlich und nördlich des Alpenhauptkammes wurden die mit Methode 1 ermittelten Daten (Abb. 1 und 3) verwendet. Die Untersuchungsflächen 1 bis 4 befanden sich auf der Nordabdachung des Alpenhauptkammes, die Flächen 6 bis 10 südlich. Fläche 5 lag direkt am Scheitelpunkt und wurde deshalb aus dieser Analyse ausgeklammert. Für die Untersuchung der Präferenz der einzelnen Arten wurde deren Anteil an der Gesamt-Individuenzahl auf den vier nördlichen Flächen dem Anteil auf den fünf südlichen gegenübergestellt.

Für die Analyse der Zusammensetzung der Hummelfauna in verschiedenen Höhenstufen (Abb. 2 und 4) wurden alle Daten zusammen ausgewertet. Der Anteil jeder Hummelart an der gesamten Hummelpopulation wurde für jede Höhenstufe nördlich und südlich des Alpenhauptkammes errechnet. Überlappungen der Präferenzen wurden mit dem Percentage-Similarity-Index berechnet (TERÄS 1985). Die resultierenden Ps_{ij}-Matrizen wurden mittels „Unweighted Pair Group Method Analysis Using Averages (UPGMA)" (SNEATH & SOKAL 1973) zu einem Dendrogramm reduziert.

6 Ergebnisse

© Nationalpark Hohe Tauern, download unter www.biologiezentrum.at

6.1 Artenspektrum und Dominanz

Im gesamten Untersuchungsgebiet konnten über 1900 m Höhe 17 *Bombus*- und 6 *Psithyrus*-Arten nachgewiesen werden (Tab. 3). Im Höhenbereich zwischen 1600 m und 1900 m kamen bei den Transektuntersuchungen *B. humilis* und *B. argillaceus* dazu.

Art	1994 (n = 1111)	1995 (n = 570)
Bombus alpinus L.	0,18 %	0,27 %
Bombus gerstaeckeri MOR.	2,60 %	0,00 %
Bombus hortorum (L.)	2,96 %	0,17 %
Bombus hypnorum L.	0,18 %	0,09 %
Bombus lucorum (L.) + *Bombus cryptarum* (FABR.)	12,39 %	6,22 %
Bombus mendax GERST.	2,15 %	1,05 %
Bombus mesomelas GERST.	0,72 %	7,53 %
Bombus monticola SMITH ssp. *hypsophilus* (SKOR.)	2,15 %	2,97 %
Bombus mucidus GERST.	0,63 %	0,09 %
Bombus pascuorum (SCOP.)	0,18 %	0,00 %
Bombus pratorum (L.)	0,90 %	1,23 %
Bombus pyrenaeus PER. ssp. *tenuifasciatus* VOGT	2,42 %	3,32 %
Bombus ruderarius (MÜLL.)	3,50 %	25,75 %
Bombus sicheli RAD. ssp. *alticola* (KRB.)	8,44 %	9,28 %
Bombus soroeensis (FABR.) ssp. *proteus* (GERST.)	5,47 %	20,84 %
Bombus wurfleini RAD. ssp. *mastrucatus* (GERST.)	44,43 %	9,46 %
Psithyrus barbutellus (K.)	0,18 %	0,00 %
Psithyrus bohemicus (SEIDL)	0,18 %	0,18 %
Psithyrus campestris (PANZER)	0,09 %	0,00 %
Psithyrus flavidus (EV.) ssp. *alpium* (RICH.)	0,00 %	0,00 %
Psithyrus quadricolor LEP.	0,00 %	0,00 %
Psithyrus rupestris (FAB.)	0,36 %	0,00 %

Tab. 3: Dominanzen der im Untersuchungsgebiet nachgewiesenen Hummel- (*Bombus*) und Schmarotzerhummelarten (*Psithyrus*). Arten mit 0,00 % Dominanz in beiden Untersuchungsjahren wurden zwar nicht auf den Untersuchungsflächen nachgewiesen, aber im weiteren Untersuchungsgebiet.

Table 3: Dominance of bumblebee (*Bombus*) and cuckoo-bumblebee (*Psithyrus*) species found in the study area. Species with 0,00 % dominance in both study years could not be detected in the study plots but were found in the surrounding study area.

Elf Hummelarten des Untersuchungsgebietes sind als Gebirgs- und Hochgebirgsarten bekannt (*B. alpinus, B. cryptarum, B. gerstaeckeri, B. mendax, B. mesomelas, B. monticola, B. mucidus, B. pyrenaeus, B. sicheli, B. soroeensis, B. wurfleini*). Die sechs weiteren *Bombus*-Arten sind auch im Flachland weit verbreitet. Davon sind *B. hortorum, B. ruderarius, B. lucorum* und *B. pratorum* über einen weiten Höhenbereich zu finden. Die übrigen Arten sind dagegen eher Zufallsgäste, die nur ausnahmsweise über der Waldgrenze vorkommen. Sie alle wurden bezeichnenderweise von den dichten Eisenhutbeständen (*Aconitum napellus* s.l.) auf Untersuchungsfläche 2 am Ende der Vegetationszeit 1994 angezogen. In diesen wurden äußerst hohe Hummeldichten festgestellt (NEUMAYER 1996).

Von den sechs Schmarotzerhummeln sind nur *P. flavidus* und *P. quadricolor* auf die Gebirgsregionen beschränkt, während die anderen auch im Flachland vorkommen, auch wenn z.B. *P. rupestris* im Gebirge einen Verbreitungsschwerpunkt hat (AMIET 1996).

Die Größe der Hummelpopulation schwankte zwischen den beiden Untersuchungsjahren stark. So konnten 1995 fast 50 % weniger Hummeln nachgewiesen werden als 1994. Die dominanteste Art war 1994 *B. wurfleini* (Tab. 3). 1995 dagegen wiesen *B. soroeensis* und *B. ruderarius* die größten Dichten auf.

Die Individuenzahlen von *B. wurfleini, B. lucorum, B. hortorum* und *B. gerstaeckeri* nahmen 1995 gegenüber 1994 stark ab. Letztere Art konnte 1995 im Untersuchungsgebiet überhaupt nicht nachgewiesen werden. Die starke Verminderung der Nachweise dieser Arten deckt sich mit dem weitgehenden Ausbleiben der spät blühenden Pflanzenarten *Cirsium spinosissimum* und *Aconitum napellus* s.l. im Jahr 1995 aufgrund des frühen Wintereinbruchs.

Andere Arten verzeichneten eine umgekehrte Bestandsentwicklung: 1995 nahmen Anteil und Individuenzahlen von *B. mesomelas* und *B. ruderarius* auf der Südseite und von *B. soroeensis* nördlich und südlich des Tauern-Hauptkammes um mehr als 100 % zu.

Relativ gleichbleibende Populationen in beiden Untersuchungsjahren wiesen *B. sicheli, B. pyrenaeus, B. monticola* und *B. pratorum* auf. Alle diese Arten erreichten aber kaum einmal zu einem Zeitpunkt in einer Fläche 10 % Dominanz.

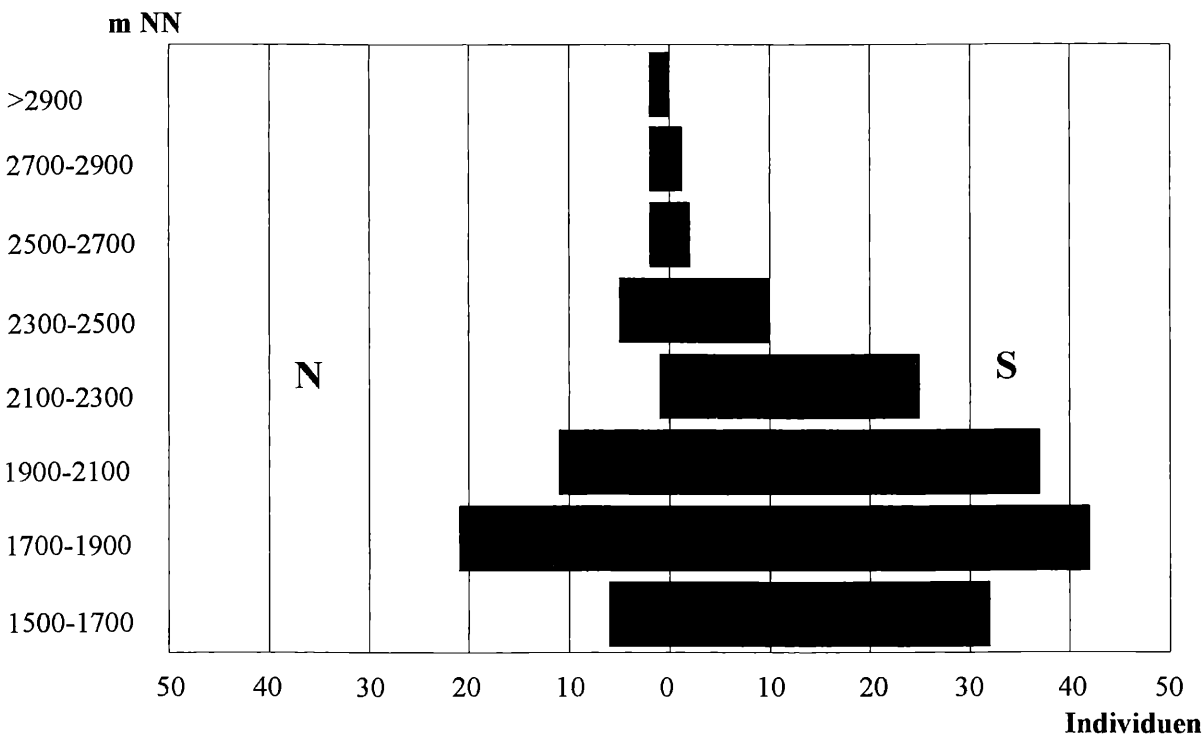

Abb. 1: Anzahl der auf den vier Höhentransektgängen in verschiedenen Höhenstufen erfaßten Hummelindividuen

Fig. 1: Number of bumblebee individuals recorded at different altitudes in the four transects along elevational transects

6.2 Höhenpräferenz

© Nationalpark Hohe Tauern, download unter www.biologiezentrum.at

Abbildung 1 stellt die Höhenverteilung der Hummelpopulation dar. Im Höhenbereich von 2100 m bis 2300 m nimmt die Hummelpopulation stark ab. Über 2500 m waren pro Höhenstufe und Zeiteinheit nur mehr ca. 6 % der Individuenzahlen zu finden wie zwischen 1500 m und 2100 m.

Mit dem Höhengradienten ändert sich auch das Artenspektrum der Hummelfauna. Abbildung 2 zeigt die Anteile der häufigeren Arten an der Gesamtpopulation der Flächen nördlich und südlich des Alpenhauptkammes. Dargestellt sind die acht häufigsten Hummelarten des Gebietes.

B. mendax und *B. alpinus* besiedelten die größten Höhen. Erstere Art war nur selten unterhalb 2200 m anzutreffen, letztere gar nicht. *B. alpinus* wurde am 09.07.1995 am Gipfel des Brennkogels in über 3000 m nachgewiesen, während der höchstgelegene Fund von *B. mendax* auf über 2900 m Höhe erfolgte. Während *B. mendax* auf der Nordseite häufiger zu sein scheint, ist von *B. alpinus* bekannt (eigene Beobachtungen, AICHHORN, mündliche Mitteilung), daß sie nördlich des Alpenhauptkammes sehr selten ist. Von *B. mendax* konnte 1995 in der Nähe der Fuscher Wegscheid auf 2415 m und 1997 beim Mittertörl (2372 m; Fund: Dr. Martin SCHWARZ) je ein Nest gefunden werden. Auf der Südseite des Brennkogels in ca. 2700 m Höhe konnte im Juli 1995 außerdem eine Königin beim Einflug in ein Nestloch beobachtet werden. Das belegt, daß diese Art durchaus in solchen Höhen auch Nester anlegt und nicht nur zum Nahrungssammeln so hoch fliegt. Ähnliches gilt sicherlich auch für *B. alpinus.*

B. wurfleini, B. ruderarius und *B. soroeensis* sind Arten, die von höheren Tallagen bis in die hochalpine Region vorkommen und ihren Verbreitungsschwerpunkt unterhalb 2000 m haben. Die obere Grenze ihrer Höhenverbreitung liegt knapp über 2300 m. *B. ruderarius* hat im Gebiet einen deutlichen Verbreitungsschwerpunkt auf der Tauern-Südseite.

B. lucorum, B. monticola, B. sicheli und *B. pyrenaeus* schließlich bilden eine dritte Artengruppe. Diese zeichnet sich ebenfalls durch einen weiten Gradienten der Höhenverbreitung aus. Die Obergrenze des Vorkommens dieser Arten liegt höher als bei den Arten der zweiten Gruppe. Der *B. lucorum*-Komplex (vgl. Kap. 7.1) hat im Gebiet zwischen 2300 m und 2500 m den höchsten Anteil an der Gesamtpopulation.

B. monticola ist in keinem Höhenbereich ausgesprochen häufig, aber überall anzutreffen. 1994 wurde ein Nest dieser Art bei 2576 m direkt am Hochtor gefunden und 1997 eines beim Mittertörl (2372 m; Fund: Dr. Martin SCHWARZ). Auch dies belegt die weite Höhenverbreitung dieser Art, zumal sie durchaus schon ab 1500 m häufig ist (eigene Beobachtung, vgl. AMIET 1996).

B. sicheli ist eine Charakterart des Höhenbereiches zwischen 1700 m und 2500 m. Eine ähnliche Höhenverbreitung wies auch *B. pyrenaeus* auf, diese Art kam allerdings im Gebiet seltener vor.

B. mesomelas schließlich wurde nur südlich des Alpenhauptkammes zwischen 1900 m und 2100 m gefunden.

6.3 Präferenz für Flächen südlich und nördlich des Alpenhauptkammes

Wie Abbildung 1 zeigt, wurden bei den Transektgängen südlich des Hochtores signifikant mehr Hummeln pro Zeiteinheit beobachtet als nördlich (t-Test: $t = 2{,}98$, $n = 9$, $p > 98$ %). Erst über 2500 m waren diese Unterschiede nicht mehr nachzuweisen.

Abbildung 3 zeigt die Verteilung der Hummelarten auf den nördlichen und südlichen Flächen. *B. ruderarius* kam weitaus überwiegend auf der Südseite vor, *B. mesomelas* war sogar ausschließlich auf diese beschränkt.

Einige weitere Arten (*B. pratorum, B. hortorum, B. gerstaeckeri, B. mendax, B. wurfleini*) zeigen auf den ersten Blick ebenfalls eine Bevorzugung der Tauern-Nord- oder -Südseite. Unter Berücksichtigung der großen Populationsschwankungen zwischen den beiden Untersuchungsjahren müssen diese Daten jedoch vorsichtig interpretiert werden.

© Nationalpark Hohe Tauern, download unter www.biologiezentrum.at

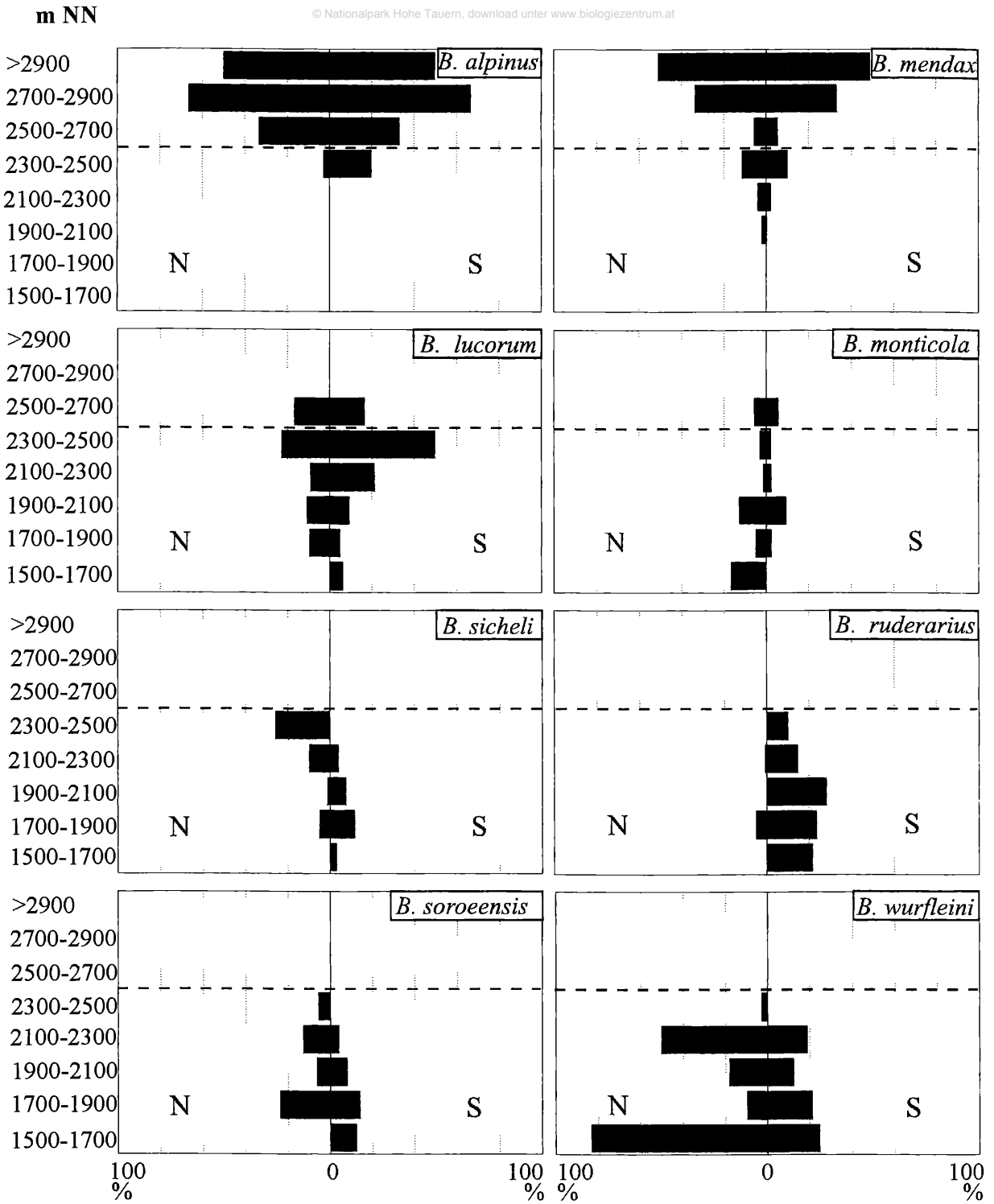

Abb. 2: Anteil der häufigeren Hummelarten an der Gesamtpopulation in verschiedenen Höhenstufen der Tauern-Nord- (N) und -Südseite (S). In Höhen über 2500 m wird wegen zu geringer Individuenzahlen nicht nach Nord- und Südseite unterschieden.

Fig. 2: Proportion of the more common species to the entire bumblebee population at various elevations of the northern (N) and the southern (S) slope of the Hohe Tauern. At altitudes above 2500 m there is not differentiation between northern and southern slope because the number of individuals was too small.

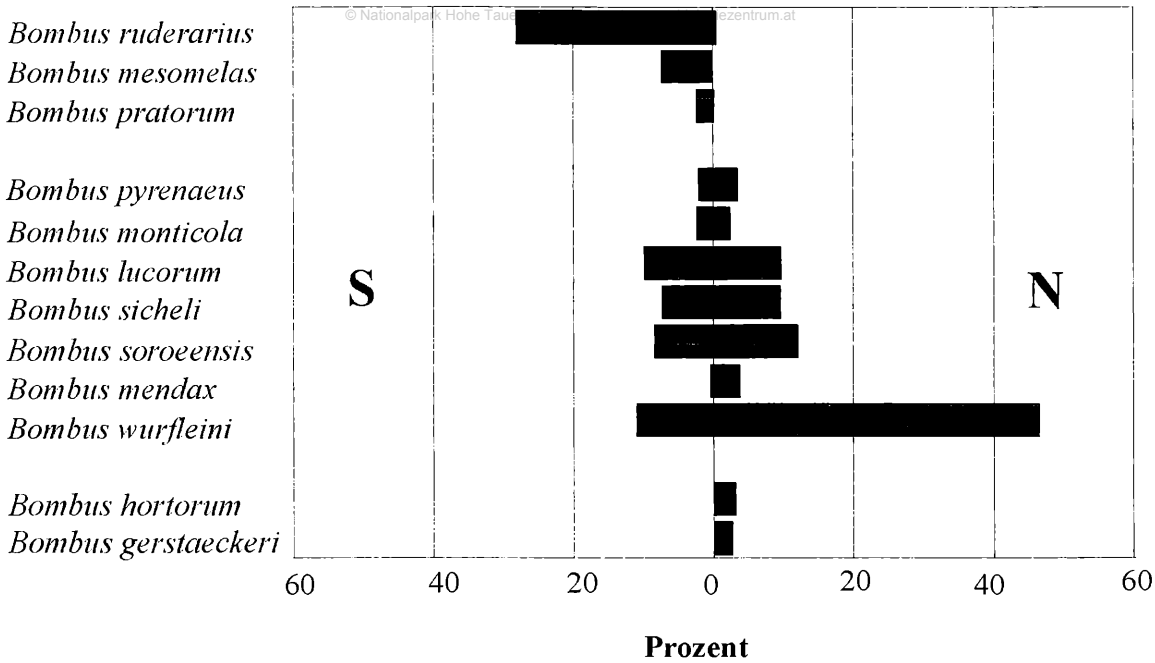

Abb. 3: Beitrag der einzelnen Hummelarten zur Gesamtpopulation auf den Untersuchungsflächen der Tauern-Nord- (N) und -Südseite (S). Berücksichtigt sind alle Hummelarten, auf die mehr als 2 % aller Beobachtungen auf den Flächen nördlich oder südlich des Tauernhauptkammes entfielen.

Fig. 3: Contribution of the various bumblebee species to the entire populattion in the study plots of the northern (N) and the southern (S) slope of the Hohe Tauern. All species obtaining more than 2 % of all observations in the study sites either north or south of the main ridge of the Tauern are taken into account.

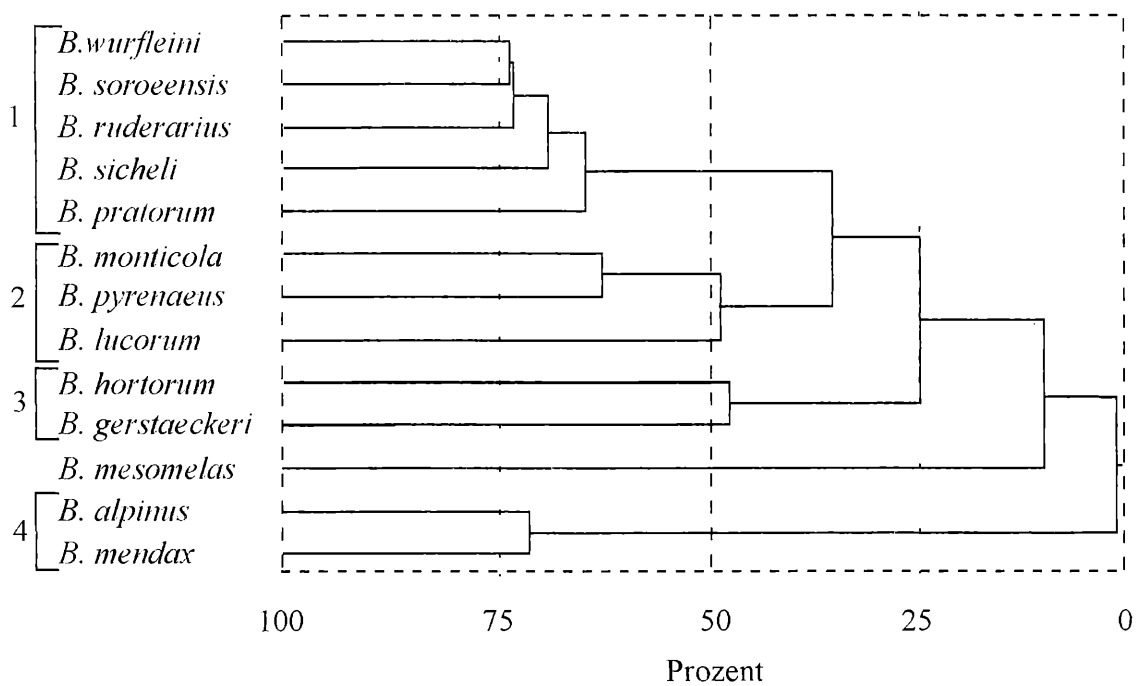

Abb. 4: Ähnlichkeiten der Präferenzen für Höhenstufen und für die Lage im Gebirgsrelief

Fig. 4: Similarities of preferences for altitudes and location in the mountain relief

6.4 Nischentrennung nach Höhe und Exposition

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.biologiezentrum.at

Die untersuchte Hummelpopulation läßt sich nach ihrer Präferenz für bestimmte Höhenbereiche und für Flächen der Tauern-Nord- bzw. Südseite eindeutig gruppieren (Abb. 4). Eine erste Gruppe bilden die fünf Arten *B. wurfleini, B. soroeensis, B. ruderarius, B. sicheli* und *B. pratorum.* Die zweite, allerdings untereinander weniger ähnliche Gruppe besteht aus *B. monticola, B. pyrenaeus* und *B. lucorum. B. hortorum* und *B. gerstaeckeri* stellen die dritte Gruppe sowie *B. alpinus* und *B. mendax* die vierte. *B. mesomelas* steht isoliert. Aus Abbildung 4 wird deutlich, daß der Höhe und der Lage im Gebirgsrelief eine wesentliche Rolle für die Nischentrennung der Hummelpopulation zukommt.

Ein noch eindeutigeres Ergebnis wäre bei einer Unterscheidung von *B. lucorum* und *B. cryptarum* denkbar. Doch ist diese im Feld derzeit nicht möglich (Kap. 7.1).

7 Diskussion

7.1 Taxonomische Bemerkungen

Die Taxonomie der westpaläarktischen Hummeln ist nur im Groben geklärt. In der Systematik wird Reinig (1981) gefolgt, allerdings mit Beibehaltung der Gattungen *Bombus* für die echten Hummeln und *Psithyrus* für die Schmarotzerhummeln. Im Gegensatz zu Williams (1991, 1994) und mit Amiet (1996) werden in dieser Arbeit vorläufig die beiden Gattungen *Bombus* und *Psithyrus* beibehalten. Für ökologische Fragestellungen ist die mit den beiden Gattungen gegebene Unterscheidung in der Lebensweise nutzbringend:

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

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

Auch die Diskussion um den Artstatus einzelner Geschwisterarten ist noch im Gange. So dürfte der *B. lucorum*-Komplex in Europa aus drei Arten bestehen (Rasmont 1984, Scholl & Obrecht 1983): *B. lucorum* (L.), *B. cryptarum* (Fab.) und *B. magnus* Vogt. Nach Rasmont (1984) kommen alle drei Arten in Österreich vor. Neben *B. lucorum* und der auf die Gebirge beschränkten *B. cryptarum* wurde also auch *B. magnus* in Österreich gefunden - bezeichnenderweise gerade im Glocknergebiet! Damit ist eine Determination dieser Arten im Freiland ausgeschlossen, zumal deren Arbeiterinnen kaum sicher zu bestimmen sind. Aus diesem Grund wird hier der *B. lucorum*-Komplex nicht aufgetrennt. Er enthält die im Gebiet sicher häufige *B. cryptarum* und vielleicht auch *B. magnus.* Da bisher keine Unterschiede der Arten dieses Komplexes bezüglich ihres Blütenbesuchsverhaltens bekanntgeworden sind, scheint eine solche Vorgangsweise vertretbar.

Der hohe Anteil von Arten des *B. lucorum*-Komplexes an der Hummelpopulation im Höhenbereich über 2300m (Abb. 2) dürfte zu einem großen Teil auf *B. cryptarum* als Hochgebirgsart entfallen. In welchen Höhenbereich im Untersuchungsgebiet *B. lucorum* von *B. cryptarum* abgelöst wird, ist unklar. Entlang des Höhengradienten tritt keine Verbreitungslücke auf (Abb. 2, vgl. Rasmont 1984) und im Untersuchungsgebiet wurden Männchen beider Arten festgestellt.

7.2 Artenspektrum

Der Reichtum des Untersuchungsgebietes an Hummelarten ist bemerkenswert. In kaum einer Untersuchung aus einem Gebiet mit ähnlichen Ausmaßen (6,7 km Abstand zwischen den entferntesten Untersuchungsflächen, die mit Methode 1 untersucht wurden, alle Flächen zwischen 1900 m und 2600 m) konnten derart viele Hummel- und Schmarotzerhummelarten nachgewiesen werden. Die Artenzahlen aus nahe gelegenen Untersuchungsgebieten (Kosior 1992, Pittioni 1937, Schedl 1982) werden in dieser Untersuchung noch übertroffen. Dabei sind die Daten bei Kosior (1992) mit Vorsicht zu beurteilen, da bei einigen Tiere die Determination zweifelhaft erscheint. Von den alpinen

Hummelarten war nur *B. jonellus* nicht im Untersuchungsgebiet zu finden. Diese Art ist in Mitteleuropa allgemein selten und stellt spezielle Habitatansprüche (HAGEN 1988). Sie kommt nur sehr zerstreut vor und wurde bisher fast ausschließlich in Mooren nachgewiesen.

Unter 1900 m sind folgende weitere Arten im Fuscher und Seidlwinkltal sowie im Oberen Mölltal durch die Höhentransektbegehungen bzw. durch faunistische Daten sicher belegt: *B. lapidarius* (L.), *B. humilis* (ILL.), *B. sylvarum* (L.), *B. argillaceus* (SCOP.) und *P norvegicus* (SP.-SCHN.). Die vorkommenden 28 Arten stellen 62 Prozent der 45 in Österreich nachgewiesenen Hummelarten (SCHWARZ et al. 1996). Im Vergleich mit Gebieten ähnlichen Ausmaßes wurde damit hier ein bemerkenswerter Artenreichtum festgestellt (vgl. PITTIONI 1937).

Die sechs nachgewiesenen *Psithyrus*-Arten sind auf bestimmte Hummelarten als Wirte angewiesen. Nach Angaben aus der Literatur (AMIET 1996, LØKEN 1973, 1984, HAGEN 1988) sind die in Tabelle 4 angeführten Beziehungen bekannt. Die Wirtsarten aller nachgewiesenen *Psithyrus*-Arten kommen im Untersuchungsgebiet vor und nisten auch über der Waldgrenze.

Schmarotzerhummelart	**Wirtshummelart**
P barbutellus	*B. hortorum*
P bohemicus	*B. lucorum*
P. flavidus ssp. *alpium*	*B. monticola* ssp. *hypsophilus*
	B. jonellus
P campestris	*B. ruderarius*
P rupestris	*B. sicheli* ssp. *alticola*
P. quadricolor	*B. soroeensis* ssp. *proteus*

Tab. 4: Im Untersuchungsgebiet vorkommende *Psithyrus*-Arten und deren wahrscheinliche Wirte (*Bombus* sp.)

Table 4: *Psithyrus* species occuring in the study area and their probable hosts (*Bombus* sp.)

Der mit 28 Arten sehr große Artenreichtum des Gesamtgebietes läßt sich zum einen durch den hohen Bearbeitungsgrad des Glocknergebietes erklären. Zusätzlich zu dieser Untersuchung gibt es relativ umfangreiches aufgearbeitetes Museumsmaterial (Naturhistorisches Museum, Wien; Zoologische Staatssammlung, München; Oberösterreichisches Landesmuseum - Biologiezentrum, Linz; Haus der Natur, Salzburg). Andere Untersuchungen (FRANZ 1943, 1982, PITTIONI 1937, SCHEDL 1982) stützten sich zum Teil auf wesentlich kleineres Datenmaterial. Dazu kommt jedoch, daß das Untersuchungsgebiet außerordentlich vielgestaltig ist:

Es umfaßt alle Höhenstufen bis zur Nivalregion.

Es umfaßt Flächen südlich und nördlich des Alpenhauptkammes.

Und es umfaßt eine anderswo kaum anzutreffende Vielfalt an Biotopen. Besonders zu erwähnen ist dabei das Vorhandensein basischer und saurer Böden mit jeweils charakteristischem Blütenpflanzenangebot. Außerdem kommen neben beweideten Flächen auch großflächige Bergmähder vor.

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

Für mobile Tiere wie Hummeln spielt weniger die kleinräumige Exposition von Flächen eine Rolle als vielmehr die Lage im Gebirgsrelief. Arealgrenzen am Tauernhauptkamm und verschiedene Populationsstrukturen nördlich und südlich davon finden sich bei verschiedenen Tiergruppen

(RYRHOLM & HUEMER 1995, ILLICH & WINDING 1998). Und auch die Flächenanteile unterschiedlicher Vegetationseinheiten und damit das Blütenangebot variieren zwischen Gebieten nördlich und südlich des Alpenhauptkammes beträchtlich (GREIF 1989, KÖRNER 1989).

Drei Hummelarten erreichen am Tauern-Hauptkamm eine Arealgrenze oder zumindest eine Grenze ihrer geschlossenen Verbreitung. *B. mesomelas* ist eine charakteristische Art südexponierter Bergwiesen und nördlich des Tauernhauptkammes sowie in den Gebirgszügen nördlich der Hohen Tauern nicht nachgewiesen (vgl. FRANZ 1943, 1982).

B. ruderarius wurde nur in wenigen Exemplaren nördlich des Tauernhauptkammes gefangen. In tieferen Lagen ist diese wärmeliebende Art weit verbreitet. Allerdings erreicht sie auf der Tauern-Nordseite nirgends Höhen wie auf den südseitigen Flächen. Zwischen 1700 m und 2100 m war *B. ruderarius* auf der Tauern-Südseite die Art mit der höchsten Dominanz (Abb. 2 und 3). Für Abbildung 3 wurden nur die Daten aus den Untersuchungsflächen zwischen 1930 m und 2580 m Höhe ausgewertet. Deshalb und weil über 2300 m die Hummeldichte deutlich abnahm, erscheint *B. ruderarius* in dieser Abbildung dominanter als in Abbildung 2. Unter 1700 m und über 2100 m wird *B. ruderarius* auch auf der Tauern-Südseite als dominanteste Art von *B. wurfleini* und *B. lucorum* (*B. cryptarum*, siehe Kap. 7.1) abgelöst.

Als dritte Art erreicht *B. alpinus* im Untersuchungsgebiet eine Arealgrenze. Zwar wurden Exemplare an Graten und Gipfeln auch einige hundert Meter nördlich des Alpenhauptkammes festgestellt. Doch kommt diese Art auf der Tauern-Nordseite in weiterer Entfernung vom Alpenhauptkamm nicht mehr vor und ist nördlich des Alpenhauptkammes insgesamt sehr selten (KUSDAS 1968).

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

Die Höhenpräferenz spielt für die Nischentrennung ebenfalls eine deutliche Rolle (KOSIOR 1992, OBESO 1992, SCHEDL 1982). Keine Hummelart kam über den ganzen Höhengradienten von 1500 m bis über 2900 m vor (Abb. 3). Arten tieferer Lagen erreichen nicht einmal 1500 m (VOITH 1985).

Sowohl die Lage im Geländerelief wie auch die Höhenlage wirken in erster Linie wohl über kleinklimatische Unterschiede auf Organismen (vgl. DOBESCH 1983). Autökologische Untersuchungen zu Temperatur- und Feuchtepräferenzen von Hummelindividuen wie auch von Nestern könnten hier näheren Aufschluß über die Wirkungsweise dieser Faktoren liefern. *B. ruderarius* und *B. mesomelas*, die bevorzugt bzw. ausschließlich südexponierte Flächen besiedelten, neigen dazu, auch oberirdische Nester zu bauen. Dagegen sind die weitaus meisten Arten im Gebiet obligate Nestbezieher in unterirdischen Mausnestern (AMIET 1996).

Nach den artspezifischen Präferenzen für Flächen in unterschiedlicher Höhe und verschiedener Lage im Geländeprofil lassen sich vier Gruppen an Hummelarten unterscheiden (Abb. 4):

B. alpinus und *B. mendax* stellen als Arten der höchsten Gebirgsregionen eine deutlich abgegrenzte Gruppe dar. Zwar sind von diesen Arten auch tiefer liegende Vorkommen bekannt geworden (AICHHORN 1972, KOSIOR 1992, KUSDAS 1968), doch liegt der Schwerpunkt ihres Vorkommens eindeutig in der oberen Alpin- und der Subnivalstufe.

Deutlich abgrenzbar ist auch die Gruppe mit *B. hortorum* und *B. gerstaeckeri*. Die beiden extrem langrüsseligen Arten wurden fast nur zusammen in den wenigen Eisenhutbeständen (*Aconitum napellus* s.l.) gefunden. Deshalb entsteht der mit dieser Untersuchung nicht belegbare Eindruck, sie würden auch in ihren Präferenzen für Höhe und Lage im Geländerelief stark übereinstimmen. Eine

Auswertung der Daten nur aus den Höhentransektgängen (Methode 2, siehe Kap. 6) könnte diese Verfälschung des Ergebnisses bei spezialisierten Blütenbesuchern verhindern. Allerdings sind dafür zu geringe Individuenzahlen nachgewiesen worden. Gerade für die selteneren Arten wären Untersuchungen über längere Zeiten und größere Räume nötig, um genauere Aussagen über ihre Habitatpräferenzen machen zu können. *B. hortorum* und *B. gerstaeckeri* kommen über einen weiten Höhenbereich vor. Erstere Art ist auch im Flachland häufig, während *B. gerstaeckeri* auf die Gebirgsregionen beschränkt ist. Beide dürften im Gebiet bei 2300 m ihre absolute Obergrenze erreichen und in tieferen Lagen nisten.

B. mesomelas steht isoliert. Diese Art wurde nur in einem relativ engen Höhenbereich und nur auf der Tauern-Südseite gefunden.

Übrig bleiben zwei Gruppen von Hummelarten: Gruppe 1 weist eine hohe Übereinstimmung der untersuchten Präferenzen auf, in Gruppe 2 ist diese Übereinstimmung geringer. Jeweils mehrere Arten dieser beiden Gruppen weisen eine ähnliche Proboscislänge auf, was auf ähnliche Ressourcennutzung schließen läßt. Unter den fünf Arten in Gruppe 1 befinden sich nur zwei mit mittellanger Proboscis. Eine davon, *B. wurfleini*, begeht zu einem hohen Prozentsatz Nektarraub an langröhrigen Blüten. Die drei übrigen Arten weisen ebenso wie alle drei Arten von Gruppe 2 eine kurze Proboscis auf. In Abbildung 4 sind zudem die selteneren Arten nicht berücksichtigt und *B. lucorum* und *B. cryptarum* nicht getrennt (siehe Kap. 7.1).

Wie sich die Koexistenz der vielen kurzrüsseligen Arten in den Gruppen 1 und 2 (Abb. 4) gestaltet, bleibt zu klären. Mehrere Deutungsmöglichkeiten bieten sich an:

1. Diese Arten konkurrieren nicht um Blütenressourcen. Dagegen spricht aber der extrem intensive Beflug vieler Blüten zum Ende der Vegetationszeit (NEUMAYER 1996).

2. Die unvorhersehbare räumlich-zeitliche Heterogenität des Blütenangebotes (RANTA & VEPSÄLÄINEN 1981) verhindert die Ausbildung stabiler Konkurrenzbeziehungen. Dagegen spricht, daß gegen Ende der Vegetationszeit sehr stabile Blütenangebotsverhältnisse bestehen. Dann blühen in der Hauptsache nur mehr einige Arten der Hochstaudengesellschaften, die äußerst intensiv beflogen werden.

3. Es gibt bei den Hummelarten mit kurzer Proboscis unterschiedliche Blütenpräferenzen.

4. In Erwägung zu ziehen ist auch die Tatsache, daß mit fortschreitender Ressourcenverknappung im Lauf der Vegetationszeit nicht nur die interspezifische, sondern auch die intraspezifische Konkurrenz zunimmt. Hummelvölker betreiben „central place foraging", bevorzugen also Sammelplätze in der Nähe ihrer Nester, die mit wenig Energieaufwand zu erreichen sind. Dadurch steigt die Konkurrenz der Arbeiterinnen eines Volkes untereinander ebenfalls. Diese Faktoren könnten dann die interspezifische Konkurrenz so weit überlagern, daß sie keine wesentliche Rolle mehr spielt und viele Arten nebeneinander überleben können. Allerdings wird eine zu kleinräumige Sicht des „central place foraging" in letzter Zeit in Frage gestellt (DRAMSTAD 1996).

5. Nachzugehen wäre auch der Frage, ob nicht doch auch im Gebirge phänologische Unterschiede der einzelnen Arten eine Rolle spielen könnten. Eine merkbare Ressourcenverknappung trat in beiden Untersuchungsjahren jedenfalls frühestens Anfang August ein (NEUMAYER 1996). Dagegen konnten um diese Zeit durchaus schon Männchen von *B. pyrenaeus* und *B. monticola* gefunden werden.

Trotz dieser offenen Fragen zeigt sich, daß sich einige Hauptgruppen von Hummelarten sehr gut durch ihre Präferenzen für Flächen verschiedener Höhenlagen der Nord- und Südabdachung der Hohen Tauern separieren lassen.

8 Dank

© Nationalpark Hohe Tauern, download unter www.biologiezentrum.at

Diese Arbeit wurde durch eine Projektförderung aus Nationalparkmitteln des Bundesministeriums für Umwelt, Jugend und Familie ermöglicht. Die Großglockner-Hochalpenstraßen-AG gestattete die kostenlose Befahrung der Glocknerstraße. Das Nationalparkinstitut Hohe Tauern stellte für die Unterkunft und die Arbeit an diesem Projekt die Eduard-Paul-Tratz-Forschungsstation zur Verfügung. Herr Dr. Norbert WINDING gab wertvolle Ratschläge und ermöglichte unbürokratisch die Nutzung der Forschungsstation und ihrer Infrastruktur. Ihnen allen sei herzlich gedankt!

9 Literatur

AICHHORN, A. (1972): Beitrag zur Hummelzucht und zur Biologie von *Bombus mendax*. - Berichte aus dem Haus der Natur 7: 13-29.

AMIET, F. (1996): Hymenoptera: Apidae 1. Allgemeiner Teil, Gattungsschlüssel, die Gattungen *Apis*, *Bombus* und *Psithyrus*. - Insecta Helvetica Fauna 12: 1-98.

DOBESCH, H. (1983): Die klimatologischen Ergebnisse aus dem Meßzeitraum 1974-1980. Veröff. österr. MaB-Programm 6: 37-87.

DRAMSTAD, W.E. (1996): Do bumblebees (Hymenoptera: Apidae) really forage close to their nests? - J. Insect Behavior 9/2: 163-182.

FRANZ, H. (1943): Die Landtierwelt der mittleren Hohen Tauern. - Wien, 552pp.

FRANZ, H. (1982): Die Hymenopteren des Nordostalpengebietes und seines Vorlandes. 1. Teil. Denkschr. Österr. Akad. Wiss. (math.-naturw. Kl.) 124: 1-370.

GREIF, F. (1989): Geomorphometrische Studien in den Hohen Tauern. Zur Quantifizierung von Geländeeigenschaften auf der Grundlage der amtlichen österreichischen Karte 1:50.000. - Veröff. österr. MaB-Programm 13: 9-32.

HAGEN, E. (1988): Hummeln: bestimmen, ansiedeln, vermehren, schützen. 2. Aufl. Neumann-Neudamm, Melsungen, 256pp.

HEINRICH, B. (1979): Bumblebee economics. - Harvard Univ. Press, Cambridge, 246pp.

ILLICH, I. & WINDING, N. (1998): Die Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) der Hohen Tauern: Verbreitung, Ökologie, Gemeinschaftsstruktur und Gefährdung. - Wiss. Mitt. Nationalpark Hohe Tauern, Bd. 4: 57-158.

INOUYE, D.W. (1980): The effect of proboscis and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by bumblebees. - Oecologia 45: 197-201.

KÖRNER, CH. (1989): Der Flächenanteil unterschiedlicher Vegetationseinheiten in den Hohen Tauern. Eine quantitative Analyse großmaßstäblicher Vegetationskartierungen in den Ostalpen. Veröff. österr. MaB-Programm 13: 33-46.

KOSIOR, A. (1992): Bumble-bees (*Bombus* LATR.) and cuckoo-bees (*Psithyrus* LEP.) in selected areas of the Hohe Tauern (Central Alps, Austria). - Ochrona Przyrody 50: 153-171 (polnisch, engl. Abstract).

KRATOCHWIL, A. (1987): Zoologische Untersuchungen auf pflanzensoziologischem Raster - Methoden, Probleme und Beispiele biozönologischer Forschung. - Tuexenia 7: 13-51.

KUSDAS, K. (1968): Beitrag zur Kenntnis der Hummelfauna Oberösterreichs mit besonderer Berücksichtigung des Großraumes von Linz. - Naturkundl. Jahrb. Stadt Linz: 103-132.

LØKEN, A. (1954): Observations on bumblebee activity during the solar eclipse June 30, 1954. - Univ. Bergen. Arb. naturv. rekke 13: 3-6.

LOKEN, A. (1973): Studies on Scandinavian bumblebees (Hymenoptera, Apidae). - Norsk entomol. Tidsskr. 20: 1-218.

LØKEN, A. (1984): Scandinavian species of the genus *Psithyrus* LEPELETIER (Hymenoptera: Apidae). - Ent. Scand. Suppl. 23: 1-45.

NEUMAYER, J. (1992): Mechanismen der Ressourcenaufteilung in einer Hummelgemeinschaft (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) des Alpenvorlandes (Österreich, Salzburg). Unveröff. Diplomarbeit, Universität Salzburg, 123pp.

NEUMAYER, J. (1996): Alpine Hummelgemeinschaften im Gebiet des Nationalparks Hohe Tauern. Auswirkungen von Exposition, Höhenlage, Pflanzenbestand und anthropogener Beeinflussung von Flächen auf die Hummelgemeinschaft. - Unveröff. Projektbericht i. A. d. Nationalparkrates, Nationalpark Hohe Tauern, 105pp.

OBERDORFER, E. (1990): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 6. Aufl. - Ulmer, Stuttgart, 1050pp.

OBESO, J.R. (1992): Geographic distribution and community structure of bumblebees in the northern Iberian peninsula. - Oecologia 89: 244-255.

PITTIONI, B. (1937): Die Hummelfauna des Kalsbachtales in Osttirol. - Festschrift zum 60. Geburtstag von Prof. Dr. Embrik Strand. Vol. III, Riga: 64-122.

PLOWRIGHT, C.M.S. & PLOWRIGHT, R.C. (1997): The advantage of short tongues in bumblebees (*Bombus*). Analyses of species distributions according to flower corolla depth and of working speeds on white clover. - Canad. Entomol. 129/1: 51-59.

RANTA, E. & VEPSÄLÄINEN, K. (1981): Why are there so many species? Spatio-temporal heterogeneity and northern bumblebee communities. - Oikos 36: 28-34.

RASMONT, P. (1984): Le bourdons du genre *Bombus* LATREILLE sensu stricto en Europe Occidentale et Centrale. - Spixiana 7: 135-160.

REINIG, W.F. (1981): Synopsis der in Europa nachgewiesenen Hummel- und Schmarotzerhummelarten (Hymenoptera, Bombidae). - Spixiana 4: 159-164.

REISIGL, H. & KELLER, R. (1987): Alpenpflanzen im Lebensraum: Alpine Rasen, Schutt- und Felsvegetation. - G. Fischer, Suttgart, New York, 149pp.

REISIGL, H. & KELLER, R. (1989): Lebensraum Bergwald: Alpenpflanzen in Bergwald, Baumgrenze und Zwergstrauchheide. - G. Fischer, Suttgart, New York, 144pp.

RUNGE, F. (1980): Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. 7. Aufl. - Münster, 278pp.

RYRHOLM, N. & HUEMER, P (1995): Schmetterlingszönosen alpiner Pflanzengesellschaften im Bereich der Sajatmähder (Venedigergruppe, Nationalpark Hohe Tauern) (Lepidoptera). - Carinthia II, 185/105: 513-525.

SCHOLL, A. & OBRECHT, E. (1983): Emzymelektrophoretische Untersuchungen zur Artabgrenzung im *Bombus lucorum*-Komplex (Apidae, *Bombus*). - Apidologie 14/2: 65-78.

SCHEDL, W. (1982): Über aculeate Hautflügler der zentralen Ötztaler Alpen (Tirol, Österreich) (Insecta, Hymenoptera). - Ber.nat.-med. Ver. Innsbruck 69: 95-117.

SCHWARZ, M., GUSENLEITNER, F., WESTRICH, P. & DATHE, H.H. (1996): Katalog der Bienen Österreichs, Deutschlands und der Schweiz (Hymenoptera, Apidae). - Entomofauna Suppl. 8: 1-398.

SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R. (1973): Numerical taxonomy. - San Francisco, 573pp.

TERÄS, I. (1985): Food plants and flower visits of bumblebees (*Bombus*, Hymenoptera, Apidae) in southern Finland. - Acta zool. fenn. 179: 1-120.

TOTLAND, Ø. (1993): Pollination in alpine Norway: flowering phenology, insect visitors and visitation rates for two plant communities. - Canad. J. Bot. 71: 1072-1079.

VOITH, J. (1985): Insekten auf Almweiden, untersucht am Beispiel der Hummeln, Tagfalter und Heuschrecken im Alpenpark Berchtesgaden. - Unveröff. Diplomarbeit, TU München-Weihenstephan, 72pp.

WILLIAMS, P.H. (1991): The bumblebees of the Kashmir Himalaya (Hymenoptera: Apidae, Bombini). - Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 60/1: 1-204.

WILLIAMS, P.H. (1994): Phylogenetic relationships among bumblebees (*Bombus* LATR.): a reappraisal of morphological evidence. - Syst. Ent.: 327-344.

© Nationalpark Hohe Tauern, download unter www.biologiezentrum.at

Adresse des Autors:

Mag. Johann Neumayer
Rifer Hauptstraße 37
A-5400 Hallein
Austria

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Nationalpark Hohe Tauern - Wissenschaftliche Mitteilungen Nationalpark Hohe Tauern

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: 4

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

Artikel/Article: Habitatpräferenzen alpiner Hummelarten (Hymenoptera, Apidae, Bomb us, Psithyrus): Meereshöhe und Lage im Gebirgsrelief als Faktoren der Nischentrennung 159-174